



Pasión por la Investigación en la Amazonía Peruana

# REPORTE **MANU** 2013



2013

# REPORTE MANU

Pasión por la Investigación en la Amazonía Peruana



SAN DIEGO ZOO.  
GLOBAL

**PERU**

**Edición general**

San Diego Zoo Global Peru

**Edición de textos**

Jessica Groenendijk, Antonio Tovar,

**Producción editorial**

Wust Ediciones

**Pre-prensa e impresión**

Tarea Asociación Gráfica Educativa  
Pasaje María Auxiliadora 156-164 Breña  
Lima, Perú

© De la edición: San Diego Zoo Global Peru

© De los textos: los autores

San Diego Zoo Global Perú  
Avenida Perú F-10  
Urbanización Quispicanchis, Cusco-Peru  
T. 084-226225

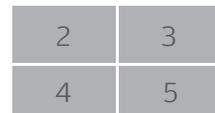
**Primera edición**

Lima, agosto de 2013

Hecho el depósito legal  
en la Biblioteca Nacional  
del Perú N° 2013-11922  
ISBN: 978-612-46493-0-1  
Todos los derechos reservados  
de acuerdo con el D. leg. 882  
(ley sobre el Derecho de Autor)

**Citación:**

Groenendijk, Tovar & Wust (Eds). 2013.  
Reporte Manu 2013: Pasión por la  
Investigación en la Amazonía Peruana.  
San Diego Zoo Global Peru y SERNANP. 466pp

**Fotos de la carátula**

1. Cocha Cashu: Dano Grayson
2. Lobo de río: Frank Hajek
3. Río Manu: Walter H. Wust
4. Guacamayos: Alex Kirschel
5. Mono araña: Ken Bohn / San Diego Zoo Global

Este libro está dedicado a los investigadores que han trabajado en el Manu, a los guardaparques que han dedicado su vida a proteger la Reserva de Biosfera, y a los pobladores del Manu, con el deseo de que puedan mejorar su calidad de vida en base a los resultados que aquí presentamos.



# ÍNDICE

## PRESENTACIÓN

- 8 La investigación en el Parque Nacional del Manu ▶ *José Carlos Nieto Navarrete* & *Pedro Gamboa Moquillaza*
- 

## INTRODUCCIÓN

- 10 El último siglo de Madre de Dios ▶ *Marc J. Dourojeanni*
- 16 Cocha Cashu: 40 años de investigación ▶ *Manuel A. Ríos* & *John W. Terborgh*
- 22 Cocha Cashu: legado y futuro en el avance de la ecología tropical y la conservación en Madre de Dios ▶ *César F. Flores*, *Ronald R. Swaigood*, *Alan Lieberman*
- 

## CAPÍTULO I EL BOSQUE

- 34 Estructura y dinámica de la comunidad de plántulas de la Estación Biológica Cocha Cashu ▶ *C.E. Timothy Paine* & *Patricia C. Álvarez-Loayza*
- 44 Usando ADN para verificar la identificación vegetativa de árboles tropicales ▶ *Kyle G. Dexter*, *Fabiola Parra Rondinel*, *Carlos Lazo Gago*, *Edwin Quispe*, *Juan Carlos Lara Rivas*, *Agustín Mishaja*
- 80 Estructura poblacional, diversidad y flujo genético en poblaciones ribereñas de cedro ▶ *Amanda De la Torre*
- 98 Patología de plantas en bosques tropicales ▶ *Patricia C. Álvarez-Loayza* & *John W. Terborgh*
- 108 Evaluación preliminar de la familia Orchidaceae en la Reserva Comunal AmaraKaeri (Manu-Madre de Dios) ▶ *Alexander Damián Parizaca*
- 118 Autocorrelación de crecimiento y respuesta al raleo de rodales de *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) en el río Manu ▶ *Javier L. Domínguez*, *Mark S. Ashton*, *Bruce C. Larson*
- 138 El impacto de desfaunación sobre la regeneración del bosque en la cuenca del río Madre de Dios: resultados preliminares de un estudio de largo plazo ▶ *Varun Swamy*, *John W. Terborgh*, *Patricia C. Álvarez-Loayza*, *Fernando Cornejo Valverde*, *Jean Paul La Torre Farfán*, *César I.A. Vela*, *Juan J. Chilibuani*. *Coronado*
- 

## CAPÍTULO II LA FAUNA

- 156 Optimización del movimiento espacial en las hormigas legionarias *Eciton burchelli* ▶ *Susan K. Willson*, *Richard Sharp*, *Ivan P. Ramler*, *Arunina Sen*
- 178 Dispersión de semillas por monos araña en la Estación Biológica Cocha Cashu, Perú ▶ *Ana Cristina Palma* & *Pablo R. Stevenson*
- 196 Hacia el este con el anochecer: La migración longitudinal del Ganso del Orinoco ▶ *Lisa C. Davenport*, *Inés Nole Bazán*, *Nancy Carlo Eraso*, *Mauricio Herrera Hurtado*

- 212** Diversidad de aves rapaces en áreas prístinas y áreas modificadas del bosque amazónico tropical en la Reserva de Biosfera del Manu, Perú  
▶ *M. Úrsula Valdez & Martha J. Groom*
- 236** Factores que influyen en la selección del lugar de nidos y éxito de eclosión en seis especies de aves que anidan en playas de la Reserva de Biosfera del Manu, Perú ▶ *Martha J. Groom*
- 256** El combate, el nido y el asesino: la importancia de las observaciones de la historia natural ▶ *Fiona A. Wilkinson*
- 266** Caracterización ecológica de *Pteroglossus castanotis* (Gould, 1833), Ramphastidae en Manu ▶ *Benedicto Baca Rosado*
- 

### CAPÍTULO III EL AMBIENTE ACUÁTICO

- 296** Asistencia para una matriarca en decadencia en las nutrias gigantes (*Pteronura brasiliensis*) ▶ *Lisa C. Davenport*
- 314** Un método fiable para determinar el sexo de las nutrias gigantes (*Pteronura brasiliensis*) en la naturaleza ▶ *Jessica Groenendijk & Frank Hajek*
- 322** Cochass del río Manu: causas y consecuencias de estados alternativos ▶ *John. W. Terborgh & Lisa C. Davenport*
- 

### CAPÍTULO IV LA DIMENSIÓN HUMANA

- 342** Resolviendo el conflicto “parque-personas” en el Manu, con la estrategia “Ocupar la Amazonía” ▶ *Douglas W. Yu, Glenn H. Shepard, Julia Ohl-Schacherer, Taal Levi*
- 370** Lecciones aprendidas en diez años de silvicultura comunitaria en la Zona de Uso Múltiple Amazónica de la Reserva de Biosfera del Manu: una síntesis ▶ *César F. Flores, Andrew J. Halliday, Claudia Bouroncle Seoane, Ronald Catpo Velásquez*
- 394** Avances hacia un modelo de gestión comunal de bosques en el Corredor Manu-Amarakaeri ▶ *Patricio Zanabria Vizcarra, Carlos Arévalo Coba, Raquel Orejas, Frank Hajek*
- 412** Plan de vida de la Comunidad Nativa Shipetiari ▶ *Comunidad Nativa Shipetiari*
- 

- CAPÍTULO V  
**436 ANEXOS** Relación de tesis elaboradas en los alrededores de Cocha Cashu

- CAPÍTULO VI  
**452 ACERCA DE LOS AUTORES**



# ÍNDICE

# La investigación en el Parque Nacional del Manu

José Carlos Nieto Navarrete & Pedro Gamboa Moquillaza

El Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado - SERNANP, tiene como una de sus prioridades promover el desarrollo de la investigación científica al interior de las Áreas Naturales Protegidas-ANP, representando una importante oportunidad para estudiantes y profesionales de instituciones académicas locales, regionales, nacionales e internacionales; paralelamente, la investigación permite generar conocimiento y valorar estos espacios naturales que atesoran una gran diversidad biológica y ecosistémica.

Desde su creación en 1973, el Parque Nacional del Manu ha tenido un lugar especial dentro de la conservación de la naturaleza del Perú. Ha servido como modelo de gestión para las ANP que se declararon posteriormente, especialmente las amazónicas y de yungas, y se ha convertido en una de las áreas mejor protegidas del país. No obstante, eso no implica un final de su ciclo, por el contrario, se continúa planificando su manejo de forma participativa para asegurar su conservación futura.

El Parque comprende diversas zonas de vida y alberga una gran diversidad biológica y cultural, esta última representada por las poblaciones indígenas que lo han habitado desde tiempos inmemoriales. Estas características son reconocidas mundialmente, en gran medida gracias a las investigaciones realizadas, permitiendo que la UNESCO en 1977 declare al Parque, así como a los territorios aledaños, como Reserva de Biosfera. Al ser integrado a la Red Internacional de Reservas de Biosfera, se consolidó el proceso de conservación, el desarrollo y apoyo logístico al área natural protegida, así como el respaldo para incrementar el interés por el aumento de la información sobre su biodiversidad, y por lo tanto, a incrementar el interés en su preservación. En 1987, por su valor universal excepcional para el mundo, el Parque Nacional del Manu se incorporó a la Lista del Patrimonio Mundial de la UNESCO como sitio Patrimonio Natural de la Humanidad.

Uno de los objetivos de creación del Parque es promover y facilitar la investigación, educación y recreación. Bajo esta premisa, y al presentar condiciones inmejorables para desarrollar investigación, genera la responsabilidad de brindar las condiciones necesarias para que se pueda seguir desarrollando esta importante tarea y así continuar con la generación información que apoye al conocimiento de nuestra diversidad biológica y cultural y la gestión efectiva del ANP.

En el corazón del Manu se ubica la Estación Biológica de Cocha Cashu, establecida en 1969 y que actualmente es un importante centro de investigación, siendo una de las más productivas en el mundo científico. Sin embargo, los resultados de los numerosos trabajos realizados en estos 40 años son poco utilizados para mejorar la efectividad de la gestión de la propia área, o en la planificación futura para la conservación de la diversidad biológica a nivel regional o nacional. Por lo tanto, la sistematización y edición de estos valiosos trabajos de investigación es fundamental para que la información y el conocimiento generado en todos estos años puedan ser utilizados de la mejor manera posible para apoyar en el cumplimiento de los objetivos de conservación del Parque Nacional del Manu y convertirse, además, en un referente para el mundo científico.

El presente documento, “Reporte Manu 2013”, permitirá conocer a la población en general, mediante un lenguaje sencillo y ágil, las diferentes investigaciones desarrolladas en el Parque Nacional del Manu, para así poner a disposición todo este tesoro de conocimiento y que pueda ser utilizado como un modelo de promoción de la investigación científica en nuestro país.

# El último siglo de Madre de Dios

Marc J. Dourojeanni

El departamento de Madre de Dios fue creado por el gobierno del Presidente Augusto B. Leguía en 1912 sobre el espacio que sobró para el Perú del litigio por el Acre. El Brasil se adjudicó un enorme pedazo de la Amazonía que hasta poco antes era disputado entre Perú y Bolivia. Varios tratados no respetados por el Brasil y algunas escaramuzas militares concluyeron, en el caso peruano, con el Tratado de 1909, que consolidó el dominio brasileño. La creación del departamento de Madre de Dios fue un acto que respondió esencialmente a ese contexto geopolítico pues, en aquellos tiempos, su población era casi exclusivamente indígena. Puerto Maldonado, fundado en 1902, era la única aglomeración humana no indígena del departamento.

La historia anterior de Madre de Dios es poco conocida. Su ocupación humana es obviamente muy antigua. Importantes pueblos indígenas aun ocupan gran parte del territorio, incluyendo grupos que todavía viven aislados. Con certeza que las culturas andinas conocieron esa tierra desde mucho antes que los Incas, los que la incluyeron en el Antisuyo. Los Incas dejaron evidencias claras de su presencia en Madre de Dios. Lo que vino después es bastante tradicional. Aventureros españoles y de otros países la exploraron en busca de oro, en especial debido a la leyenda del Paititi y lo mismo hicieron misioneros en procura de almas. En 1861, el coronel Faustino Maldonado, que dio su nombre a la capital, exploró el territorio y en 1890, ya iniciada la triste época de la explotación del caucho, Carlos Fermín Fitzcarrald consiguió hacer pasar una embarcación de medio porte de la cuenca del río Ucayali a la del río Madre de Dios, con el objetivo de acortar el viaje. Terminada la época del caucho los misioneros dominicos fueron cada vez más activos en la región, haciendo exploraciones y estableciendo varias misiones pero, en general, entre los años

1920 y 1940 la región vivió un periodo relativamente tranquilo, exceptuando esporádicos enfrentamientos entre indígenas y de estos con los intrusos.

A partir de los años 1940 la situación cambió, en gran medida debido al desarrollo de la aviación. De una parte, la Segunda Guerra Mundial reavivó el interés por el caucho, creándose la estación experimental de Iberia. De otra, la existencia de madera valiosa, en especial cedro y caoba; el creciente mercado para la castaña; la abundante caza (cueros y pieles) y, claro, la presencia de oro aluvial, provocaron que más gente fuera atraída a la región, aunque en su mayoría eran originarios de otras partes de la selva. La madera, así como la castaña, salían de Puerto Maldonado por avión hasta el Cusco, de donde continuaban viaje por carretera. A medida que las vías de penetración iban “bajando” a la Selva, los recorridos de los aviones DC3 de carga se acortaban y llegaban los primeros colonizadores serranos, trayendo deforestación para hacer cultivos en plena pendiente. Y la procura de almas de misioneros católicos comenzó a sufrir la competición de los misioneros protestantes del Instituto Lingüístico de Verano, mejor equipados.

También fue en ese periodo que la institucionalidad forestal comenzó a crecer en el Perú. En la década de 1950, habida cuenta de la situación descontrolada de la explotación de madera en Madre de Dios, se hicieron reconocimientos forestales que llevaron a la creación en 1963 del Bosque Nacional del Manu que fue el precursor del Parque del mismo nombre, creado diez años después. También se instaló una oficina forestal en Puerto Maldonado, que además de controlar la explotación de madera hacía lo propio con la de castaña. Había, asimismo, un vivero forestal. Por entonces ya había ribereños criando algunas cabezas de ganado vacuno a la par que se dedicaban a la zafra forestal, la caza y la extracción artesanal de oro.

Entre fines de los años 1960 y el comienzo de los años 2000 se realizó un esfuerzo importante de la política conservacionista, en previsión de lo que era evidente ocurriría con la llegada de la carretera y su asfaltado posterior. Este esfuerzo fue iniciado en el marco del Instituto de Investigaciones Forestales que era mantenido por el Servicio Forestal y de Caza y la Universidad Nacional Agraria de La Molina. Luego fue continuado por la Dirección General Forestal y de Fauna y, más tarde, por el Instituto Nacional de Recursos Naturales (Inrena). Además del Manu, fueron creados los parques nacionales Bahuaja-Sonene (en el que se incluyó el pre-existente Santuario Nacional Pampas del Heath) y Alto Purús, la Reserva Nacional del Tambopata y las reservas comunales Amarakaeri

y Purús. El ecoturismo tuvo un desarrollo sorprendente en base a iniciativas inteligentes de empresarios jóvenes y dispuestos a asociarse con las poblaciones locales. Por decisión popular, Puerto Maldonado fue declarada la “Capital de la Biodiversidad” y, durante pocas décadas se tuvo la esperanza de que el desarrollo del departamento fuera deseable, desde las perspectivas social y ambiental. Lamentablemente, esa ilusión no duró mucho debido al aumento del valor del oro en el mercado mundial, a los intereses geopolíticos del poderoso país vecino, y a la poca vergüenza de los políticos.

La etapa actual comenzó con la llegada de la carretera a Puerto Maldonado. Eso ocurrió gradualmente, con una trocha casi intransitable a finales de los años 1970, mejorada año a año y que finalmente, con sus ramales, sustituyó por completo las antiguas trochas para acémilas. Su pavimentación y transformación en la Carretera Interoceánica Sur completó el proceso de vinculación vial que ahora es fluido. Y con eso llegó todo lo que ocurre hoy en Madre de Dios: incremento explosivo de la explotación forestal mal controlada; ocupación de tierras sin aptitud para el cultivo para toda clase de especulaciones agropecuarias; crecimiento desordenado de Puerto Maldonado, con aumento de la pobreza y reducción de la calidad de los servicios sociales; invasión de tierras indígenas inclusive las de aquellos en aislamiento voluntario y de áreas protegidas; impacto negativo sobre el potencial turístico; y contaminación urbana y rural creciente. Pero, de todos los males del desarrollo anárquico de Madre de Dios, el peor ha sido la minería informal, con su secuela de destrucción y degradación de seres humanos y de la naturaleza y su depreciación de la calidad del futuro de la región. Pero, por si eso fuera poco, hay muchas otras amenazas que se ciernen sobre Madre de Dios, entre ellas las pretensiones de construir una enorme represa en el río Inambari para satisfacer las necesidades energéticas del gigantesco país vecino. También hay interés creciente para explotar el gas natural de su subsuelo.

De enero a marzo de 1960, es decir, cuando Madre de Dios tenía solo medio siglo de existencia legal, quien escribe trabajó en Puerto Maldonado y alrededores. Su misión era estudiar las plagas de la castaña. Un artículo publicado en 1962 (el primer artículo de su vida) da fe de los resultados. Habiendo perdido el único vuelo semanal de Cusco a Puerto Maldonado viajé en camión hasta Quincemil, lo que gracias a los huacos me llevó casi una semana. En esa localidad abordé un avión de carga que me llevó a Puerto Maldonado. Por entonces, Puerto Maldonado era, esencialmente, la “plaza de armas” y el “puerto”. No debía haber más que dos filas de casas alrededor. El único “hotel” de la ciudad estaba en la plaza. Era una casa de madera de un solo piso, pintada de celeste y con

baño único compartido por todos los huéspedes. No había un solo centímetro de calle asfaltada en la “ciudad”, ni siquiera estaban cimentadas las veredas de la plaza. El único vehículo motorizado era el jeep del jefe del batallón de ingeniería militar, localizado a unos pocos kilómetros de la plaza. Todo, absolutamente todo, se hacía en barco, a pie o en bicicleta. La carretera aun estaba muy lejos.

En viaje hasta Laberinto, en la canoa de una familia de ribereños que complementaban su renta como mineros informales, esos de batea y de plano inclinado alimentado con bombas accionadas por motores Briggs & Stratton, supe que el “patrón”, un hombre en su media edad, había escapado de la masacre de toda su familia por indios que él llamaba *Mashcos*. Aun había lagartos soleándose en las riberas del río Madre de Dios. A cada atardecer, los viajeros acampados entraban al bosque con sus escopetas para cazar. Nunca faltaba carne de monte y, en la noche, la pesca desde las playas era inevitablemente pródiga. El autor ya había andado antes por muchos lugares de la selva, inclusive algunos bastante aislados, pero Madre de Dios, aun antes de que él conociese el Manu, le reveló la Amazonía en toda su plenitud. Madre de Dios era una tierra donde la naturaleza y los humanos, indígenas y no indígenas, vivían esencialmente en paz. Nadie era “rico” pero nadie pasaba hambre y, a pesar de los riesgos naturales en la región, había seguridad. La solidaridad y la generosidad eran las reglas más respetadas. La calidad de vida era elevada. Y, lo más importante, la gente era feliz.

Es evidente que la realidad de los años 1960 no podía durar. Madre de Dios es parte del Perú y era inevitable que el progreso llegara también a esa región del país. Además, el progreso no es intrínsecamente malo. En realidad, el progreso es deseable. Lamentablemente, lo que por ahora está predominando en Madre de Dios no es progreso. Es apenas pillaje, destrucción y desperdicio ordenados por pocos gananciosos a los que no importa sacrificar el futuro de una región y de la gente que allí vive o que allí podría vivir, apenas para lucrar más. Para eso engañan y arrastran a millares de pobres de los Andes de Puno y Cusco, que creen tener la oportunidad de salir de la miseria.

Lo más triste es que, en realidad, Madre de Dios podría acoger parte considerable de la población andina de una forma digna y ofrecerle asimismo un futuro promisor. Bastaría, para eso, disponer de una estrategia concertada y hacerla cumplir, es decir, ordenar el desarrollo en función de un objetivo común que agrade a todos y que sea durable. En ese contexto las carreteras serían bienvenidas como vectores y conductoras de actividades económicas verdaderamente sostenibles, como sería la agropecuaria sobre suelos aptos,

el manejo eficiente del bosque y de otros recursos renovables y la promoción del ecoturismo por ahora incipiente. Hasta la explotación del oro aluvial y del gas natural, si se llevan a cabo correctamente y si pagan impuestos, tendrían su lugar y podrían financiar el desarrollo previsto así como satisfacer necesidades legítimas de la población.

Hay algunas señales de que la indeseable y peligrosa situación actual puede cambiar para mejor. Desde hace décadas existe en Madre de Dios un importante segmento de la sociedad, conformado principalmente por indígenas y agricultores ribereños, que está consciente de los riesgos de la situación actual y que lucha acertadamente para reorientar la política regional. También es notorio el esfuerzo de intelectuales peruanos y de otras partes del mundo por contribuir a la construcción de una vía alternativa en Madre de Dios. En efecto, muchos centenares de científicos y técnicos han acumulado, a partir de finales de los años 1960, un acervo excepcional que es un material precioso para diseñar un futuro mejor, es decir esa estrategia consensuada antes mencionada. Y, también debe reconocerse que algunas autoridades y personalidades de la política nacional y regional han mostrado coraje y lucidez creciente para la aplicación efectiva de la legislación en beneficio del departamento. Asimismo no son pocos los empresarios honestos que, contra viento y marea, continúan apostando en la región. Madre de Dios aun puede ser un ejemplo, como ya lo fue, para el resto de la Amazonía.



# Cocha Cashu: 40 años de investigación

Manuel A. Ríos & John W. Terborgh

## DESDE SUS INICIOS

Alrededor del 1480, el Tupac Inca Yupanqui, el gran guerrero del antiguo Perú, emprendió la conquista de la región de los Antis. Iba decidido a incluir los extensos bosques dentro del gran imperio. Como buen organizador envió adelante a sus guerreros pues “los chunchos” eran muy aguerridos (en dos ocasiones anteriores habían intentado atacar el Cusco); tras estos venían los amautas (los sabios, es decir, los científicos, los ingenieros, quienes plantearían cómo afianzarse, permanecer y desarrollar esas tierras cálidas y húmedas). A estos amautas los acompañaban los preservadores y manejadores de datos llamados quipucamayocs. Así, la información proveniente de las evaluaciones de la realidad natural y social, que hacían los amautas, quedaría registrada para siempre en estos instrumentos que usaban, además de la numeración binaria (nudo, no nudo) el color para identificar la realidad natural o la producción.

Tupac Inca Yupanqui inició la conquista de los antis siguiendo el curso del río Amaru Mayo, hoy conocido como Alto Madre de Dios.

Fue una verdadera pena que una importante rebelión de los collas (aimaras) lo obligara a diferir esta conquista que ya no pudo darse pues pocos años después llegarían los “extraterrestres” con sus naves, caballos, arcabuces y alabardas y destruirían para siempre este gran imperio, más extenso y con más caminos que el imperio romano. En los primeros años de la conquista los amautas y los quipucamayocs fueron exterminados y con ellos toda la información y los códigos para descifrar los quipus. Desde entonces los peruanos intentamos

regresar a esta región, pero como la desconocemos, probamos y probamos modos de aprovecharlas y solo encontramos fracasos: agricultura y ganadería insostenibles, pues es de productos de otras latitudes o regiones; plantaciones de palmas africanas, pues ignoramos el mejor valor del aguaje (para los mismos o mejores productos); extinción comercial de las maderas preciosas, porque el bosque natural produce pocas de ellas por hectárea y porque además se asocian bajo reglas poco conocidas, etc., etc. Nos falta conocer la naturaleza, sus procesos y sus interacciones. Nos falta investigar el bosque tropical lluvioso.

Durante los últimos decenios del Virreinato y los primeros de la República hubo varias legendarias expediciones y recolecciones de la inmensa diversidad biológica del Perú, pero nunca se había estudiado en un solo lugar hasta que los increíbles esposos Koepcke, los pioneros de la ciencia biológica (María) y ecológica (Hans) en el Perú, fundaron una estación biológica, en 1968, en un terreno de unos dos kilómetros cuadrados a orillas del río Yuyapichis, afluente del río Pachitea, donde iniciaron estudios de la ecología y diversidad tropical. La estación Panguana, que habría sido la más antigua en el bosque tropical lluvioso tuvo un período de dormancia debido a la trágica muerte de María Koepcke, en 1970 y al retorno de Hans Koepcke a Alemania. Hoy, bajo la conducción de su hija Juliana Koepcke, aun recibe científicos.

En 1964 fue fundada la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria La Molina, se inició como un proyecto de FAO, que envió a varios especialistas en los distintos campos de la ciencia forestal. Paul V. Pierret (nacido en el Congo Belga y actual residente en Ica, Perú) fue el primer especialista para Vida Silvestre y Parques Nacionales; su contraparte peruano era Marc Dourojeanni. La idea de una estación biológica en Cocha Cashu fue concebida por ellos, hacia finales de 1960, para que el Instituto de Investigación Forestal (de la UNALM y el Servicio Forestal) tuviera una base científica en el propuesto Parque Nacional del Manu.

Con Paul Pierret y el nuevo profesor Rudolf Hofmann (trágicamente fallecido en México), con la ayuda del profesor Augusto Tovar y los estudiantes Manuel Ríos (yo, entonces estudiante y después profesor) y Jaime Evans construimos la estación en 1969. La Sociedad Zoológica de Francfort financió la construcción como parte de la investigación sobre lagartos negros que conduciría, el entonces estudiante de post grado, Kai Otte. Con el apoyo del Ingeniero Carlos Linares Bensimón, entonces Jefe de la Reserva para el Gran Parque Nacional del Manu y primer Jefe de Áreas Protegidas del Perú, y de un

motorista y un carpintero contratados en Pucallpa y dos obreros, hermanos, contratados en Boca Manu (cuyos nombres desgraciadamente he olvidado) lo hicimos en febrero de 1969. El diseño era de R. Hofmann y aún recuerdo, vívidamente, la recolección de hojas de Huicungo, la única palmera disponible en las cercanías, para hacer el techo de la Estación Biológica de Cocha Cashu.

Cocha Cashu ha albergado a investigadores de todo el mundo en una variedad de disciplinas. La Universidad de Duke, con John Terborgh liderando, operó la estación por más de 30 años. En los primeros años de la gestión de John la estación original fue destruida por la caída natural de un gran árbol, y él la reconstruyó bajo el mismo diseño. Con los años, su trabajo y el de otros investigadores han producido un impresionante cuerpo de trabajo.

Cuando fui Director del Centro de Datos para la Conservación (UNALM y The Nature Conservancy) una de nuestras primeras acciones fue recuperar la información generada en Cocha Cashu y pudimos producir el primer Reporte Manu, en 1985.

Hoy en día, la estación está bajo nueva dirección. En el año 2011, el San Diego Zoo Global firmó un Convenio de Cooperación de 10 años de Entendimiento con el Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNANP), iniciando así una nueva era para Cocha Cashu y así es que hoy estoy colaborando con John Terborgh en este prefacio del Reporte Manu 2013.

**Manuel Ríos**

## UNA GRAN TRAYECTORIA

Desde que empezó a funcionar como una facilidad internacional en la década de 1970, la Estación Biológica de Cocha Cashu (EBCC) ha ofrecido una base científica y logística para más de 300 investigadores provenientes de por lo menos 18 países. Cerca de la mitad de estos investigadores han sido peruanos. Una gran parte de los investigadores recibieron su introducción a la EBCC cuando vinieron como asistentes de un investigador principal. En muchos casos, de peruanos tanto que extranjeros, los asistentes, inspirados por sus experiencias, continuaron sus carreras en biología o conservación. A través de los años, un total de 23 peruanos con raíces en Cashu han cumplido el grado de PhD en universidades en Europa o Norteamérica. Este récord admirable es un punto de orgullo para la EBCC, pero lamentablemente ninguno de estos doctores tiene un puesto en una institución educacional en el Perú. Algunos trabajan en conservación con ONGs en el Perú mientras otros cubren puestos en universidades fuera del Perú. Esta historia subraya la gran urgencia para una reforma educativa al nivel universitario en el Perú.

La EBCC siempre ha estado abierta a personas con diversos intereses. El rango de investigaciones realizadas extiende desde la antropología hasta la zoología. En términos de publicaciones, los investigadores de la EBCC han sido muy productivos. La bibliografía de la estación cuenta en más de 700 artículos, capítulos y libros. Los temas más populares han sido primates, aves y dinámica de bosques, con más de cien publicaciones sobre cada una. Gracias a esta productividad y diversidad de temas, la ecología de la zona de Cashu es la mejor documentada de la Amazonía.

Por mi parte, Cashu ha sido un segundo domicilio desde 1973. He tenido el privilegio y el placer de permanecer diez de los últimos cuarenta años en la EBCC. En Cashu he tenido muchas ideas científicas y he gozado de muchas amistades. Desde mi oficina puedo observar la cocha y sus diversas formas delante del bosque que se extiende más allá. Tanto de día como de noche, los gritos y cantos de animales hacen una cacofonía interminable que para mí es la música de la selva. En todas mis peregrinaciones no he encontrado un sitio tan vibrante con sonidos naturales de monos, aves, sapos o insectos. De noche, cuando uno está reposado y rodeado por la oscuridad, los cantos de búhos, perdices, trompeteros y chotacabras llenan el vacío. Son momentos inolvidables.

Aunque existen numerosas estaciones biológicas en el Neotrópico, la EBCC tiene una gran ventaja competitiva en su ubicación, en el corazón de un

área protegida de casi dos millones de hectáreas con flora y fauna intactas. Muchas otras estaciones biológicas son islas rodeadas por asentamientos rurales y terrenos en producción. Es el aislamiento de Cashu, en el Parque Nacional del Manu, lo que le otorga su valor agregado.

De los investigadores que han realizado estudios en la EBCC, la gran mayoría han sido estudiantes de varios niveles, pero el grupo más importante siempre ha sido los que hicieron estudios de post-grado en conexión con programas de doctorado. Tales investigadores, sean peruanos o extranjeros, tienen pocos recursos a su disposición porque las becas que se otorgan a estudiantes son pequeñas. Por esta razón, la administración de la EBCC se ha esforzado por minimizar los costos de operación. El objetivo ha sido proveer comodidad adecuada sin lujo. Todos los investigadores, por ejemplo, han dormido en carpas colocadas bajo los árboles en el monte. En esta manera hemos podido utilizar el espacio en los edificios para fines directamente relacionados a las investigaciones y al mantenimiento de personal. No hemos tenido ni refrigeración ni aire acondicionado, dos procesos consumidores de energía. Al no gastar energía en estos lujos, algo que hubiera requerido un generador y un gran consumo de combustible, hemos podido aprovechar la energía libre del sol por medio de paneles solares. Gracias a ellos, tenemos luz eléctrica, radio comunicación, ventiladores, computadores y, desde 2004, internet.

Con una historia de cuarenta años, la EBCC tiene fama mundial por la riqueza de su ecosistema y el gran empeño de sus investigadores. ¿Qué podemos anticipar en los próximos cuarenta años? Es difícil ofrecer una respuesta certera porque estamos en un momento difícil en la historia. Por un lado, problemas presupuestales en Norteamérica y Europa han reducido drásticamente los fondos disponibles para la investigación. Y, por otro lado, el mismo Parque Nacional del Manu se encuentra bajo presiones internas y externas. La población de grupos indígenas está aumentando y ampliando el área de su impacto dentro del parque. Cada pocos años, nuevos asentamientos son fundados, cuando los niños de ayer se vuelven padres de hoy. Hasta ahora, la distancia entre la estación biológica y la comunidad nativa más cercana de Maizal (dos horas río arriba por motor fuera de borda) ha sido una separación adecuada para asegurar que los bosques alrededor de la EBCC se mantengan libre de caza. Pero no hay garantía que esta situación sea permanente. En cuanto a amenazas externas, el Parque Nacional del Manu se ha beneficiado con la buena suerte de no contener oro dentro de sus límites, pero la misma suerte no se extiende al

gas natural. Nuevas exploraciones en la zona del río Camisea y en Madre de Dios sugieren que el PNM está ubicado encima de un gran yacimiento de gas y hoy en día compañías petroleras están presionando el gobierno para autorizar exploraciones dentro del parque. Esto es una amenaza muy peligrosa, porque la ley peruana especifica que los recursos del subsuelo no son protegidos por el parque. La protección del parque en el futuro va a necesitar una fuerte defensa de sus amigos en el Perú y en el mundo entero.

**John Terborgh**

# Cocha Cashu: Legado y futuro en el avance de la ecología tropical y la conservación en Madre de Dios

César F. Flores, Ronald R. Swaisgood, Alan Lieberman

## RESUMEN

Madre de Dios se ha dado a conocer a nivel mundial debido a su rica biodiversidad y a su importante red de áreas protegidas. Gran parte de este reconocimiento se debe a la labor de la Estación Biológica Cocha Cashu (EBCC), ubicada en el Parque Nacional del Manu. Fundada en 1969 por un grupo de profesores de la Universidad Nacional Agraria La Molina con el apoyo de la Sociedad Zoológica de Francfort, se ha convertido en uno de los lugares más importantes en la generación de conocimiento sobre ecología de los bosques tropicales. Destacados profesionales y académicos a nivel nacional e internacional han pasado por la estación develando las complejas relaciones de su fauna y flora. Así, las 55 tesis y más de 700 publicaciones basadas en Cashu atestiguan el legado de este pequeño rincón del Manu.

Al iniciarse el segundo siglo de historia del departamento de Madre de Dios se marca una nueva etapa en la historia de la EBCC. La creciente necesidad de mejorar la capacidad nacional en investigación, el tener que incluir más temas de investigación aplicada y una mayor llegada a la ciudadanía en general demanda mayores recursos que los ofrecidos hasta hoy por la austera “cofradía de científicos” que ha mantenido la estación. Por ello, en 2011 SERNANP firmó un acuerdo de cooperación con San Diego Zoo Global para la gestión coordinada de la EBCC. Se abrió así una nueva etapa

en la cual se espera potenciar todas las cualidades de la estación para mejorar nuestro entendimiento de los bosques tropicales y contribuir a su manejo, conservación y restauración.

## **ABSTRACT**

The Madre de Dios watershed has become a well known region because of its biodiversity and its extensive network of protected areas. Much of this recognition is due to the influence of the Cocha Cashu Biological Station (CCBS) in Manu National Park. Founded in 1969 by a group of professors from La Molina National Agrarian University with support from the Frankfurt Zoological Society, CCBS has become one of the most important sites in the Amazon that continues to generate knowledge on tropical ecology. Numerous leading professionals and scholars have worked at CCBS, revealing the complex relationships in nature. No less than 55 dissertations and more than 700 publications arising from CCBS attest to the legacy of this remote place in Manu.

As we enter the 21st century, a new chapter in the history of the Cocha Cashu Biological Station begins. The growing need to build local capacities in ecological research, and the need to include more applied research and greater outreach levels demand more resources than those offered so far by the austere “brotherhood of scientists.” Thus, in 2011, SERNANP and San Diego Zoo Global signed a cooperative agreement for coordinated management of CCBS, thereby beginning a new period in which we will improve the Station’s potential to better understand the tropical forests and contribute to their management, conservation and restoration.

## **INTRODUCCIÓN**

Durante la mitad de la historia de Madre de Dios se ha generado conocimiento sobre sus bosques, sus ríos, sus animales y plantas en un remoto rincón ubicado al norte de la región. Se trata de la Estación Biológica de Cocha Cashu (EBCC), ubicada en el corazón del Parque Nacional del Manu. El impacto de los descubrimientos allí realizados la ha convertido en un punto de referencia para científicos de bosques tropicales en todo el mundo. Se puede afirmar con seguridad, que el recuento formal de su biodiversidad es el precursor del orgullo regional plasmado en su lema: “capital de la biodiversidad”.

La Estación Biológica de Cocha Cashu, o simplemente “Cashu” como la llaman quienes han pasado una jornada en sus trochas y aguas, es algo más que un importante centro de generación de conocimiento. La belleza escénica de su lago, el contacto con su naturaleza impoluta y el ambiente de camaradería que emerge en un sitio tan remoto en el cual las diez o quince personas que vemos durante todas las cenas son el único apoyo en caso de emergencia, han marcado la vida de sus ocupantes tal como lo revelan sus testimonios en el portal web de la Estación<sup>1</sup>.

En los siguientes párrafos damos cuenta del legado de la EBCC y cómo a puertas de empezar el segundo siglo de existencia de Madre de Dios, la estación se prepara para participar de manera más activa en el desarrollo de la región y de la Amazonía en general.

## ÁREA DE ESTUDIO

### *Cuatro décadas de descubrimientos en Cocha Cashu*

La privilegiada ubicación de Cocha Cashu, al interior de un extenso y remoto parque nacional como el Manu, le otorga una de sus mayores ventajas comparativas. El ámbito de la estación incluye un completo agregado de especies de flora y fauna propios de paisajes aluviales que exhiben densidades no alteradas por la caza de subsistencia. Si bien esto representa el santo grial para ecólogos y naturalistas, no lo es menos el hecho que durante estos años, los animales han llegado a tolerar nuestra presencia. No es raro ser testigo de los festines que maquisapas (*Ateles chamek*), machines (*Cebus spp.*), guacamayos (*Ara spp.*), etc., se dan justo en el borde del claro de las construcciones; o encontrar heces del tigrillo (*Leopardus pardalis*) que tiene su territorio alrededor de la estación, frente a la cocina.

La conjunción de un completo ensamble de animales y plantas junto con la posibilidad de mimetizarse entre ellos sin alterar su día a día ha sido el atractivo que sedujo primero a Celestino Kalinowski, Paul Pierret y Marc Dourojeanni, y luego a Rudolf Hofmann, Oscar Tovar, Kai Otte y en los últimos 39 años a John W. Terborgh.

Alrededor de 1969-1972 se condujo el primer trabajo de investigación con el estudio de la increíble población de lagartos negros en Cashu (Otte, 1972 y 1978). Luego de ello, en 1973, con solo unos meses de creado el Parque

---

<sup>1</sup> <http://cochacashu.sandiegozooglobal.org>

Nacional del Manu, llegó a la estación una expedición integrada por Howard y Nicholas Brokaw, Esteban Carpio, Klaus Wehr, Robin Foster, y John Terborgh<sup>2</sup>. En aquella época, la estación no era más que la rústica cabaña construida hacía solo unos años. Se cuenta que esta expedición encontró la cabaña asegurada con candado y no les quedó otro recurso que acampar en los alrededores. Al parecer allí están las raíces del por qué se acampa en Cashu y no se amplió el claro para establecer dormitorios. Con el tiempo, esta decisión ha resultado ventajosa porque los animales siguen usando el claro de las edificaciones como parte de sus rangos de residencia.

La expedición de 1973 marcó el inicio de una nueva era para la EBCC. El ímpetu inicial liderado por la Universidad Nacional Agraria La Molina se vio potenciado por la determinación de John Terborgh<sup>3</sup> a trasladar su programa de investigación a este fascinante lugar. En los 39 años que siguieron a la primera visita de los expedicionarios de 1973, la EBCC pasó de ser un remoto lugar en el Parque Nacional del Manu, a uno de los lugares más importantes en la generación de información sobre ecología neotropical (Gentry, 1990; Pitman *et al.*, 2011). La EBCC, junto a otras tres estaciones biológicas de la Amazonía (la Estación Científica de Yasuni en Ecuador, el proyecto de Dinámica Biológica de Fragmentos Forestales y la Reserva Ducke en Brasil) contribuían entre los años 1985 y 2008 con un tercio de la producción científica de dos prominentes revistas científicas de ecología tropical<sup>4</sup>.

En un recuento sobre el impacto de la producción científica en la EBCC, John Terborgh resaltaba el fuerte sesgo de los estudios realizados hacia vertebrados grandes. Esto, debido al lamentable hecho de que la EBCC es uno de los pocos lugares neotropicales donde la fauna y flora se encuentra sin ninguna presión humana directa (Terborgh, 1990). Así, hacia 1990, la EBCC había jugado un papel importante en los estudios de:

1. La estructura, historia natural y hábitos reproductivos del caimán negro.
2. Estructura y distribución de la comunidad de primates en la EBCC (10 especies de monos) y su relación con la disponibilidad de recursos.
3. La autoecología y comportamiento de cinco de dichas especies de primates.

---

2 Los tres últimos integrantes de esta expedición han estado ligados desde entonces a la EBCC.

3 Entonces profesor de la Universidad de Princeton.

4 *Biotropica* y *Journal of Tropical Ecology*.

4. El ensamble y estructura de aves y mamíferos en la EBCC.
5. Ecología y comportamiento de aves conspicuas con hábitos sociales.
6. Composición de la comunidad y dieta de felinos en la EBCC.
7. Composición, dieta y hábitos reproductivos del género *Ara* spp.
8. Historia natural del lobo de río (*Pteronura brasiliensis*).
9. Estructura y composición de la comunidad de anuros en tierras bajas.
10. Composición florística de bosques maduros.
11. El papel de las especies clave en el mantenimiento de la comunidad de frugívoros.
12. Resaltar el papel de los depredadores grandes y su efecto en las presas, iniciando las ideas de lo que hoy se conoce como “cascadas tróficas”.
13. Establecimiento de especies de valor comercial en la sucesión ribereña de ríos con alta carga de sedimentos fértiles.

Por otro lado, el estudio de la flora y la dinámica de bosques en los alrededores de la EBCC nos han revelado la suprema importancia de la dinámica fluvial en la diversidad de hábitats de las tierras bajas del Manu (Foster *et al.*, 1986; Kalliola *et al.*, 1987). La sucesión primaria a partir de la colonización de depósitos frescos a lo largo de los meandros y aquella otra menos conocida debido a la sedimentación de lagos y ciénagas está detrás de la rica diversidad de flora y hábitats encontrada en las llanuras del Manu. Haciendo más complejo el panorama, recientemente se ha venido develando que dicha diversidad no es solo el resultado de un complejo mosaico de sustratos, sino que es determinado y mantenido por la presencia de una diversa comunidad de polinizadores y dispersores de frutos y semillas. Los estudios sobre dispersión de semillas están resaltando la importancia de la fauna frugívora en la composición de la siguiente generación de árboles (Terborgh *et al.*, 2008; Swamy *et al.*, 2011). La disminución de los dispersores no solo ocurriría debido a caza sino a efectos indirectos causados por la desaparición de los depredadores que están en el tope de la cadena alimenticia y suelen ser percibidos

como amenaza para el ser humano (Terborgh y Estes, 2010). Todo este rico cuerpo de conocimiento se encuentra plasmado en las más de 700 publicaciones y las 55 tesis que se han elaborado alrededor de la estación<sup>5</sup> (ver Anexos en Capítulo V, **Tabla 1**).

Hacia 1990 la diáspora intelectual de la EBCC se extiende hacia la investigación aplicada; es decir, aquella que es motivada por la resolución de problemas y no solo por llenar un vacío de información en la teoría ecológica. Así, hacia finales de la década de 1980, John Terborgh y colaboradores se empeñaron en llevar a la aplicación práctica algunas de las lecciones que se había aprendido en las décadas pasadas. Específicamente pasar a la prescripción de prácticas de manejo de las taricayas (*Podocnemis unifilis*), lagartos negros (*Melanosuchus niger*) y cedros ribereños (*Cedrela longipetiolum*). Aunque parezca difícil de creer, estas tres especies que habían sido estudiadas en Cashu comparten mucha similitud en la estructura de sus poblaciones (distribución de J invertida) y en algunos atributos de su historia natural: curva de supervivencia, los adultos grandes previenen en mayor o menor grado la ocupación de juveniles. Estas características sugerían que se podía aplicar alguna tasa de remoción de adultos y sub-adultos y promover el rápido crecimiento de juveniles e individuos más pequeños. Solo hacía falta encontrar un lugar similar a la EBCC para poner en práctica y validar las prescripciones que se estaban generando. Luego de un largo peregrinaje por diversos donantes, se atrajo la atención de USAID, la cual con la intermediación de ProNaturaleza financió un programa de investigación de cuatro años que se conoció en el área como Programa de Investigación Aplicada (PIA). Este programa incluyó también evaluaciones del pez boquichico (*Prochilodus nigricans*) y del árbol comercial más importante en el Alto Madre de Dios: el águano (*Cedrelina cateniformis*). Tal vez el resultado mejor conocido del PIA es la técnica de incubación artificial o “playas artificiales” mediante la cual se pueden rescatar nidos que de otro modo se echarían a perder debido a depredadores, invasión de vegetación o inundaciones tempranas. El traslado de nidos a playas artificiales ha probado ser una poderosa herramienta para incluir y promover la participación de poblaciones locales en la conservación de sus ríos y cochas. Asimismo, el conocimiento de la calidad de hábitats en el río Manu, permitió el desarrollo de una mejor reglamentación turística en el Parque. La mayoría de los resultados sobre cedros, águanos y boquichicos pueden ser encontrados en informes no publicados (ver Flores *et al.*, en el presente volumen).

---

<sup>5</sup> La lista completa de publicaciones puede descargarse del portal web de la estación o solicitarse por correo regular a nuestra oficina en Cusco: Av. Perú F10, Urb. Quispicanchis, Cusco, Perú.

En los primeros años del presente siglo, el interés y la diversificación de temas abordados en Cocha Cashu creció exponencialmente (ver Anexos en Capítulo V, **Tabla 2**). Una rápida inspección de los proyectos de investigación solicitados a la administración del Parque entre 1990 y 2009, revela que durante este periodo se solicitaron al menos 185 proyectos de investigación para ser realizados en todo o parte del ámbito de la EBCC. En cuanto a la composición de temas propuestos, el 54% de los proyectos tenían como tema principal una especie o un grupo de animales, el 30% proponía trabajar con plantas y el resto lo componían proyectos sobre Comunidades y Ecosistemas (13%), Influencia Humana (1%) y Otros (1%). En cuanto los temas enfocados hacia el estudio de animales la mayoría se dirigía al estudio de mamíferos (54%), seguido de aves (25%), anfibios y reptiles (9%) e insectos (12%). En cuanto a este último tema, hay un fuerte sesgo hacia el estudio de hormigas. Aunque en un bajo porcentaje, al inicio del presente siglo empieza el interés por los estudios a nivel de comunidad (varias especies de un mismo gremio ecológico) y ecosistema (varias especies en diferentes niveles tróficos o procesos a escala de ecosistema). Asimismo, se empieza a evaluar el interés de la influencia de la caza en la composición de la siguiente generación del bosque (Nuñez-Iturri y Howe, 2007; Nuñez-Iturri *et al.*, 2008).

## UN NUEVO CAPÍTULO EN COCHA CASHU

Hacia 2008, luego de casi 40 años construyendo un importante cuerpo de conocimiento y entrenando a los más destacados conservacionistas e investigadores en Perú, John Terborgh consideró que la EBCC debía emprender los nuevos desafíos que traía el nuevo milenio. Estos retos no podrían ser superados con los magros recursos aportados por los investigadores ni con la difícil gobernanza que rodeaba la investigación en las áreas protegidas del Perú. Es así que en sus múltiples viajes de búsqueda se tropezó con nosotros en el Instituto de Investigación para la Conservación (Institute for Conservation Research) y nos preguntó si estábamos dispuestos a recoger su legado y llevar a la EBCC a una mayor dimensión en investigación, capacitación y extensión.

El diseño de un Convenio de Cooperación entre el Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado y San Diego Zoo Global nos tomó dos años de evaluaciones, discusiones e intercambio de propuestas. Mediante este convenio, San Diego Zoo Global se compromete a trabajar de manera conjunta con SERNANP para llevar a Cocha Cashu a una nueva era de desarrollo científico más acorde con las necesidades actuales.

En estos primeros años de cooperación urge recuperar e incrementar el número de investigadores que se establecen en la EBCC como su sitio estelar de investigación, priorizar en la agenda de investigación temas que son de interés tanto a las comunidades, gobiernos locales y la administración del Parque, integrar en el marco de un diálogo intercultural el conocimiento de los pobladores sobre la naturaleza y sus procesos, llegar al público local y nacional para que conozcan de primera mano los resultados de la investigación y como afecta dichos resultados en su calidad de vida; finalmente, seguir siendo un sitio eminente en la capacitación de los futuros investigadores y manejadores de recursos en la región Amazónica. En esta tarea estamos abocados SERNANP y San Diego Zoo Global.

Como consecuencia de ello, hemos lanzado esta compilación de estudios como parte del legado que la EBCC y sus asociados han dejado a la juventud de Madre de Dios.

## AGRADECIMIENTOS

El logro de los artículos, tesis e informes que se han producido sobre la EBCC no hubiera sido posible sin la intervención de las decenas de asistentes de campo, motoristas, conductores de camión, radioaficionados, proveedores de abarrotes y todos aquellos amigos locales que nos mostraron el significado de altruismo en los momentos más aciagos de nuestro trabajo; mencionarlos a todos no es posible en un recuento como este. Damos testimonio que todos ellos han contribuido a construir la EBCC.

## LITERATURA

Foster, R. B., Arce, J. B., Wachter, T. S. 1986. Dispersal and the sequential plant communities in Amazonian Peru floodplain. Pages 357-370. En: Estrada, E., Fleming, T.H. (Eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands.

Gentry, A. H. (Ed.). 1990. Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven, USA. 627 pp.

Kalliola, R., Y. Mäkinen & J. Salo. 1987. Regeneración natural de selvas en la Amazonía peruana 1: La dinámica fluvial y sucesión ribereña. Memorias del Museo de Historia Natural Javier Prado 19a: 1-113.

Núñez-Iturri, Gabriela; Howe, H. F. 2007. Bushmeat and the Fate of Trees with Seeds Dispersed by Large Primates in a Lowland Rain Forest in Western Amazonia. *Biotropica* 39(3): 348-354

Núñez-Iturri, Gabriela, Olsson, O., Howe, H. F. 2008. Hunting reduces recruitment of primate-dispersed trees in Amazonian Peru. *Biological Conservation* 141 (6), 1536-1546.

Otte, K. 1972. Informe final del plan de investigaciones *Melanosuchus niger* en el gran Parque Nacional del Manu, Perú. Informe inédito.

Otte, K. C. 1978. Untersuchungen zur biologie des mohrenkaiman (*Melanosuchus niger* Spix 1825) aus dem Nationalpark Manu (Peru). Informe no publicado de procedencia desconocida.

Pitman, N. C. A., Widmer, J., Jenkins, C. N., Stocks, G., Seales, L., Paniagua, F., Bruna, E. 2011. Volume and geographical distribution of ecological research in the Andes and the Amazon, 1995-2008. *Tropical Conservation Science* 4(1): 64-81. Disponible online: [www.tropicalconservationscience.org](http://www.tropicalconservationscience.org)

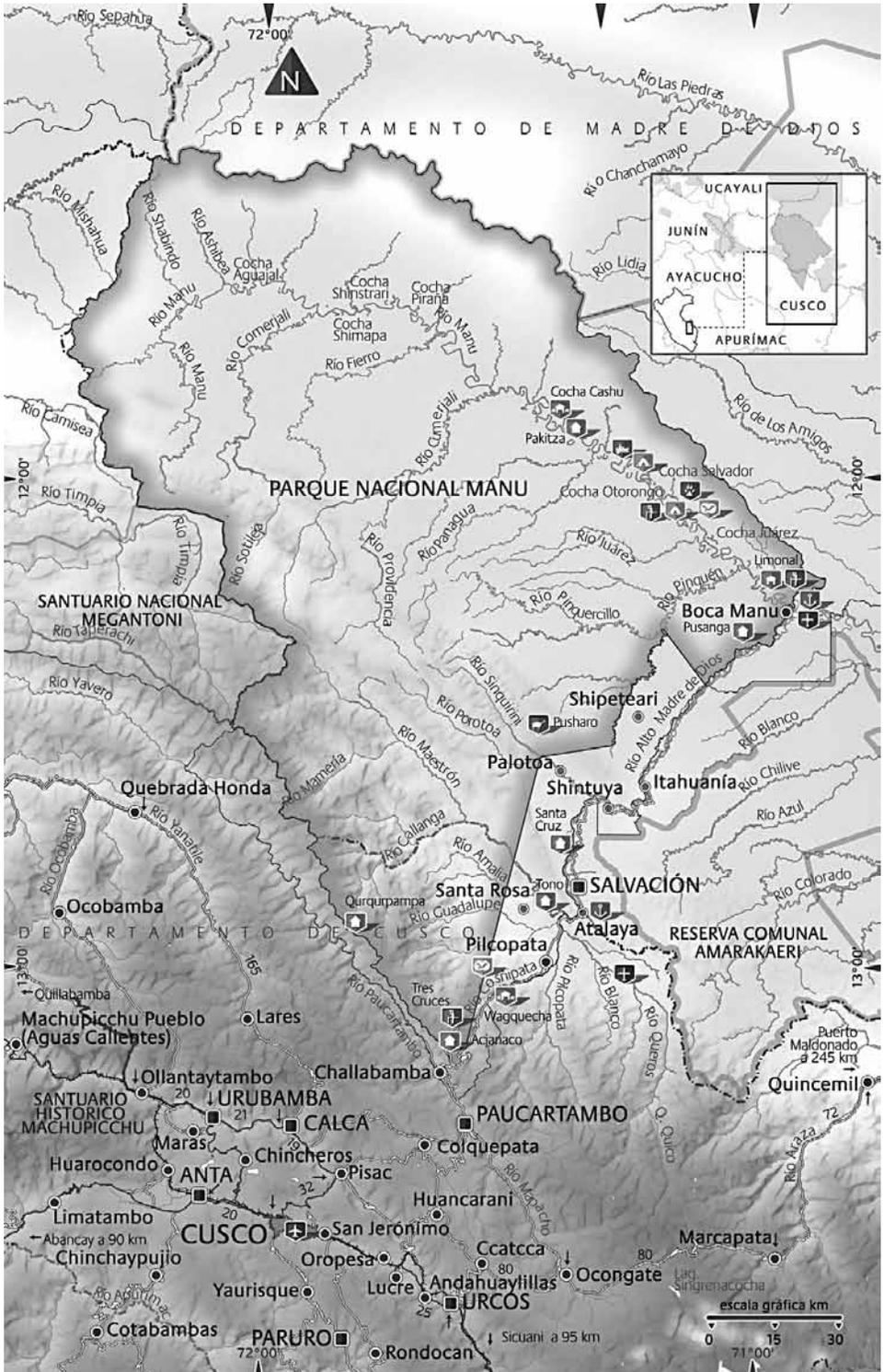
Swamy, V., Terborgh, J., Dexter, K., Best, B. D., Alvarez, P. & Cornejo, F. 2011. Are all seeds equal? Spatially explicit comparisons of seed fall and sapling recruitment in a tropical forest. *Ecology Letters*. Vol. 14, Issue 2, 195-201.

Terborgh, J. 1990. An Overview of research at Cocha Cashu Biological Station. En: Gentry, A. H. (Ed.). *Four Neotropical Rainforest*. Yale University Press. New Haven, USA, 48-59.

Terborgh, J., G. Nuñez-Ituri, N. Pitman, F.H. Cornejo Valverde, P. Alvarez, V. Swamy, B. Pringle, C. E.T. Paine 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89(6): 1757-1768

Terborgh, J., Estes, J A., 2010. *Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature*. Island Press, 464 pp.

## MAPA DEL PARQUE NACIONAL DEL MANU







**1**

**EL BOSQUE**

# Estructura y dinámica de la comunidad de plántulas de la Estación Biológica Cocha Cashu

C. E. Timothy Paine<sup>1</sup> & Patricia Alvarez-Loayza<sup>2</sup>

## RESUMEN

La comunidad de plántulas de la Estación Biológica Cocha Cashu ha sido monitoreada desde el año 2003. Se siguió el destino de 5,149 plántulas de arboles en un período de 7 años. Aquí presentamos datos puntuales sobre la estructura y la dinámica de la comunidad de plántulas. Las plántulas pertenecen a 265 taxa, representando a 61 familias. Muchas especies son muy raras: 28% del total de especies existen a una densidad menor de 1 individuo por 100 m<sup>2</sup>. La lista de las plántulas más comunes concuerda con la de los árboles adultos, al menos a nivel de género, pero siempre ocurren excepciones interesantes. Las especies más comunes se encuentran espacialmente en grupo, probablemente por que provienen de las llamadas “alfombras de plántulas” las cuales agrupan a las plántulas de una especie a altas densidades. Este reporte ilustra la diversidad y el dinamismo de las plántulas de este extraordinario bosque. Los estudios a largo plazo son esenciales para detectar los patrones que tienen las especies más raras, lo cual no se puede ocurrir en estudios de corto plazo. Es por eso que el valor de nuestro programa de monitoreo en EBCC debe seguir creciendo.

---

<sup>1</sup> Biological and Environmental Sciences, University of Stirling, Stirling, FK9 4LA, UK.

<sup>2</sup> Center for Tropical Conservation, Duke University, 3705 Erwin Road, Durham NC 27705.

## ABSTRACT

The seedling community at Estación Biológica Cocha Cashu has been monitored since 2003. We followed the fates of 5,149 individual tree seedlings over the course of seven years. Here, we relate baseline data on the structure and dynamics of the seedling community. The seedlings belonged to 265 taxa representing 61 families of plants. Many species were very rare: 28% of the total species richness occurred at a density of less than 1 individual per 100m<sup>2</sup>. The list of most-common seedlings was largely concordant with that of adult trees, at least at the genus level, though interesting discrepancies occur. More-common species were more strongly spatially clumped, probably because they tend to generate high-density 'seedling carpets'. This report illustrates the diversity and dynamism of the seedling layer of this extraordinary forest. Long-term observational studies are essential for detecting patterns among rare species, which may not be detectable in smaller-scale studies. Thus, the value of our monitoring program at EBCC should continue to grow.

## INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas y el reclutamiento de estas determinan la distribución inicial de las plantas juveniles. El reclutamiento puede ser limitado en cualquiera de los ciclos de vida de la planta (ver Muller-Landau *et al.*, 2002). Antes de la dispersión, la escasez de adultos, la baja fecundidad de los adultos, o los predadores de semillas que se dan antes de la germinación pueden reducir la calidad y la cantidad de semillas que realmente son dispersadas. En la fase de dispersión, la falla de las semillas de arribar a un sitio adecuado puede limitar el reclutamiento. Un aspecto esencial de la dispersión de semillas es que las estas no arriban a todos los sitios posibles para la germinación, debido a la falta de dispersores o caen demasiado cerca al adulto. Los filtros ecológicos, de competencia y de post dispersión, eliminan individuos de la comunidad de plántulas, la cual en conjunto originará la comunidad de arboles tropicales (Kraft *et al.*, 2008, Paine *et al.*, 2011).

El entendimiento de la estructura y las dinámicas de la comunidad de plántulas es esencial para el entendimiento y el manejo de los bosques tropicales. Es en la fase juvenil en la cual los patrones espaciales son determinados. La tasa de mortalidad cae estrepitosamente cuando las plántulas tienen mayor edad, es por eso que los estudios en los estadíos tempranos nos dan los mejores indicadores de los agentes de mortalidad de los árboles y plántulas. Debido a la rápida tasa de destrucción de los bosques tropicales, necesitamos entender la dinámica de las plantas juveniles, lo cual puede dar información para tomar decisiones en cuanto al manejo y restauración de bosques. En este trabajo describimos los

patrones de abundancia de plántulas, diversidad y mortalidad en los bosques de tierras bajas que rodean la Estación Biológica Cocha Cashu (EBCC), dentro el Parque Nacional Manu, Perú. Este reporte abarca los siete primeros años del proyecto de monitoreo de plántulas de este bosque.

## MÉTODOS

En el mes de julio de 2007, se establecieron 230 parcelas de plántulas, en un arreglo de 23 bloques de 10 parcelas cada uno. Las parcelas son circulares, con un área de 1 m<sup>2</sup>, y permanentemente marcadas con una barra de hierro en el centro. En el mes de abril del siguiente, se incrementó el tamaño de los bloques a 24 parcelas, y se agregó hasta el bloque número 24 para totalizar 576 parcelas. Los bloques fueron localizados al azar en un área de 4 km<sup>2</sup> de bosque maduro localizado dentro de la EBCC. Los bloques fueron localizados de tal manera que se evitaba caídas recientes de árboles o depresiones inundadas, pero estos disturbios se dieron en años subsecuentes y se continuó con el monitoreo de plántulas. Dentro de un bloque, las parcelas fueron ordenadas en dos (algunas veces tres), líneas paralelas, separadas por 10 m. El espacio entre las parcelas adyacentes variaba de 5 a 10 m, lo que minimiza la autocorrelación de las variables ambientales. Las distancias geográficas entre las parcelas variaban de 5 m a 2 km. Todas las parcelas fueron observadas anualmente desde julio de 2003 hasta julio de 2006, con un censo adicional en noviembre de 2010, totalizando 5 observaciones. En cada censo, se etiquetó, midió e identificó todas las plántulas que tenían un tamaño de 10 cm a 50 cm, excluyendo a aquellas que solo tenían cotiledones. Los individuos trepadores y herbáceos fueron excluidos. Fotografiamos a los individuos que tenían una clasificación dudosa para compararlos con otros especímenes. El detalle de estos métodos pueden ser encontrados en Paine y Harms (2009).

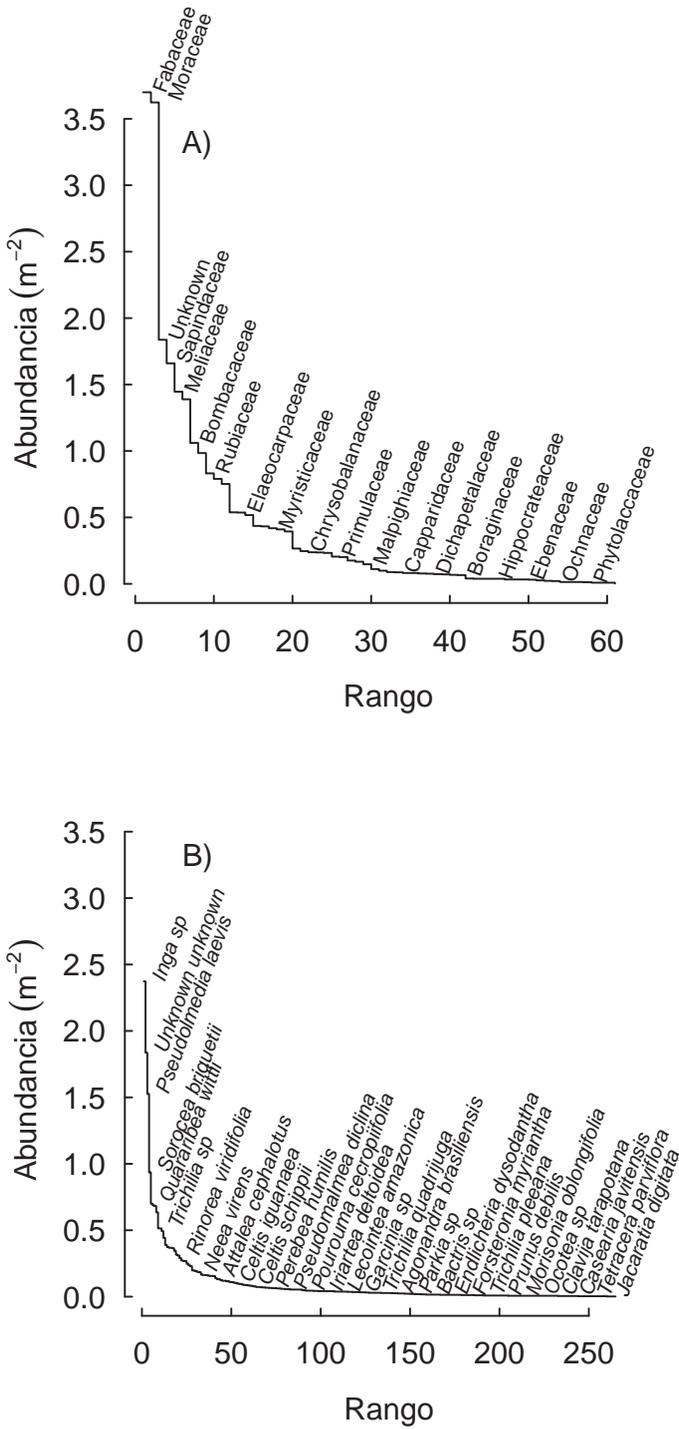
La identificación de plantas juveniles presenta muchas dificultades, especialmente en ecosistemas tan diversos como los bosque bajos tropicales del Perú. Para facilitarnos esta tarea, se colectó frutos y semillas provenientes de árboles adultos identificados. Estos frutos fueron limpiados y plantados dentro de una casa de malla verde localizada dentro de la EBCC. Las plántulas fueron mantenidas por más de tres años después de haber germinado en una mezcla de suelo de arena y tierra del bosque en una proporción 1:1. Se fotografió todos los estadios ontogenéticos, se enfocó en los detalles sobresalientes del fruto, semillas y plántulas. Más tarde se fotografió las flores, plantones y árboles adultos. La comparación de esta base de datos fotográfica con las fotos de las plántulas provenientes del bosque ayudó en la identificación. Esta colección está disponible al público en <http://manuplants.org>.

Se predijo la mortalidad de cada plántula entre los intervalos de los censos mediante un modelo lineal mixto, usando la respuesta de Bernoulli complementaria a un link log-log implementado en el paquete informático lmer4 de R (R Core Development Team 2010). Debido a que los censos se realizaron a diferentes intervalos de tiempo, el tiempo ocurrido desde el censo anterior se transformó de manera logarítmica (log) y se utilizó como punto de partida para producir los estimados de los parámetros en unidades-año, así no se utilizó de manera directa los intervalos de tiempo (para más detalle, ver Paine *et al.*, 2012). Estos modelos incluyen la altura de los individuos, ya que, si todo permanece igual, la mortalidad de plántulas disminuye cuando la altura se incrementa. Estos modelos incluyeron los efectos al azar que afectaron las parcelas, para enfocar el análisis en la variada taxa, mientras se tomaba en cuenta la variación geográfica de las tasas de mortalidad, lo cual puede ser importante (Norden *et al.*, 2007).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En total se hicieron 14,587 observaciones de plántulas individuales en el transcurso de 7 años. Las plántulas pertenecen a 265 taxa, con 62 familias de plantas. Hubo 393 plántulas no identificadas, y 8% de los individuos existentes en el suelo, pero numerosas plántulas solo pueden ser identificadas a nivel de género o familia. El género *Inga* (Fabaceae), así como las plántulas de la familia Lauraceae y Myrtaceae fueron especialmente problemáticas para la identificación. La comunidad de plántulas estuvo dominada por plántulas de familias que están distribuidas en las cuencas de ríos amazónicos (**Figura 1**; Pitman *et al.*, 2002). Las plántulas de las familias Fabaceae y Moraceae fueron numéricamente dominantes y ricas en especies, pero también las plántulas de Sapindaceae, Meliaceae, Annonaceae y Bombacaceae se dieron en grandes densidades: una plántula por m<sup>2</sup>. Las plántulas no identificadas se dieron en densidades de 1.8 por m<sup>2</sup>, restando importancia a la difícil identificación de plantas juveniles. La mayoría de especies fueron raras, 75 especies (o el 28% del total de la riqueza de especies), fue representada por 5 o menos individuos. En otras palabras, se dieron en una densidad menor de 1 individuo por 100 m<sup>2</sup>.

Figura 1.



La abundancia relativa de las especies de plántulas en el suelo boscoso fue muy polarizada. De los 265 taxa que se observaron, solo hubo un caso muy bien identificado, *Pseudolmedia laevis* (Moraceae), que existía en densidades mayores de un individuo por m<sup>2</sup>. Los dos taxa más comunes fueron *Inga* spp. y la agrupación de todas las plántulas no identificadas. Identificaciones más precisas nos hubieran permitido subdividir a estos grupos e identificar su verdadera importancia. Aunque las diez plántulas y árboles más fáciles de identificar son concordantes (al menos al nivel de género; Pitman *et al.*, 2002), se produjeron numerosas excepciones. La planta *Otoba parvifolia* (Myristicaceae) y *Theobroma cacao* (Sterculiaceae) son muy comunes como planta adulta en los bajíos cercanos a la EBCC, cada especie con  $\geq 18$  individuos/ha, pero su abundancia a nivel de plántulas es mucho menos frecuente, con solo 0.27 y 0.16 plántulas/m<sup>2</sup>. Por otro lado, algunas especies que son raras como adultas son muy comunes como plántulas. *Matayba* sp. nov. (colección #: M. McFarland 971; Sapindaceae) se recolectó solo 3 veces en una extensión de 10.25 ha de las parcelas de árboles de EBCC, pero es la séptima especie más común, con 0.7 plántulas/m<sup>2</sup>. Esta plántula de hojas aserradas y compuestas, de apariencia herbácea y frágil es muy común en el sotobosque. Muchas de las especies que son comunes como plántulas son consideradas como tolerantes a la sombra, incluyendo *Pseudolmedia laevis*, *Sorocea briquetii* (Moraceae), *Quararibea wittii* (Bombacaceae) y *Zizyphus cinnamomum* (Rhamnaceae), pero existen aquellas consideradas pioneras como *Mabea piriri* (Euphorbiaceae). La abundancia de plántulas en el suelo boscoso, en relación con los adultos, es determinada por la fecundidad (i.e., producción de semillas) y por la persistencia (i.e., sobrevivencia de plántulas). La existencia de ambos tipos de plántulas, tolerantes y no tolerantes a la sombra, nos indica que las especies están maximizando ambos componentes. Es necesario que se hagan otras investigaciones sobre las relaciones de la abundancia de plántulas, fecundidad, sobrevivencia y tamaño de semillas.

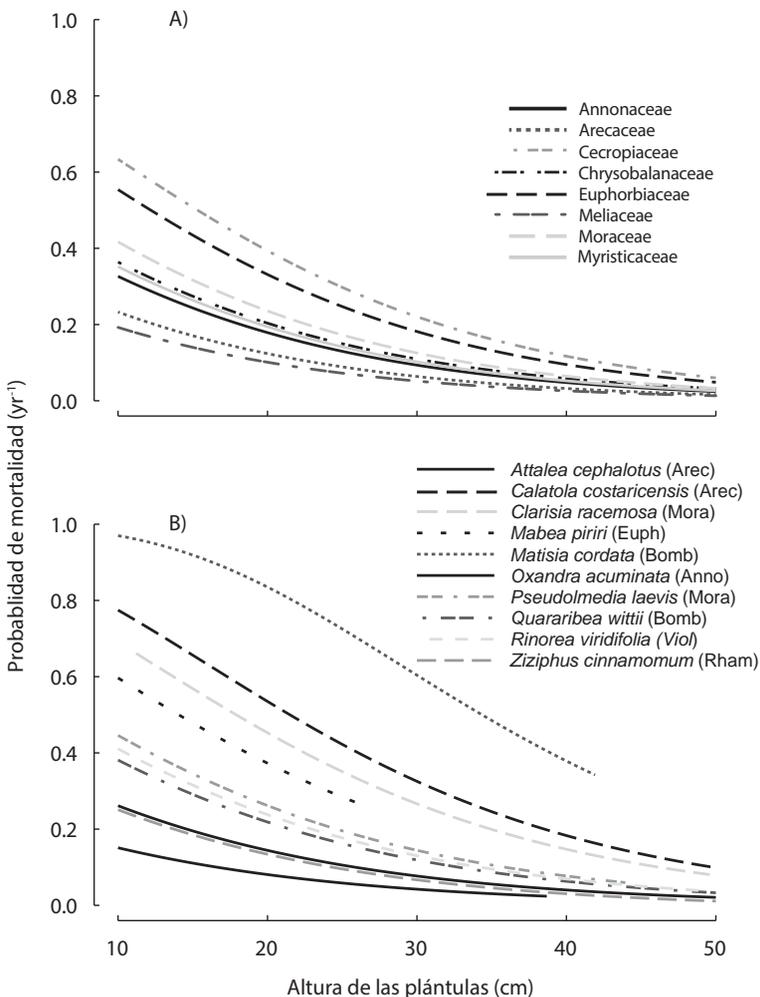
Las distribuciones de plántulas son altamente agregadas, especialmente entre los taxa más comunes. El coeficiente de variación de la abundancia de plántulas por parcela estuvo altamente correlacionada con el promedio de abundancia ( $\log(\text{CV}) = 2.18 + 0.24 * \log(\text{abundancia})$ ,  $r^2 = .39$ ,  $P < 0.0001$ ). Esto indica que los taxa más comunes estaban muy distribuidos en grupos densamente ocupados en pocas parcelas, en vez de grandes densidades en un gran número de parcelas. Esto es consistente con la caída masiva localizada de las semillas, en donde una gran fracción cae cerca del árbol parental y muere en poco tiempo (Paine *et al.*, 2008; Alvarez-Loayza & Terborgh, 2011). Por ejemplo, en el año 2004, 19 plántulas de *Pseudolmedia laevis* crecieron en una sola parcela de un m<sup>2</sup> localizada entre las raíces tablere del árbol parental y solo 6 de estas sobrevivieron para el 2010.

Acá exploramos brevemente los patrones de mortalidad de las familias y especies de plántulas (**Figura 2**). Para toda la taxa, el riesgo de mortalidad declinó con el incremento de tamaño: las plántulas mas grandes fueron más resistentes al daño mecánico y tenían mayores reservas para mantenerse vivas durante períodos donde la disponibilidad de recursos era baja (Leishman *et al.*, 2000). Sin embargo, sorprendentemente, la variación intrafamiliar e intraespecífica disminuyó con el tamaño, lo que nos indica que las diferencias en el desempeño individual era más notorio entre las plántulas más pequeñas, y declinaba cuando las plántulas aumentaban de tamaño (lo que incluye edad). Esto sería consistente con la inferencia de que la mayoría de la mortalidad fue determinista –i.e., resultado de la interacción del ambiente y las características de cada individuo– a temprana edad y se vuelve al azar con el paso del tiempo. En otras palabras, este patrón sugiere que la mortalidad en los estadíos ontogenéticos más tempranos contribuye de manera significativa en la estructuración de la comunidad de árboles en el bosque tropical (Paine *et al.*, 2012).

Las familias y las especies se diferenciaron ampliamente en cuanto al riesgo de mortalidad. A pesar de que no se registraron las causas de mortalidad de las plántulas en este estudio, los patrones son ampliamente consistentes con los que se sabe sobre la tolerancia a la sombra para cada taxón. A cierta altura, las plántulas de Cecropiaceae y Euphorbiaceae, las cuales son pioneras de la flora amazónica, tenían tres veces más posibilidades de morir en un año que las plántulas de Arecaceae o Meliaceae (**Figura 2a**). Estos patrones pueden ilustrarse más si examinamos los patrones de ciertas especies. Las plantas *Rinorea viridifolia* (Violaceae) y *Oxandra acuminata* (Annonaceae) son altamente tolerantes a la sombra y muy comunes en el suelo de la EBCC. Sus bajas tasas de mortalidad como plántulas son consistentes con la tolerancia a la sombra (**Figura 2b**). Por el contrario, *Mabea piriri*, es una de las especies que colonizan los claros en el bosque y se le conoce como no tolerante a la sombra. Sus plántulas, si bien germinan de semillas relativamente grandes, sufren de alta mortalidad, especialmente cuando la plántula es muy joven. Es más, nunca se observó que la planta alcanzara un tamaño mayor a 27 cm (**Figura 2b**). Sorprendentemente, numerosas especies que no son clasificadas como pioneras sufrieron altos grados de mortalidad, incluyendo *Clarisia racemosa* (Moraceae) y *Matisia cordata* (Bombacaceae). Estas especies son dispersadas por animales y su fructificación es abundante, produciendo enormes cantidades de frutos que caen directamente bajo el árbol madre, produciendo lo que se llama “alfombras de semillas”. Las tasas de mortalidad de estas plántulas son muy altas, y es debida a la acción de hongos patogénicos e insectos predadores (Alvarez-Loayza & Terborgh, 2011). Otras investigaciones de los

efectos de la densidad de plántulas y condiciones ambientales en los patrones de mortalidad en estas plántulas podrían ser usadas para comprobar una variedad de hipótesis (Paine *et al.*, 2012).

**Figura 2.** La probabilidad de mortalidad como función de la altura de las plántulas se ilustra para (A) familias y (B) especies seleccionadas. La probabilidad de mortalidad declina con el incremento de estatura de todas los taxa, a pesar que hay una amplia variación entre familias y especies. Note que las probabilidades de mortalidad para las especies solo se ilustra dentro del rango de alturas en el cual cada especie fue estudiada.



## CONCLUSIONES

Este reporte sobre el monitoreo continuo de las plántulas de la EBCC nos da una idea de la diversidad y dinamismo de la capa de plántulas en este extraordinario bosque. Las observaciones a largo plazo de las plantas de bosques tropicales nos da la oportunidad de probar teorías ecológicas (Norden *et al.*, 2007; Paine *et al.*, 2013). Las observaciones hechas a nivel comunitario en numerosas parcelas por un período largo de tiempo son esenciales para detectar patrones que las especies raras presentan, los cuales no se pueden detectar en estudios de corto plazo y pequeña escala (Comita *et al.*, 2010). Esto es importante ya que las especies raras parecen contribuir de una manera desproporcionada en la provisión de servicios de los ecosistemas en bosques tropicales y otros ecosistemas (Mouillot *et al.*, 2013). Es por eso que el valor de nuestro programa de monitoreo y su continuación se incrementa en el tiempo.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a las personas que contribuyeron al monitoreo de semillas: Cecilia Carrasco, Nataly Hidalgo, Marcos Ríos y Pamela Wiesenhorn y a aquellos que contribuyeron al proyecto de identificación de plántulas, incluyendo a Kyle Dexter y Varun Swamy. El Instituto Nacional de Recursos Naturales del Perú nos otorgó los permisos de investigación dentro del Parque Nacional Manu. Esta investigación estuvo financiada por la Organization of American States LASPAU concedida a CETP y la beca Swiss National Science número 121967 a Andy Hector.

## LITERATURA

- Alvarez-Loayza, P. & Terborgh, J. W. 2011. Fates of seedling carpets in an Amazonian floodplain forest: intra-cohort competition or attack by enemies? *Journal of Ecology* 99: 1045–1054.
- Comita, L. S., Muller-Landau, H. C., Aguilar, S. & Hubbell, S. P. 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community. *Science* 329: 330–332.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T. & Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. In: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (ed. Fenner, M.). CAB International, New York, 31–57.
- Mouillot, D., Bellwood, D.R., Baraloto, C., Chave, J.J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., *et al.* 2013. Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology* 11:e1001569.
- Norden, N., Chave, J., Caubère, A., Châtelet, P., Ferroni, N., Forget, P.-M. & Thébaud, C. 2007. Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology* 95: 507–516.
- Paine, C. E. T., Baraloto, C., Chave, J. & Hérault, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos* 120: 720–727.

Paine, C. E. T. & Harms, K. E. 2009. Quantifying the effects of seed arrival and environmental conditions on tropical seedling community structure. *Oecologia* 160: 139–150.

Paine, C. E. T., Harms, K. E., Schnitzer, S. & Carson, W. P. 2008. Weak competition among tropical tree seedlings: implications for species coexistence. *Biotropica* 40: 432–440.

Paine, C. E. T., Norden, N., Chave, J., Forget, P. M., Fortunel, C., Dexter, K. G. & Baraloto, C. 2012. Phylogenetic density dependence and environmental filtering predict seedling mortality in a tropical forest. *Ecology Letters* 15: 34–41.

Pitman, N. C. A., Terborgh, J. W., Silman, M. R., Núñez Vargas, P., Neill, D. A., Cerón, C. E., Palacios, W. A. & Aulestia, M. 2002. A comparison of tree species diversity in two upper Amazonian forests. *Ecology* 83: 3210–3224.

R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

# Usando ADN para verificar la identificación botánica de árboles tropicales

Kyle G. Dexter, Fabiola Parra Rondinel, Carlos Lazo Gago, Edwin Quispe, Juan Carlos Lara Rivas & Agustín Mishaja

## RESUMEN

En muchas regiones del Perú, los ecólogos están evaluando las comunidades de plantas, particularmente de árboles. Generalmente identifican los árboles usando características vegetativas (e.g. de hojas, ramitas, troncos), pero los taxónomos frecuentemente usan de manera adicional las características sexuales (e.g. de frutas o flores) para delimitar especies. No sabemos cuán frecuentemente los ecólogos se equivocan con sus identificaciones ni el efecto que las identificaciones incorrectas tiene en los resultados y conclusiones de sus estudios.

Usamos información de dos marcadores genéticos, ITS del genoma nuclear y *trnD-T* del genoma del cloroplasto, para determinar la exactitud de las identificaciones en un estudio ecológico típico de especies de *Inga* (Mimosoideae: Fabaceae) en parcelas de árboles en la Amazonía peruana. Encontramos que entre el 7.5 y el 8.7% de los árboles es identificado incorrectamente. Hicimos varios análisis ecológicos usando las delimitaciones originales y delimitaciones revisadas usando los datos genéticos.

Los resultados del análisis al nivel de comunidades son diferentes cuantitativamente, pero las conclusiones son similares. Factores ecológicos, como tipo de suelo, y factores correlacionados en el espacio, como dispersión limitada, afectan la composición de comunidades, aunque los factores ecológicos son más importantes. Al contrario, análisis al nivel de especies pueden ser afectados mucho por identificaciones erróneas. Por ejemplo, especies que determinamos originalmente como generalistas de hábitat realmente abarcan dos especies que son especialistas de diferentes tipos de hábitat.

Mientras que encontramos que las identificaciones basadas solamente en morfología vegetativa pueden ser malas, también demostramos que usando solamente ADN para identificar especies no se tiene gran éxito tampoco. Finalmente, discutimos el rol que los ecólogos pueden jugar en el descubrimiento de especies nuevas en los bosques tropicales.

## **ABSTRACT**

The past several decades have seen an upsurge in the number of tree plots and plant community surveys conducted by tropical ecologists. Ecologists generally identify individual trees using vegetative characters (leaves, twigs, bark, and trunks) while taxonomists, whom delimit species, also use fertile characters (fruits, flowers, and their associated structures). This disconnect begs the question of how often ecologists are wrong in their identifications and what impact this might have on the results and conclusions of their studies.

We use information from two genetic markers, the nuclear ITS region and the chloroplast trnD-T intergenic spacer, to assess the accuracy of identifications in a standard ecological study of *Inga* species (Mimosoideae: Fabaceae) in tree plots in the Peruvian Amazon. We determine both the types and frequency of identification errors; the total error rates are significant (7.5-8.7% of all stems). Next, we compare the results of multiple conventional ecological analyses using the original species delimitations versus the revised delimitations based on the genetic data.

The results of community-level analyses do differ quantitatively, but the general conclusions drawn from those results remain the same. Ecological factors, as quantified by measured soil characteristics, and spatially autocorrelated, potentially neutral factors, such as dispersal limitation, both influence the composition of *Inga* communities, but ecological factors predominate. In contrast to the community-level analyses, species-level analyses can be affected dramatically by incorrect identifications. For example, some species originally determined to be habitat generalists were found to comprise two genetically different species specializing on different habitats.

While we find that identifications based on vegetative morphology alone can often be incorrect, we also demonstrate that using a purely DNA sequence based approach to species identification would not be entirely successful either. Finally, we argue that tropical ecologists, particularly if they incorporate information from genetic markers, stand to contribute substantially to species discovery in tropical rainforests.

## INTRODUCCIÓN

Hay muchos estudios sobre la ecología y distribución de árboles tropicales en el Perú (Terborgh *et al.*, 1996; Pitman *et al.*; 1999; 2001; Phillips *et al.*; 2003; Tuomisto *et al.*, 2003). Cuando los ecólogos hacen estos estudios, tienen que identificar todos los árboles que se encuentran en sus parcelas. La gran mayoría de los árboles que se encuentra está en un estado estéril (i.e. no tienen flores ni frutas), pero las claves para identificar árboles utilizan mayormente características de los partes reproductivas de las plantas. Eso es porque los taxónomos que hacen las claves piensan que la morfología de hojas y troncos es muy variable y no ayudan mucho en delimitar especies. Esta diferencia entre ecólogos y taxónomos nos hace preguntar, “¿Con cuánta frecuencia se equivocan los ecólogos y qué efecto tiene ello?”.

Estas preguntas son importantes, porque mucho de nuestro entendimiento de la ecología viene de estudios en bosques tropicales. Un ejemplo es la teoría neutral de Hubbell (Hubbell, 2001). La teoría neutral dice que todas las especies son más o menos equivalentes y que las diferencias entre especies en sus nichos no tienen importancia en explicar cómo pueden coexistir. La teoría neutral fue inspirada por bosques tropicales, porque la alta diversidad de estos bosques parece excluir la posibilidad que cada especie tiene su propio nicho.

Ya sabemos que los ecólogos tropicales cometen algunos errores en la identificación (Sheil, 1995; Condit, 1998), pero determinar el efecto de estos errores es más difícil. Primero, hay que determinar exactamente cuándo los ecólogos han cometido un error de identificación. Un método es tener un taxónomo revisando todas las identificaciones del ecólogo (e.g. Oliver y Beattie 1993; Derraik *et al.*, 2002; Scott & Hallam; 2002; Barratt, 2003). Alternativamente, se puede usar datos genéticos, idealmente en la forma de secuencias de ADN, para verificar las identificaciones (e.g. Knowlton *et al.*, 1992; Caesar *et al.*, 2006; Bickford *et al.*; 2007; Stuart & Fritz, 2008). Los individuos de alguna especie deben ser más relacionados entre ellos que con individuos de otras especies. Para usar ADN para verificar las identificaciones, se tiene que secuenciar muchos individuos. En el pasado, el costo de eso intimidó este tipo de estudios, pero con la disminución de los precios, ahora se puede secuenciar con mayor facilidad (e.g. Hebert *et al.*, 2003; 2004; Janzen *et al.*; 2005).

Los ecólogos han usado datos genéticos hace tiempo para ayudar a identificar organismos (Nanney, 1982; Pace, 1997; Brown *et al.*, 1999). Recientemente, se ha

denominado a este proceso “código de barras de ADN”. En el uso exacto del término, el código de barras de ADN solo requiere secuencias de ADN para delimitar especies y identificar individuos. Eso puede ser posible en animales (Hebert *et al.*, 2003, 2004; pero ver Hickerson *et al.*, 2006; Knowles & Carstens, 2007), pero no podemos esperar tanto éxito con plantas. Los marcadores moleculares disponibles para las plantas son menos variables que los marcadores para animales (Kress *et al.*, 2005; Newmaster *et al.*, 2006). Por otro lado, las plantas probablemente se cruzan entre especies más que los animales (Chase *et al.*, 2005; Cowan *et al.*, 2006). Entonces, no se espera que pueda distinguirse todas las especies con secuencias de ADN.

En este trabajo construimos filogenias con secuencias de ADN de individuos que colectamos como parte de un estudio ecológico sobre árboles tropicales en la selva baja del Perú. Todos los individuos fueron identificados originalmente usando la morfología vegetativa. Usamos esta filogenia para proveer hipótesis sobre cuándo nos equivocamos en estas identificaciones botánicas. Por ejemplo, si unos individuos que originalmente delimitamos como una especie caen en dos grupos diferentes en la filogenia, revisamos la morfología de los dos grupos. Si encontramos características que distinguen estos dos grupos, dividimos la especie original en dos especies. Todavía estamos usando información morfológica al delimitar especies, pero las secuencias de ADN debe incrementar la exactitud de la delimitación de especies. Los ecólogos tienen que escoger entre docenas de características cuando delimitan especies y no saben con anterioridad cuáles características son buenas. Puede ser que de vez en cuando escogen características malas. También es posible que los ecólogos cometan errores por descuido cuando están manejando miles de muestras. La filogenia puede ayudarnos a detectar dónde hemos cometido estos errores.

Durante el proceso de verificación de las identificaciones, llegamos a unas nuevas delimitaciones entre las especies. Después, comparamos los resultados de varios análisis ecológicos con las identificaciones originales y las nuevas. Así podemos ver el efecto de identificaciones incorrectas sobre estudios ecológicos. Hacemos análisis que otros ecólogos han usado para evaluar la validez de la teoría neutral. Determinamos cómo la composición de especies de comunidades está correlacionada con las características de los suelos y cómo cambia la composición con la distancia no obstante los suelos. También hacemos análisis al nivel de especies para ver como las identificaciones incorrectas pueden afectar los estudios autoecológicos.

## MÉTODOS

### Trabajo de campo

El presente estudio está enfocado a nivel taxonómico dentro de un género (*Inga*: Fabaceae). Este es el género de árboles más abundante y diverso dentro el área del estudio, el departamento de Madre de Dios. Visitamos 14 sitios en Madre de Dios (**Figura 1**), que están separados por un rango de distancias (3 hasta 250 kilómetros). En cada sitio, tomamos censos de *Inga* en los dos hábitats dominantes, tierra baja y tierra alta (Pitman *et al.*, 1999). Evitamos los pantanos y bosques sucesionales. En tres sitios, no llegamos a tierra alta. En total hicimos 25 censos de comunidades, 14 en tierra baja y 11 en tierra alta. En cada censo, contamos y identificamos cada *Inga* que llegaba a 1.3 metros de altura. Medimos el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura del árbol. También, colectamos cada individuo para una muestra genética y la mayoría para una muestra botánica.

En cada sitio donde hicimos censos, colectamos muestras de suelos. En los Estados Unidos, hicimos varios análisis de suelos. Colectamos datos sobre el contenido de nutrientes (e.g. fósforo, nitrógeno, calcio, y potasio) y la textura de los suelos (porcentaje de arcilla y arena).

Todos los *Inga* que encontramos fueron identificados a nivel de morfoespecies por sus características vegetativas. Luego, visitamos herbarios en el Perú (herbario forestal de la Universidad Nacional Agraria La Molina), en los Estados Unidos (herbario de la Universidad de Duke y del Jardín Botánico de Missouri) y en Inglaterra (herbario del Jardín Botánico de Kew) para poner nombres taxonómicos a las morfoespecies. No pudimos poner nombres definitivos a todas las especies, por lo que quedan algunas morfoespecies. Depositamos representantes de cada especie en los herbarios de Duke, Kew y La Molina.

### Trabajo de laboratorio

Escogimos una porción de las muestras para secuenciar. La porción representó todas las especies y morfoespecies y muestreo de más de un sitio para la mayoría de las especies. En total obtuvimos secuencias de 757 individuos. También obtuvimos secuencias de varios individuos de *Zygia* que encontramos en el campo. *Zygia* es probablemente el género hermano de *Inga*; obtuvimos secuencias de *Zygia* para servir como “grupo testigo” en los análisis filogenéticos y verificar la monofilia de las colecciones de *Inga*.

Extraimos ADN de las muestras escogidas usando una modificación del protocolo CTAB (Doyle & Doyle, 1990). Después, hicimos RCP (Reacción en

Cadena de la Polimerasa) a dos regiones genéticas, la región ITS del genoma nuclear y la región trnD-T del genoma del cloroplasto. Secuenciamos los productos limpiados del PCR usando un Secuenciador ABI 3730. Juntamos las secuencias en el programa Sequencher v4.5 y alineamos las secuencias en la programa MacClade v4.06 (Maddison & Maddison, 2003).

### **Análisis filogenéticos**

Usamos el programa Modeltest v3.7 (Posada y Crandall, 1998) para determinar el mejor modelo de la evolución de las secuencias de ITS y de trnD-T. El mejor modelo para las dos regiones era el GTR + G + I (modelo general del tiempo reversible con una proporción de los sitios irreversible y una distribución gamma para la tasa de cambio). Ya que las dos regiones tenían el mismo modelo, combinamos las dos regiones para análisis filogenéticos. Usamos el programa Collapse v1.2 para reducir los datos hasta secuencias únicas. Si individuos de especies diferentes tenían la misma secuencia, manteníamos un representante de las dos especies en el análisis.

Hicimos un análisis de verosimilitud máxima con 100 réplicas de arranque en el programa Garli v0.95 (Zwickl, 2006). Usamos el modelo GTR + G + I, pero permitimos a Garli estimar los parámetros para frecuencias de bases, proporción de sitios incambiables, y las tasas de cambio. Construimos un árbol filogenético del consenso con las 100 réplicas de arranque en el programa PAUP v10.4 (Swofford, 2002). También hicimos un análisis bayesiano con el programa Mr. Bayes v3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). Hicimos 10 millones de generaciones y usamos los últimos 5 millones para construir un árbol filogenético del consenso.

### **Evaluación de errores de identificación y revisión de la delimitación de especies**

Hubo poco conflicto entre el árbol filogenético del análisis de verosimilitud máxima y del análisis bayesiano. Por eso, usamos el árbol del análisis de verosimilitud máxima para guiar nuestra evaluación. Evaluamos la frecuencia de tres tipos de error:

- 1) agrupación incorrecta de dos especies;
- 2) división incorrecta de una sola especie; y
- 3) errores directos en la identificación de individuos.

Si se encuentra una especie putativa en dos lugares en la filogenia, puede indicar que más de una especie fue agrupada incorrectamente como una

especie. En estos casos, verificamos la morfología de las muestras de herbario de nuevo para determinar si hay unas características que distinguen los grupos divergentes. Si encontramos características así, consideramos los grupos como especies diferentes. Si no las encontramos, concluimos que es una sola especie, pero que la separación de linajes o cruce entre especies es responsable de la falta de monofilia.

Si dos o más especies son polifiléticas o parafiléticas entre ellas, es posible que hayamos dividido una especie incorrectamente como varias especies. Como en casos anteriores, verificamos la morfología de las muestras botánicas. Si no hay buenas características morfológicas que distinguen a las especies, combinamos las especies originales en una especie. Si las especies tienen buenas características, el resultado filogenético puede ser explicado por la formación reciente de especies o por el cruce entre especies.

Las dos primeras categorías constituyen errores de delimitación. La última categoría incluye errores directos en identificación. Eso es evidente cuando una o dos adhesiones de una especie se encuentran filogenéticamente dentro de otra especie. En estos casos, revisamos las muestras botánicas para determinar a cuál especie los individuos ambiguos se parecen más. Así podemos verificar si cometimos un error en la identificación original.

### **Análisis ecológicos a nivel de las comunidades**

Hicimos los siguientes análisis ecológicos a dos grupos de datos, uno usando las identificaciones originales (basadas en la morfología vegetativa) y otro usando las identificaciones revisadas con información filogenética. Usamos pruebas Mantel parciales para determinar la influencia relativa de los suelos y de factores correlacionados al espacio (como dispersión limitada), a la composición de comunidades de *Inga*. Las pruebas Mantel parciales pueden determinar la correlación entre una matriz dependiente y dos matrices independientes controlando alguna correlación entre los dos matrices independientes. Construimos tres matrices de distancia que representan distancias entre comunidades:

- 1) distancia en la composición de especies;
- 2) distancia en características del medioambiente; y
- 3) distancia geográfica. Usamos el servicio del web 'Aislamiento por Distancia' (Jensen *et al.*, 2005) para hacer las pruebas Mantel parciales.

Calculamos la distancia en la composición de especies como 1 menos la estimación de un índice de similitud entre las comunidades (estos índices normalmente varían

de 0 a 1). Usamos dos índices, el Índice de Similitud de Jaccard, que usa datos de presencia y ausencia y el Índice de Similitud de Bray-Curtis, que usa datos de abundancia. Calculamos índices de similitud usando la programa EstimateS v8.00 (Colwell, 2006). Hicimos pruebas Mantel parciales usando las dos índices.

Para hacer una matriz de distancia del medioambiente, usamos datos de los suelos. Primero, hicimos un análisis de componentes principales con todas las variables de suelos que medimos. Luego, tomamos la diferencia entre las comunidades para cada eje de componente principal (ECP) para hacer una matriz de distancia entre comunidades para cada ECP. Después verificamos la correlación entre los matrices de distancia en composición de especies entre comunidades y los matrices de distancia de los ECP. Solamente el primer ECP mostró una correlación. Además, el primer ECP explicó 51% de la variación en los datos de los suelos; el segundo ECP explicó solamente 15%. Por estas razones, seleccionamos la matriz basada en diferencias para el primer ECP como la matriz de distancia entre los comunidades para el medioambiente.

La matriz de distancia geográfica consiste simplemente de las distancias entre las comunidades en kilómetros.

Para enfocarnos en la correlación espacial de los datos de la composición de comunidades, también hicimos un análisis de la declinación con la distancia en la similitud de comunidades (Nekola & White, 1999; Chave & Leigh, 2002). Hicimos un análisis de la declinación con la distancia por separado para comunidades en tierra alta y tierra baja. Se puede trazar la similitud entre comunidades con la distancia geográfica entre comunidades y calcular la pendiente de una línea hecha con estos puntos para obtener la tasa de declinación con la distancia. Debido a que los puntos de datos no son independientes, usamos el método “jackknife” para estimar la pendiente. Hicimos un análisis de la declinación con distancia para los Índices de Similitud de Jaccard y Bray-Curtis.

### **Análisis ecológicos a nivel de especies**

Frecuentemente, los ecólogos desean determinar si una especie se especializa en un tipo específico de hábitat. Modificamos el método de Phillips *et al.* (2003) para evaluar eso. Para cada especie, determinamos la proporción,  $\phi$ , de todos los árboles censados que representan esa especie (i.e. la abundancia relativa de la especie). Si la especie es generalista,  $\phi$  debe ser el mismo para tierra alta y baja. Si sospechamos que le especie es especialista de tierras altas, calculamos la probabilidad binomial,  $\text{Bin}(Y|TA | NTA, \phi)$ , que encontramos

YTA individuos de la especie en tierras altas dado NTA, el número total de individuos que muestreamos en tierras altas, y  $\emptyset$ . Si esta probabilidad es menor de 0.05, concluimos que la especie es especialista de tierras altas. Hicimos una prueba similar para especies que sospechamos son especialistas de tierras bajas calculando la probabilidad  $\text{Bin}(YTB | NTB, \emptyset)$ . Si especies no tienen una preferencia por algún hábitat, concluimos que la especie es generalista.

## RESULTADOS

### Análisis filogenéticos

En total, obtuvimos secuencias de ADN de 757 individuos, 640 para la región nuclear ITS y 695 para la región del cloroplasto trnD-T. La región ITS tiene 638 hasta 668 pares de bases, y el grupo de datos total alineado tiene 671 pares de bases. La región trnD-T tiene 1390 hasta 1489 pares de bases, y el grupo de datos total alineado tiene 1596 pares de bases. Solo los 1162 pares de bases centrales fueron entendibles para todas las secuencias y cortamos el grupo de datos trnD-T hasta estos 1162 pares de bases centrales. El grupo de datos concatenado contuvo 195 secuencias únicas. Incluyendo los individuos de múltiples especies que tienen la misma secuencia el grupo de datos para análisis filogenética aumentó hasta 216 secuencias.

El árbol del consenso del análisis de verosimilitud máxima está mostrada en la **Figura 2**. El análisis bayesiano dio una topología equivalente. No mostramos esta topología, pero la probabilidad posterior del análisis bayesiano está mostrado en la **Figura 2**. En general, hubo poco soporte para la mayoría de los nudos en el árbol, pero muchas especies forman grupos monofiléticos. Cuando todos los individuos de una especie tienen la misma secuencia (e.g. morfoespecie 22), no hay un valor de soporte asociado con esta especie, pero podemos considerar que esta especie tiene buen soporte si no comparte la secuencia con otra especie.

### Evaluación de errores de identificación y revisión la delimitación de especies

Muchas especies que delimitamos mediante la morfología botánica forman grupos monofiléticos en la filogenia (*Inga alata*, *I. alba*, *I. cinnamomea*, *I. cordatoalata*, *I. heterophylla*, *I. porcata*, *I. psittacorum*, *I. setosa*, *I. suaveolans*, *I. tenuistipula*, *I. umbellifera* y las morfoespecies 17, 22, y 54). Estas especies (marcadas con letra A en la **Figura 2**) no requieren más evaluación de la morfología vegetativa y pueden ser consideradas como buenas especies. Varias especies contienen 1-2 individuos que fueron identificadas incorrectamente como otra especie (el

tercer tipo de error: errores directos en identificación). Cuando corregimos estos errores, otras especies formaron grupos monofiléticos en la filogenia (morfoespecies de Inga 50, 58, y 75).

Las secuencias para *Inga auristellae* aparecen en dos grupos monofiléticos en la filogenia (**B** en la **Figura 2**). Cuando, re-evaluamos las muestras de esta especie, encontramos características vegetativas que distinguen a los dos grupos. Un grupo es más similar a las muestras botánicas de *I. auristellae* y el otro grupo parece una especie menos conocida, *I. brevipes*. Entonces, segregamos las muestras que se parecen a *I. brevipes* como una especie distinta a este nombre. Las secuencias de *I. sertulifera* aparecen también en dos grupos en la filogenia (**C** en la **Figura 2**). Un grupo es muy similar a *I. sertulifera* y el otro grupo es distinto de todas las muestras botánicas que revisamos. Ya que no podemos poner un nombre a este grupo distinto, recibe la designación de morfoespecie *Inga 55*.

Dos especies, *Inga marginata* y *I. punctata*, son parafiléticas con respecto a otras especies (**D** en la **Figura 2**). Si la formación de especies ocurrió recién, la parafilia es muy posible. Ya que estas especies son bien diferentes morfológicamente de las especies cercanas relacionadas, las consideramos como buenas especies. Algunos pares de especies, *I. bourgonii* y *I. coruscans*, *I. acreana* y *I. chartacea*, y *I. lineata* y *I. killipiana* comparten secuencias o son polifiléticas (**E** en la **Figura 2**). Ya que cada especie tiene características morfológicas muy distintas, seguimos con las identificaciones originales y atribuimos el resultado filogenético a cruce entre especies o la formación reciente de las especies.

En algunos otros pares de especies, *Inga ruiziana* y la morfoespecie 68, *I. tomentosa* y la morfoespecie 71, y *I. stenoptera* y la morfoespecie 76, los miembros del par son hermanos en la filogenia (**F** en la **Figura 2**). Cuando revisamos las muestras que colectamos y muestras adicionales en herbarios, concluimos que las especies no son suficientemente distintas para llamarlas como especies diferentes. Pero, son distintas genéticamente y hay diferencias morfológicas pequeñas entre ellas. Entonces, decidimos que los grupos son unidades evolucionarias significativas (UESs) de la misma especie. *Inga laurina* incluye dos grupos genéticamente distintos que también tienen características morfológicas distintas. Entonces, dividimos *I. laurina* en dos UESs diferentes.

En varios casos, dos especies fueron polifiléticas entre ellas, y cuando revisamos la morfología de las muestras, decidimos que las especies deben ser combinadas como una especie (**G** en la **Figura 2**). Fue el caso de *Inga leiocalycina* y la morfoespecie 79, la morfoespecies *Inga 18* y 62, y *I. densiflora* y

la morfoespecie 47. En el último caso, la nueva especie es parafilética, pero como discutimos arriba, no es tan raro dada la formación reciente de especies. *Inga spectabilis* y la morfoespecie 78 se encuentran filogenéticamente dentro de la especie *I. venusta*, y porque tienen morfología similar, las combinamos con *I. venusta*. No significa que *I. spectabilis* no es una buena especie, solamente que con la única muestra botánica que teníamos, hicimos una mala identificación. *Inga nobilis* es la única especie que determinamos originalmente hasta el nivel de subespecie. Las subespecies son conceptualmente similares a las unidades evolucionarias significativas que describimos arriba. Definimos las UESs como grupos con diferencias sutiles morfológicamente que son hermanas en la filogenia. Las dos subespecies de *I. nobilis* no son hermanas en la filogenia y por eso, las combinamos como una sola especie, sin distinguirlas.

Hay un grupo grande en la filogenia (**H** en la **Figura 2**) que incluye *Inga poeppigiana*, *I. stipulacea*, *I. steinbachii*, *I. sapindoides*, *I. longipes*, *I. thibaudiana*, *I. cayennensis*, *I. ingoides*, *I. vera*, *I. edulis*, y las morfoespecies 48 y 63. Hay poca divergencia entre todas estas especies y teníamos que depender mucho de la morfología botánica para distinguir las especies. *Inga sapindoides* y *I. poeppigiana* incluyen dos grupos divergentes. Cuando revisamos la morfología de los grupos y muestras en herbarios concluimos que los grupos divergentes corresponden a otras especies, *I. fosteriana* y *I. barbata* respectivamente. *I. longipes* y *I. steinbachii* también incluyen individuos divergentes, pero decidimos que es por errores de identificación. Las morfoespecies de *Inga* 48 y 63 se encuentran filogenéticamente dentro de *I. sapindoides*. Cuando revisamos la morfología de estas morfoespecies, decidimos que no son suficientemente distintas para ser nuevas especies.

Hay otras especies, *Inga capitata*, *I. tocachiana*, *I. stipulacea* y la morfoespecie 56 que son complicadas. *Inga capitata* aparece en tres sitios en la filogenia. Un grupo es divergente de los otros dos grupos morfológicamente. Entonces, llamamos a este grupo como una USE distinta. Las morfoespecies 56 y 66 son muy similares morfológicamente, pero la morfoespecie 66 está en dos sitios en la filogenia. No podemos encontrar una diferencia morfológica entre las dos muestras de la morfoespecie 66, y combinamos esta especie con la morfoespecie 56, dado su alta similitud morfológica. *Inga tocachiana* y *I. stipulacea* aparecen en dos lugares en la filogenia pero no pudimos encontrar diferencias morfológicas entre los grupos divergentes. Entonces, seguimos usando los nombres originales. El resultado filogenético puede ser por cruce entre especies o separación de linajes. Se necesita más secuencias e inspección de la morfología para determinar los límites exactos de estas especies.

## Análisis ecológicos a nivel de las comunidades

Hicimos todos los análisis con las delimitaciones de especies originales y las delimitaciones revisadas con la información filogenética. También hicimos los análisis tratando las UESs como especies distintas. Las UESs son genéticamente divergentes y pueden haber evolucionado de manera distinta. Aquí solo presentamos los resultados tratando las UESs como especies distintas. Los resultados con las UESs combinadas como especies simples son similares.

Los resultados de las pruebas Mantel parciales están en **Tabla 2**. Para los dos índices de similitud (Jaccard y Bray-Curtis), usando los datos con las delimitaciones revisadas aumentó la correlación entre la matriz de distancia en composición de especies y la matriz de distancia geográfica. Para los datos con las delimitaciones originales y revisadas, la matriz de distancia en composición derivada del índice Bray-Curtis tuvo una correlación más alta que la matriz derivada del índice Jaccard con la matriz de distancia del medioambiente.

Los resultados de los análisis de la declinación con la distancia en la similitud de comunidades están en **Tabla 3**. En tierras bajas, los índices de Jaccard y Bray-Curtis declinan menos con la distancia usando las delimitaciones revisadas. De manera inversa, en tierra firme, los dos índices declinan más con la distancia usando las delimitaciones revisadas. Para el índice de Jaccard, las tasas de declinación para tierras altas y bajas son diferentes con las delimitaciones originales, pero con las delimitaciones revisadas convergen en la misma tasa (**Figura 3**). Para el índice de Bray-Curtis, las tierras altas siempre tienen una tasa de declinación más alta. Sin embargo, ninguna de las diferencias en la tasa son significativas, porque los intervalos de confianza, estimados usando el jackknife, se traslapan bastante.

## Análisis ecológicos a nivel de especies

Usando las delimitaciones originales o revisadas, la mayoría de las especies es especialista a un tipo de hábitat (tierras altas o bajas), (**Tabla 4 y 5**). No obstante, la proporción de los especialistas crece desde 52.6% con las delimitaciones originales, hasta 61.1% con las delimitaciones revisadas. En algunos casos, los cambios eran muy notables. Por ejemplo, con las delimitaciones originales, *Inga poeppigiana* tenía un buen número de individuos en tierras altas y bajas. Pero, con las delimitaciones revisadas, parece que *I. poeppigiana* es realmente dos especies: una que se encuentra mayormente en tierras altas (que todavía se llama *I. poeppigiana*) y otra (*I. barbata*) que se encuentra mayormente en tierras bajas. Al otro lado, hay especies que parecen como dos especialistas con las delimitaciones originales, pero las delimitaciones revisadas las mostró como una sola especie generalista.

## DISCUSIÓN

Este estudio es una de las primeras evaluaciones de la exactitud de las identificaciones morfológicas de árboles tropicales por ecólogos. Encontramos los que ecólogos cometen errores: casi 10% de los individuos tenían una identificación que estuvo incorrecta de alguna manera (**Tabla 1**). Estas identificaciones incorrectas tienen un efecto cuantitativo y significativo a los resultados de los análisis ecológicos (**Tabla 2 y 3, Figura 3**). Por ejemplo, procesos correlacionados en el espacio (e.g. dispersión limitada) tienen más importancia en explicar patrones en la similitud de comunidades cuando usamos delimitaciones de especies revisadas con datos genéticos. También, más especies parecen como especialistas a un tipo de hábitat usando las delimitaciones revisadas. Sin embargo, estos errores no afectan las conclusiones mayores de la mayoría de estudios ecológicos de plantas tropicales. Usando las delimitaciones originales o revisadas, encontramos que las características de suelos y procesos correlacionados en el espacio tienen un gran afecto en la composición de comunidades de árboles tropicales.

### Usando secuencias de ADN para ayudar a delimitar especies

Actualmente, existen varios métodos para usar ADN para delimitar especies (David & Nixon, 1992; Wiens & Penkrot, 2002; Nielsen & Matz, 2006; Pons *et al.* 2006; Hart & Sunday, 2007; Knowles & Carstens, 2007; Rach *et al.*, 2007). Estos métodos son insuficientes para nuestros datos para varias razones. Primero, muchos de estos métodos (e.g. Nielsen & Matz, 2006; Knowles & Carstens, 2007) funcionan mejor con pocas especies, pero tenemos más de 50 especies en nuestro estudio. Segundo, otros métodos (e.g. Davis & Nixon, 1992; Wiens & Penkrot, 2002) dependen de información sobre la distribución de especies, en particular la alopatría de especies. No tenemos un buen conocimiento de la distribución de especies en la Amazonía y no podemos decir algo definitivo sobre dónde se encuentran las especies. Además, la alta simpatria de especies de *Inga* (>20 especies simpátricas) disminuye la utilidad de la alopatría en delimitar especies.

Por último, nuestro sistema puede ser inapropiada para cualquier método de delimitar especies que usa solamente datos genéticos. El género *Inga* es bastante joven (2-10 millones de años; Richardson *et al.*, 2001; Lavin, 2006), pero increíblemente diverso (~300 especies; Pennington, 1997). Dada la alta tasa de formación de especies que estos datos reflejan y la lenta tasa de evolución para los marcadores que usamos, es muy posible la falta de monofilia de especies por la separación de linajes y porque no ha pasado suficiente tiempo para la monofilia de especies nuevas. Además, el cruce entre especies puede complicar

los datos genéticos. Probablemente no hay altas tasas de cruce entre especies (Koptur, 1984), pero algunas especies tienen el doble del número normal de cromosomas, indicando que el cruce entre especies es una posibilidad.

Debido a que los datos genéticos pueden ser engañosos para la delimitación de especies, seguimos dependiendo de la morfología botánica para hacer las delimitaciones finales de especies. Entonces, con las delimitaciones finales, algunas especies quedan como polifiléticas (e.g. *Inga acreana* y *I. chartacea*) o parecen divergentes en la filogenia (e.g. *I. stipulacea*). Las delimitaciones revisadas representan hipótesis que pueden ser examinadas con más datos, genéticos o morfológicos. No obstante, las delimitaciones revisadas deben ser una gran mejora de las delimitaciones originales basadas solamente en información de la morfología vegetativa.

Las delimitaciones revisadas incluyen 55 especies y 60 UESs, mientras que las delimitaciones originales incluyeron 62 especies y 63 UESs. Entonces, se agruparon más especies que divididas. La mayoría de especies agrupadas fue rara, frecuentemente colectada una o dos veces. Dadas tan pocas muestras, con frecuencia fue difícil determinar si las especies tenían características suficientemente distintas para distinguirlas de las especies con quien se encontró relación filogenética (e.g. Morfoespecies de *Inga* 48 y 63, las dos que se encontraron dentro de *I. sapindoides*). Si estas especies putativas pueden ser consideradas como una variación morfológica de las especies relacionadas filogenéticamente, combinamos las especies. Las especies que dividimos usando los resultados filogenéticos fueron colectadas con mayor frecuencia. Por eso, fue más fácil encontrar características morfológicas que distinguieron a los grupos divergentes.

Clasificamos las identificaciones incorrectas en tres categorías de error: agrupación incorrecta, división incorrecta y errores directos en identificación (**Tabla 1**). Las dos primeras categorías corresponden a errores de delimitación, mientras que la última categoría consiste en malas identificaciones y incluye solo 1.5% de los individuos. Entonces, parece que no hicimos muchos errores por descuido. La tasa total de error es de 7.5% de los individuos o 8.7% si tratamos a las UESs como especies distintas. Estas tasas de error son similares a las tasas de error reportadas para estudios de plantas en zonas templadas (5.6-10.5%, Archaux *et al.*, 2006; 7.4%, Scott & Hallam, 2002). A pesar que nuestros resultados representan un estudio aislado, parece que los estudios ecológicos en regiones tropicales no tienen una tasa de error más alta que los estudios en regiones templadas, ni es relevante la alta diversidad en regiones tropicales.

Para determinar las delimitaciones revisadas de especies, utilizamos la información de secuencias de ADN y de morfología botánica. Evitamos usar información ecológica en delimitar las especies (por ejemplo en qué tipo de hábitat encontramos individuos; *sensu* Raxworthy *et al.*, 2007; Rissler y Apodaca, 2007), porque quisimos usar las especies delimitadas para determinar si las especies muestran diferencias ecológicas o son efectivamente neutrales.

## Análisis ecológicos

Usando las delimitaciones revisadas, la correlación entre la matriz de distancia en la composición de especies y la matriz de distancia geográfica creció (**Tabla 2**). En varios casos, las especies o UESs, que fueron divididas por los resultados filogenéticos, están segregadas geográficamente. Entonces, las delimitaciones originales, que tenían las especies agrupadas, mostraron menos señales geográficas, o correlación espacial, en la composición de especies de las comunidades. Por el contrario, la correlación entre la matriz de distancia en composición y la matriz de distancia medioambiental disminuyó con las delimitaciones revisadas. Probablemente es porque en algunos casos agrupamos especies que parecían como dos especies que se especializan en tipos diferentes de hábitat. En total, los análisis con las delimitaciones revisadas sugieren mayor importancia de los procesos correlacionados en el espacio, como dispersión limitada, en determinar la composición de comunidades. Sin embargo, las delimitaciones originales y revisadas están de acuerdo con qué características de suelos explican la variación en la composición más de cualquiera otra cosa (**Tabla 2**). Las dos delimitaciones también demostraron que el índice de similitud de Bray-Curtis, el cual incluye información sobre la abundancia de especies, tiene una correlación más alta con factores medioambientales y menos con la distancia geográfica que el índice de similitud de Jaccard. Eso puede indicar que la dispersión limitada puede restringir la distribución de especies, pero su abundancia es determinada más por condiciones medioambientales.

Los cambios en la delimitación de especies deben afectar los análisis de la declinación en similitud de comunidades con la distancia si los cambios tienen un señal geográfica (p.e. si las especies agrupadas o divididas son geográficamente segregadas). El estimado de la tasa de declinación en tierras bajas disminuyó, mientras que el estimado en tierras altas creció. Este resultado indica que agrupamos a las especies segregadas geográficamente en tierras bajas y dividimos a las especies en tierras altas. De manera interesante, los estimados de la tasa de declinación para el índice de Jaccard, convergieron en el mismo valor con las delimitaciones revisadas. La importancia biológica de esta convergencia no es conocida. Debemos notar que ninguna de las diferencias

en la tasa de declinación es significativa porque los intervalos de confianza se traslapan casi completamente. Todos los análisis están de acuerdo en que hay declinación significativa en la similitud de comunidades.

Usando las delimitaciones revisadas, muchas especies cambiaron desde generalistas hasta especialistas y viceversa. Además, algunas especies que tenían amplia distribución con las delimitaciones originales cambiaron hacia dos especies restringidas que se especializan en hábitats diferentes. Entonces, los estudios autoecológicos de una sola especie pueden ser confusos si la identificación de la especie no está verificada para varios sitios.

Las grandes conclusiones de nuestros análisis ecológicos es que las distribuciones y composición de las comunidades de árboles tropicales son muy correlacionadas con el hábitat y las características de suelos, pero que procesos correlacionados en el espacio, como la dispersión limitada, también afectan la composición de comunidades. Estas conclusiones están de acuerdo con los resultados de otros estudios de comunidades de árboles tropicales (e.g. Phillips *et al.*, 2003; Tuomisto *et al.*, 2003; John *et al.*, 2007; Norden *et al.*, 2007; Queenborough *et al.*, 2007) y con estudios de la ecología de plantas en general (Tilman, 1994; Gurevitch *et al.*, 2006).

### **Implicancias para el código de barras de ADN**

Los resultados de nuestro estudio tienen implicancias importantes para el código de barras de ADN en plantas (Chase *et al.*, 2005; Cowan *et al.*, 2006). Uno de los objetivos principales del código de barras de ADN es catalogar la diversidad de vida. La mayoría de especies, incluyendo las plantas, se encuentra en zonas tropicales, y mucha de esta diversidad es en géneros diversos como *Inga* (Richardson *et al.*, 2001). Es en estos géneros diversos donde el código de barras de ADN sería lo más difícil. Mientras que no es nuestro objetivo probar cada método de código de barras de ADN (e.g. Nielsen & Matz, 2006; Pons *et al.*, 2006; Knowles & Carstens, 2007), consideramos brevemente el código de barras de ADN en su concepción original (Hebert *et al.*, 2003). En esta concepción, se determina un umbral entre las distancias genéticas dentro de especies y entre especies. Si la distancia genética entre un par de secuencias cayó abajo del umbral, se asignan el par a la misma especie; si no, se asignan el par a especies diferentes. Se necesita una brecha entre distancias genéticas dentro y entre especies (Meyer & Paulay, 2005). La **Figura 4** muestra que esta brecha no existe para *Inga*. De repente, los métodos de código de barras de ADN que usan árboles filogenéticos pueden tener más éxito en delimitar especies e identificar individuos (e.g. Pons *et al.*, 2006; Knowles & Carstens, 2007), pero esos métodos no van a tener éxito con

nuestros datos. La **Figura 2** muestra que especies cercanamente relacionadas frecuentemente comparten secuencias de ADN. Hasta que encontremos marcadores más variables o más marcadores en general, tenemos que seguir usando información morfológica para identificar individuos de *Inga* hasta el nivel de especies. Necesitamos más investigaciones para determinar si el código de barras de ADN puede tener más éxito en otros grupos diversos de plantas (e.g. Duminil *et al.*, 2006; LaHaye *et al.*, 2008).

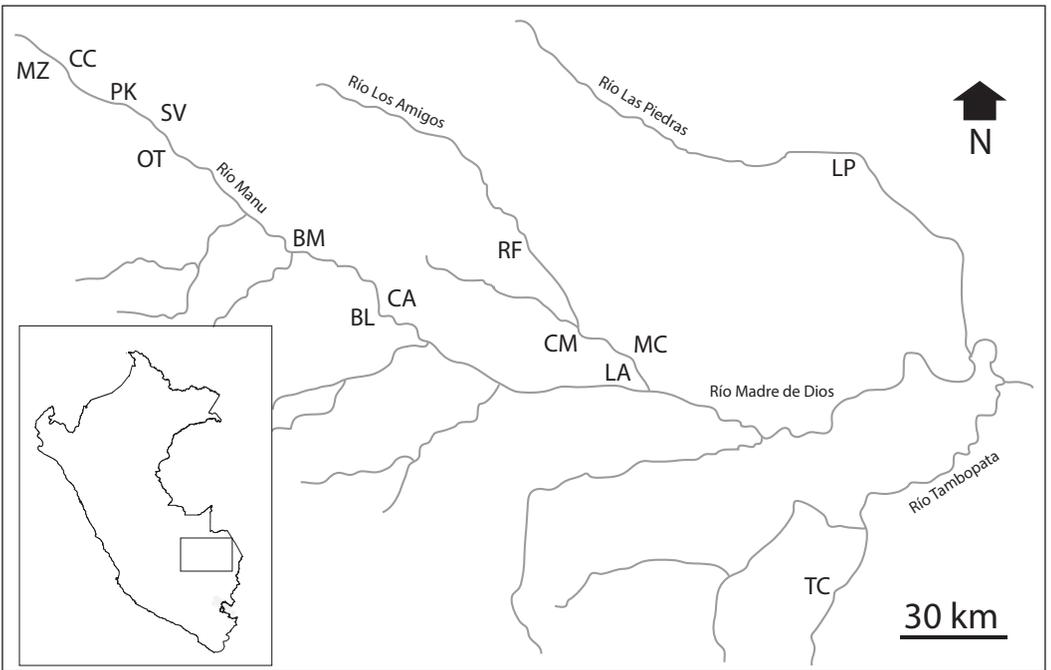
### **Implicancias para el descubrimiento de especies**

Debido a esta investigación ecológica y los análisis genéticos que la siguieron, documentamos 54 especies de *Inga* en Madre de Dios. La monografía para el género, publicada en 1997 (Pennington, 1997), indica que hay 35 especies de *Inga* en Madre de Dios. Encontramos 26 de estas especies. Dieciocho de las especies que encontramos son nuevos registros para Madre de Dios y 4 de estas son nuevos registros para el Perú. Además, encontramos 10 morfoespecies que no asignarle un nombre taxonómico. Revisamos muestras en varios herbarios y estas morfoespecies no se parecen a ninguna especie conocida. La mayoría de estas especies es distinta genéticamente de todas las otras especies que estudiamos (**Figura 2**). Probablemente son nuevas especie para la ciencia. Pero, mayormente no se puede describir nuevas especies sin muestras fértiles (con flores o frutas). Solamente encontramos una de estas morfoespecies con flores o frutas y vamos a describir esta especie (Dexter & Pennington, sin publicar). Las otras especies potencialmente nuevas no pueden ser descritas; van a quedar así hasta que las encontremos con flores o frutas.

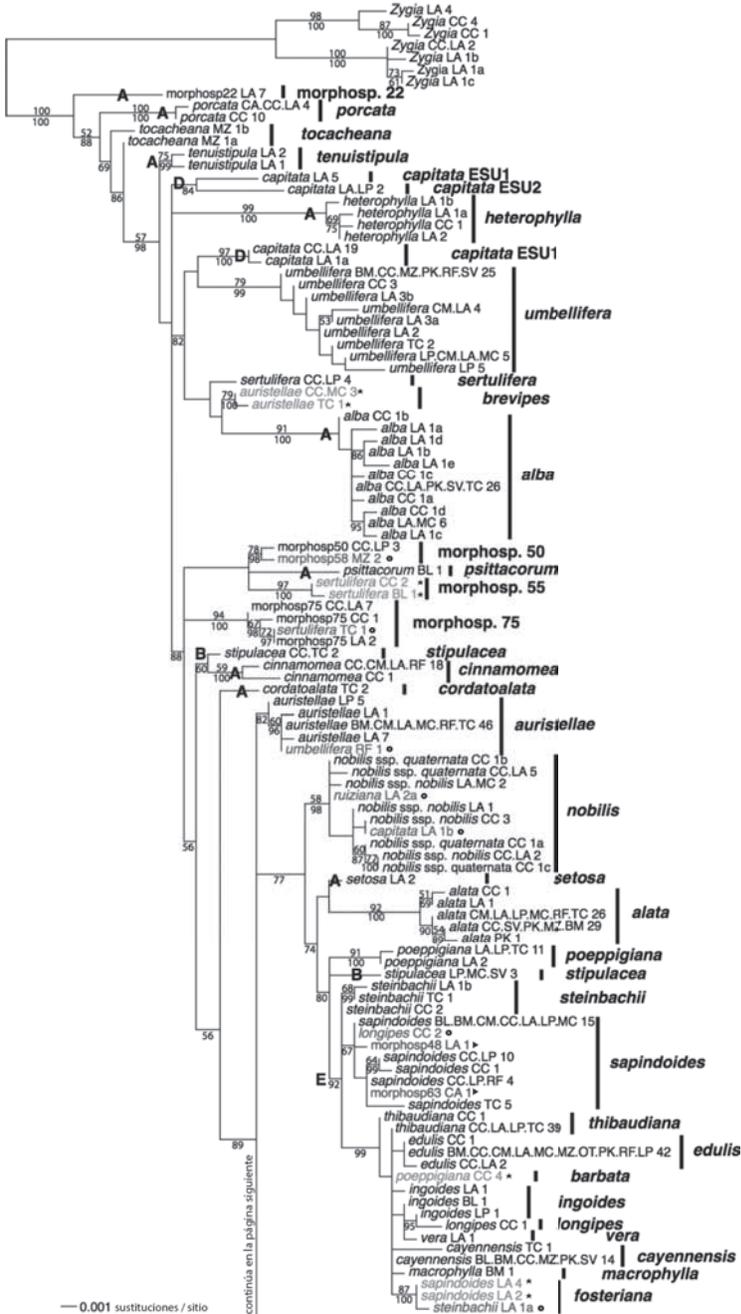
Los ecólogos, particularmente ecólogos tropicales, frecuentemente encuentran individuos que no se pueden identificar definitivamente. Mientras que la mayoría de estos individuos pertenece a especies ya descritas, muchos otros probablemente representan nuevas especies. En este estudio, hicimos el trabajo en el laboratorio y en herbarios para tener confianza que probablemente son nuevas especies. Con este trabajo como un requisito necesario, los ecólogos pueden contribuir bastante al descubrimiento de nuevas especies. Ahora, el conocimiento y el financiamiento taxonómico están en declinación y los investigadores, tanto taxónomos como sistemáticos pueden jugar un rol importante en documentar la biodiversidad antes que desaparezca. Ello es particularmente importante en las zonas tropicales, que se enfrentan a grandes amenazas y donde la mayoría de diversidad se mantiene como no descubierta (Hebert *et al.*, 2004a; Janzen *et al.*, 2005). Está por verse si los taxónomos aceptan la contribución de los ecólogos.

## FIGURAS

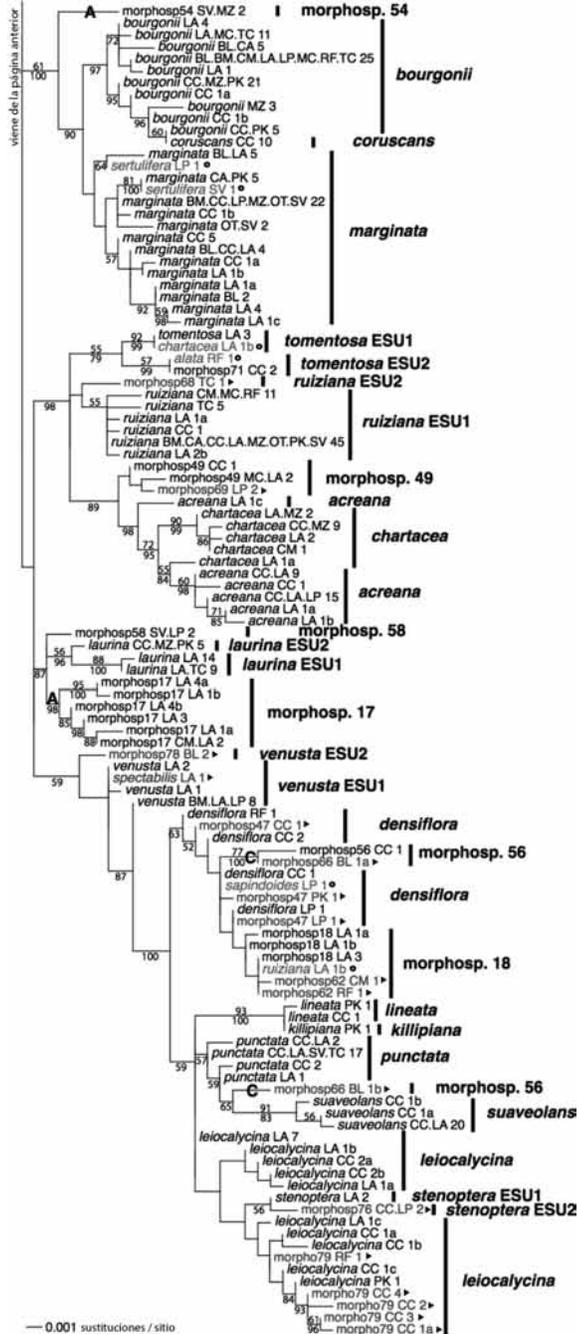
**Figura 1.** Mapa de sitios de estudio en Madre de Dios. MZ=Maizal, CC=Estación Biológica Cocha Cashu, PK=Pakitzta, SV=Cocha Salvador, OT=Cocha Otorongo, BM=Boca Manu, BL=Blanquillo, CA=Cocha Camungo, RF=Refugio, CM=Centro de Monitoreo 2, MC=Centro de Monitoreo 3, LA=Centro de Investigación y Capacitación del Río Los Amigos, LP=Estación de Biodiversidad del Río Las Piedras, TC=Centro de Investigación de Tambopata.



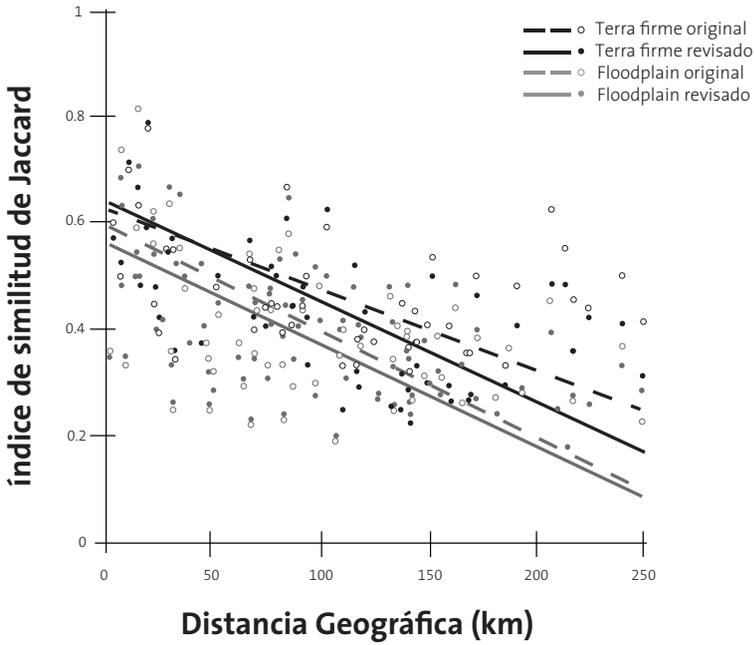
**Figura 2.** Árbol filogenético de 100 réplicas de arranque de verosimilitud máxima para todas secuencias únicas de *Inga* para dos regiones genéticas (nuclear ITS y cloroplasto trnD-T). Los números encima de las ramas indican el número de 100 réplicas de arranque que soportan un nudo (escrito si >50). Los números abajo de las ramas es la probabilidad posterior para los nudos del análisis bayesiano (escrito si >0.5). Los nombres tienen dos códigos: las letras refieren a los sitios donde encontramos la especie (vea **Figura 1**) y los



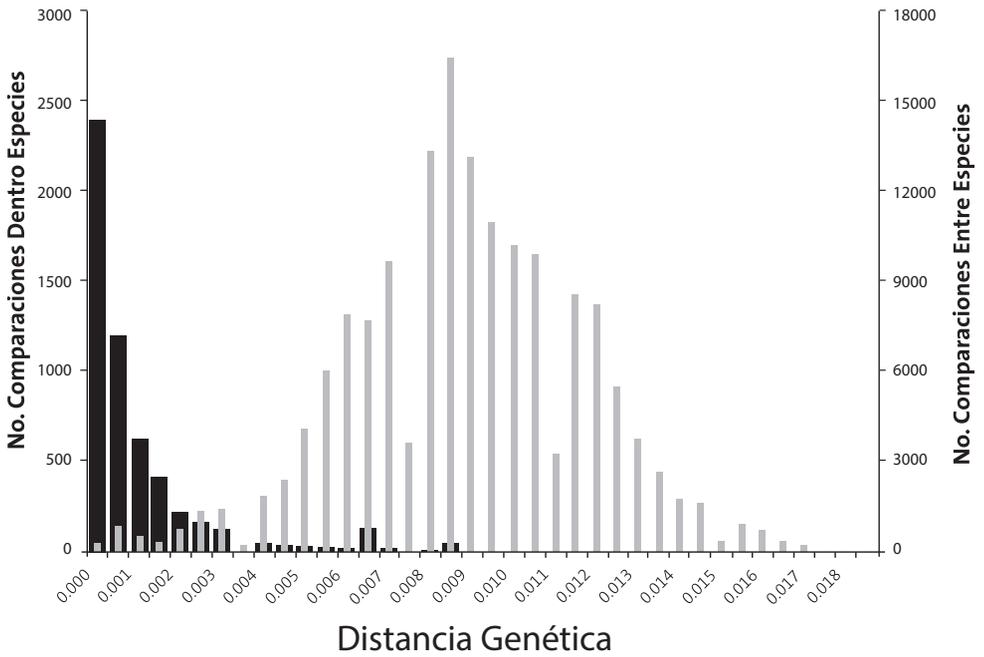
números indican el número total de individuos con esta secuencia en los datos. Los nombres finales (para las delimitaciones revisadas) están al lado derecho del árbol. Si cambiamos un nombre por los resultados filogenéticos, la estrella indica que son especies que estaban agrupadas incorrectamente; la flecha que son especies que dividimos incorrectamente; y el círculo que son errores de identificación. Las letras indican grupos que son descritos en el texto.



**Figura 3.** La declinación en similitud de comunidades de *Inga* con la distancia en Madre de Dios para tierras bajas (gris) y tierras altas (negro). Los puntos sólidos representan las delimitaciones revisadas y los puntos vacíos representan las delimitaciones originales. Las líneas representan los resultados de regresión con el método jackknife (línea sólida = delimitaciones revisadas; línea incompleta = delimitaciones originales).



**Figura 4.** La distancia genética entre pares de secuencias para todos los individuos de *Inga* que tenían secuencias de ADN para las dos regiones (ITS y trnD-T). Clasificamos las comparaciones como dentro o entre especies usando las delimitaciones revisadas.



## TABLAS

**Tabla 1.** La frecuencia de diferentes errores de delimitación e identificación. El número de especies o individuos y el porcentaje con algún tipo de error son reportados.

Categoría	Con UESs agrupados*			Con UESs como especies distintas*		
	No. Especies	No. Total Individuos Secuenciados	No. Total Individuos en Los Datos†	No. Especies	No. Total Individuos Secuenciados	No. Total Individuos en Los Datos †
Agrupada Incorrectamente	4 (6.5%)	15 (2.0%)	75 (1.9%)	6 (9.5%)	21 (2.8%)	143 (3.7%)
Dividida Incorrectamente	12 (19.3%)	31 (4.1%)	83 (2.1%)	10 (15.9%)	34 (4.5%)	133 (3.4%)
Mala Identificación	7 (11.3%)	11 (1.5%)	NA	7 (11.1%)	11 (1.5%)	NA
Total con Errores	22 (35.5%)	57 (7.5%)	NA	21 (33.3%)	66 (8.7%)	NA
Total	62	757	3910	63	757	3910

\*Al lado izquierdo de la tabla, las UESs de una especie son agrupados como una sola especie. Al lado derecho, tratamos las UESs como especies distintas.

†Esta columna es una extrapolación del número de individuos en el total de datos. No se puede extrapolar el número de identificaciones incorrectas.

**Tabla 2.** Resultados de las pruebas Mantel parciales para determinar la correlación entre la matriz de la distancia en la composición de las comunidades y las matrices de distancia medioambiental y geográfica. Hay resultados para las delimitaciones originales, basadas en la morfología botánica, y las delimitaciones revisadas, que incluyen información de los análisis filogenéticos.

Índice de Similitud	Delimitación de Especies	Variable Independiente	Coefficiente de Correlación Mantel	Valor de p
Jaccard	Original	Medioambiente	0.6847	<0.001
		Geografía	0.1561	0.025
	Revisada w/UES†	Medioambiente	0.6389	<0.001
		Geografía	0.3008	<0.001
Bray-Curtis	Original	Medioambiente	0.7306	<0.001
		Geografía	0.1016	0.061
	Revisada w/UES†	Medioambiente	0.6984	<0.001
		Geografía	0.1688	0.023

\*Medioambiente = La diferencia entre dos comunidades para su valor en el eje 1 de un análisis de componentes principales que incluye todas las variables que describen los suelos (eje 1 explica 51% de la variación en los datos de suelos); Geografía = distancia geográfica entre las comunidades en una línea recta (en kilómetros)

†Tratamos Unidades Evolucionarias Significativas como especies distintas en estos análisis.

**Tabla 3.** Estimados de la tasa de declinación con la distancia en la similitud de comunidades para los dos tipos principales de hábitat en Madre de Dios, dos índices de similitud, y las revisiones originales y revisadas. Usamos la regresión con el método jackknife para obtener los estimados, intervalos de confianza, y valores de p y  $r^2$ .

Hábitat	Índice de Similitud	Delimitación de Especies	Tasa de Declinación	95% IC Inferior	95% IC Superior	$r^2$	Valor de p
Tierras Bajas	Jaccard	Original	-0.00201	-0.00293	-0.00110	0.296	<0.001
		Revisada con UESs*	-0.00191	-0.00270	-0.00113	0.283	<0.001
	Bray-Curtis	Original	-0.00177	-0.00254	-0.00101	0.173	<0.001
		Revisada con UESs*	-0.00171	-0.00240	-0.00102	0.135	0.004
Tierras Altas	Jaccard	Original	-0.00152	-0.00239	-0.00066	0.111	0.025
		Revisada con UESs*	-0.00189	-0.00300	-0.00079	0.314	0.002
	Bray-Curtis	Original	-0.00196	-0.00352	-0.00040	0.17	0.010
		Revisada con UESs*	-0.00204	-0.00359	-0.00050	0.229	<0.001

\*Unidades Evolucionarias Significativas tratadas como especies distintas.

**Tabla 4.** Especialización de especies de *Inga* en Madre de Dios, siguiendo las delimitaciones originales de especies.

Especie	No. Ind. en Tierra Alta	No. Ind. en Tierra Baja	Tierra Alta Valor de p*	Tierra Baja Valor de p*	Preferencia de Especie
<i>I. acreana</i>	36	234	NA	8.20E-14	tierra baja
<i>I. alata</i>	42	35	0.202575976	NA	generalista
<i>I. alba</i>	66	0	4.55E-16	NA	tierra alta
<i>I. auristellae</i>	252	11	2.08E-47	NA	tierra alta
<i>I. bourgonii</i>	32	203	NA	5.76E-12	tierra baja
<i>I. capitata</i>	121	113	0.164296489	NA	generalista
<i>I. cayennensis</i>	32	2	2.52E-06	NA	tierra alta
<i>I. chartacea</i>	27	25	0.356578673	NA	generalista
<i>I. cinnamomea</i>	3	52	NA	3.87E-05	tierra baja
<i>I. cordatoalata</i>	14	0	0.000590876	NA	tierra alta
<i>I. coruscans</i>	0	31	NA	0.0003989	tierra baja
<i>I. densiflora</i>	18	17	0.417773156	NA	generalista
<i>I. edulis</i>	43	49	NA	0.4475093	generalista
<i>I. heterophylla</i>	2	0	0.346440728	NA	generalista
<i>I. ingoides</i>	1	8	NA	0.0537877	generalista
<i>I. laurina</i>	47	81	NA	0.0482365	tierra baja
<i>I. leiocalycina</i>	100	5	1.58E-18	NA	tierra alta
<i>I. lineata</i>	1	0	NA	0.4113597	generalista
<i>I. longipes</i>	2	0	0.346440728	NA	generalista
<i>I. marginata</i>	0	46	NA	2.64E-05	tierra baja
<i>I. nobilis ssp. nobilis</i>	20	40	NA	0.0638137	generalista
<i>I. nobilis ssp. quaternata</i>	7	146	NA	8.30E-12	tierra baja
<i>I. poeppigiana</i>	44	25	0.027085533	NA	tierra alta
<i>I. porcata</i>	0	15	NA	0.0076328	tierra baja
<i>I. psittacorum</i>	0	1	NA	0.0993681	generalista
<i>I. punctata</i>	8	31	NA	0.0119179	tierra baja
<i>I. ruiziana</i>	1	141	NA	1.20E-12	tierra baja
<i>I. sapindoides</i>	16	120	NA	4.38E-08	tierra baja
<i>I. sertulifera</i>	35	32	0.312604361	NA	generalista
<i>I. setosa</i>	0	6	NA	0.0432098	tierra baja
<i>I. spectabilis</i>	0	2	NA	0.0915519	generalista

Especie	No. Ind. en Tierra Alta	No. Ind. en Tierra Baja	Tierra Alta Valor de p*	Tierra Baja Valor de p*	Preferencia de Especie
<i>I. steinbachii</i>	3	26	NA	0.0043409	tierra baja
<i>I. stipulacea</i>	6	7	NA	0.3845959	generalista
<i>I. suaveolans</i>	4	81	NA	3.26E-07	tierra baja
<i>I. tenuistipula</i>	5	8	NA	0.2561670	generalista
<i>I. thibaudiana</i>	144	2	1.44E-31	NA	tierra alta
<i>I. tocachiana</i>	1	0	NA	0.4113597	generalista
<i>I. tomentosa</i>	1	51	NA	1.78E-05	tierra baja
<i>I. umbellifera</i>	83	11	2.24E-11	NA	tierra alta
<i>I. venusta</i>	48	9	5.40E-06	NA	tierra alta
<i>morfoesp. 17</i>	97	5	7.02E-18	NA	tierra alta
<i>morfoesp. 18</i>	4	0	0.11994381	NA	generalista
<i>morfoesp. 22</i>	18	0	7.02E-05	NA	tierra alta
<i>morfoesp. 47</i>	4	1	0.257772799	NA	generalista
<i>morfoesp. 48</i>	0	1	NA	0.0993681	generalista
<i>morfoesp. 49</i>	0	1	NA	0.0993681	generalista
<i>morfoesp. 50</i>	0	2	NA	0.0915519	generalista
<i>morfoesp. 54</i>	10	12	NA	0.3847300	generalista
<i>morfoesp. 58</i>	1	3	NA	0.1649442	generalista
<i>morfoesp. 62</i>	2	0	0.346440728	NA	generalista
<i>morfoesp. 63</i>	0	1	NA	0.0993681	generalista
<i>morfoesp. 66</i>	0	2	NA	0.0915519	generalista
<i>morfoesp. 68</i>	0	1	NA	0.0993681	generalista
<i>morfoesp. 69</i>	0	7	NA	0.0354976	tierra baja
<i>morfoesp. 75</i>	142	11	4.13E-23	NA	tierra alta
<i>morfoesp. 78</i>	0	6	NA	0.0432098	tierra baja
<i>morfoesp. 79</i>	0	20	NA	0.0029996	tierra baja

\*La probabilidad binomial que la especie es generalista con respecto al hábitat, dado el número de individuos de la especie en tierras altas o bajas, el número total de individuos en este tipo de hábitat, y la abundancia relativa de la especie en todos los datos.

**Tabla 5.** Especialización de especies de *Inga* en Madre de Dios, siguiendo las delimitaciones revisadas de especies.

Especie	No. Ind. en Tierra alta	No. Ind. en Tierra baja	Tierra alta Valor de p*	Tierra baja Valor de p*	Preferencia de Especie
<i>I. acreana</i>	36	234	NA	8.20E-14	tierra baja
<i>I. alata</i>	42	35	0.202575976	NA	generalista
<i>I. alba</i>	66	0	4.55E-16	NA	tierra alta
<i>I. auristellae</i>	234	11	2.78E-43	NA	tierra alta
<i>I. barbata</i>	5	24	NA	0.01416257	tierra baja
<i>I. bourgonii</i>	32	203	NA	5.76E-12	tierra baja
<i>I. brevipes</i>	18	0	7.02E-05	NA	tierra alta
<i>I. capitata</i> ESU 1	97	94	0.248688155	NA	generalista
<i>I. capitata</i> ESU 2	24	19	0.24993601	NA	generalista
<i>I. cayennensis</i>	32	2	2.52E-06	NA	tierra alta
<i>I. chartacea</i>	27	24	0.3209865	NA	generalista
<i>I. cinnamomea</i>	3	52	NA	3.87E-05	tierra baja
<i>I. cordatoalata</i>	14	0	0.000590876	NA	tierra alta
<i>I. coruscans</i>	0	31	NA	0.00039897	tierra baja
<i>I. densiflora</i>	22	18	0.285935729	NA	generalista
<i>I. edulis</i>	43	49	NA	0.44750939	generalista
<i>I. fosteriana</i>	0	3	NA	0.07729577	generalista
<i>I. heterophylla</i>	2	0	0.346440728	NA	generalista
<i>I. ingoides</i>	1	8	NA	0.05378772	generalista
<i>I. laurina</i> ESU1	38	81	NA	0.0112558	tierra baja
<i>I. laurina</i> ESU2	9	0	0.008435651	NA	tierra alta
<i>I. leiocalycina</i>	100	25	3.55E-09	NA	tierra alta
<i>I. lineata</i>	1	0	NA	0.41135978	generalista
<i>I. longipes</i>	2	0	0.346440728	NA	generalista
<i>I. marginata</i>	0	47	NA	2.21E-05	tierra baja
<i>I. nobilis</i>	27	188	NA	1.38E-11	tierra baja
<i>I. poeppigiana</i>	39	1	1.23E-08	NA	tierra alta
<i>I. porcata</i>	0	15	NA	0.00763285	tierra baja
<i>I. psittacorum</i>	0	1	NA	0.09936818	generalista
<i>I. punctata</i>	8	31	NA	0.01191795	tierra baja
<i>I. ruiziana</i> ESU 1	1	139	NA	1.75E-12	tierra baja
<i>I. ruiziana</i> ESU 2	0	1	NA	0.09936818	generalista
<i>I. sapindoides</i>	16	120	NA	4.38E-08	tierra baja

Especie	No. Ind. en Tierra alta	No. Ind. en Tierra baja	Tierra alta Valor de p*	Tierra baja Valor de p*	Preferencia de Especie
<i>I. sertulifera</i>	35	22	0.073664799	NA	generalista
<i>I. setosa</i>	0	6	NA	0.04320980	tierra baja
<i>I. steinbachii</i>	3	25	NA	0.00522021	tierra baja
<i>I. stipulacea</i>	6	7	NA	0.38459599	generalista
<i>I. suaveolans</i>	4	81	NA	3.26E-07	tierra baja
<i>I. tenuistipula</i>	5	8	NA	0.25616709	generalista
<i>I. thibaudiana</i>	144	2	1.44E-31	NA	tierra alta
<i>I. tocacheana</i>	1	0	NA	0.41135978	generalista
<i>I. tomentosa ESU 1</i>	1	52	NA	1.48E-05	tierra baja
<i>I. umbellifera</i>	83	11	2.24E-11	NA	tierra alta
<i>I. venusta</i>	48	17	0.000719341	NA	tierra alta
<i>morfosp. 17</i>	97	5	7.02E-18	NA	tierra alta
<i>morfosp. 18</i>	6	0	0.041499689	NA	tierra alta
<i>morfosp. 22</i>	18	0	7.02E-05	NA	tierra alta
<i>morfosp. 49</i>	0	8	NA	0.02918605	tierra baja
<i>morfosp. 50</i>	0	2	NA	0.09155198	generalista
<i>morfosp. 54</i>	10	12	NA	0.38473008	generalista
<i>morfosp. 55</i>	0	9	NA	0.02402213	tierra baja
<i>morfosp. 56</i>	0	2	NA	0.09155198	generalista
<i>morfosp. 58</i>	1	3	NA	0.16494421	generalista
<i>morfosp. 75</i>	142	11	4.13E-23	NA	tierra alta

\*La probabilidad binomial que la especie es generalista con respecto al hábitat, dado el número de individuos de la especie en tierras altas o bajas, el número total de individuos en este tipo de hábitat, y la abundancia relativa de la especie en todos los datos.

## CONCLUSIONES

Hemos demostrado que los ecólogos tropicales frecuentemente cometen errores cuando se delimitan especies o identifican árboles individuales. Sin embargo, estos errores no son suficientes para cambiar nuestra comprensión fundamental de las fuerzas que controlan la composición de las comunidades de árboles tropicales. Factores determinantes, como los suelos, y factores estocásticos, como la dispersión limitada, son importantes, pero los factores determinantes son más importantes. No obstante, nuestros resultados demuestran que debe tenerse cuidado en los estudios de especies individuales para asegurar que todos los individuos en todos los sitios son de la misma especie. Los errores en este aspecto pueden causar malas conclusiones en los estudios sobre la especialización de hábitat o cualquier otro tipo de estudio.

Nuestros resultados sugieren que, en este punto del tiempo, con los marcadores que nosotros usamos, no es posible delimitar especies solamente con datos genéticos. Se necesitan secuencias de ADN y la morfología para determinar los límites exactos de las especies e identificar individuos. Estamos de acuerdo con Janzen *et al.* (2005) y Caesar *et al.* (2006) que la combinación de inventarios tradicionales y la secuencia de ADN en una escala grande ofrece el método más exitoso para documentar la biodiversidad que queda en la planeta. Los ecólogos que frecuentemente hacen colecciones extensivas en áreas remotas están en una buena posición para implementar este método y contribuir mucho al descubrimiento de nuevas especies.

## AGRADECIMIENTOS

Recibimos financiamiento para este trabajo de la Fundación Nacional para las Ciencias de los Estados Unidos, la Universidad de Duke, la Sociedad Americana para la Filosofía, el Club de Exploradores, Sigma Xi, la Sociedad para Biología Sistemática, la Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica y la Organización para Estudios Tropicales. Sobre todo agradecemos al Instituto Nacional de Recursos Naturales por el permiso para hacer este trabajo.

## LITERATURA

Archaux F, Gosselin F, Berges L, Chevalier R., 2006. Effects of sampling time, species richness and observer on the exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science* 17: 299-306.

Barratt B.I.P., Derraik J.G.B., Rufaut C.G., Goodman A.J., Dickinson K.J.M. 2003. Morphospecies as a substitute for Coleoptera species identification, and the value of experience in improving accuracy. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 33: 583-590.

Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS., *et al.* 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 148-155.

Bortolus, A. 2008. Error cascades in the biological sciences: The unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *Ambio* 37: 114-118.

Brown B, Emberson RM., Paterson AM., 1999. Mitochondrial COI and II provide useful markers for *Wiseana* (Lepidoptera: Hepialidae) species identification. *Bulletin of Entomological Research* 89: 287-293.

Caesar RM, Sorensson M, Cognato AI. 2006. Integrating DNA data and traditional taxonomy to streamline biodiversity assessment: an example from edaphic beetles in the Klamath ecoregion, California, USA. *Diversity and Distributions* 12: 483-489.

Chase MW, Salamin N, Wilkinson M, *et al.* 2005. Land plants and DNA barcodes: short-term and long-term goals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360: 1889-1895.

Chave J, Leigh EG. 2002. A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* 62: 153-168.

Colwell RK. 2006. *Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples.* University of Connecticut, Storrs, CT, USA.

Condit R, Pitman N, Leigh EG, *et al.* 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666-669.

Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: *Dynamics of Numbers in Populations* (eds. den Boer PJ, Gradwell GR), pp. 289-312. Center for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, Netherlands.

Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs - high diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science* 199: 1302-1310.

Cowan RS., Chase MW., Kress WJ., Savolainen V. 2006. 300,000 species to identify: problems, progress, and prospects in DNA barcoding of land plants. *Taxon* 55: 611-616.

Davis JI, Nixon KC. 1992. Populations, genetic-variation, and the delimitation of phylogenetic species. *Systematic Biology* 41: 421-435.

Demesure B, Sodji N, Petit RJ 1995 A set of universal primers for amplification of polymorphic noncoding regions of mitochondrial and chloroplast dna in plants. *Molecular Ecology* 4: 129-131.

Denslow. JS 1987. Tropical rain-forest gaps and tree species-diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 431-451.

- Derraik JGB, Closs GP, Dickinson KJM, *et al.*, 2002. Arthropod morphospecies versus taxonomic species: a case study with Araneae, Coleoptera, and Lepidoptera. *Conservation Biology* 16: 1015-1023.
- Doyle JJ, Doyle JL. 1990. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus* 12: 13-15.
- Duminil J, Caron H, Scotti I, Cazal SO, Petit RJ. 2006. Blind population genetics survey of tropical rainforest trees. *Molecular Ecology* 15: 3505-3513.
- Goldstein PZ. 1997. How many things are there? A reply to Oliver and Beattie, Beattie and Oliver, Oliver and Beattie, and Oliver and Beattie. *Conservation Biology* 11: 571-574.
- Gurevitch J, Scheiner SM, Fox GA. 2006. *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Hanson L. 1997. Cytology of Inga. In: *The Genus Inga* (ed. Pennington TD), pp. 31-33. Royal Botanic Gardens, Kew, London, U.K.
- Hart MW, Sunday J. 2007. Things fall apart: biological species form unconnected parsimony networks. *Biology Letters* 3: 509-512.
- Hebert PDN, Cywinska A, Ball SL, DeWaard JR. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270, 313-321.
- Hebert PDN, Penton EH, Burns JM, Janzen DH, Hallwachs W. 2004a. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 14812-14817.
- Hebert PDN, Stoeckle MY, Zemplak TS, Francis CM. 2004b. Identification of birds through DNA barcodes. *Plos Biology* 2: 1657-1663.
- Hickerson MJ, Meyer CP, Moritz C. 2006. DNA barcoding will often fail to discover new animal species over broad parameter space. *Systematic Biology* 55: 729-739.
- Hubbell SP. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309.
- Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Hubbell SP, Foster RB, O'Brien ST, *et al.*, 1999 Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283: 554-557.
- Janzen DH. 1970. Herbivores and number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-510.
- Janzen DH, Hajibabaei M, Burns JM, *et al.*, 2005. Wedding biodiversity inventory of a large and complex Lepidoptera fauna with DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360: 1835-1845.
- Jensen JL, Bohonak AJ, Kelley ST. 2005. Isolation by distance, web service. *Bmc Genetics* 6, 6.

- John R, Dalling JW, Harms KE, *et al.*, 2007. Soil nutrients influence spatial distributions of tropical tree species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 864-869.
- Kalliola R, Salo J, Puhakka M, Rajasilta M. 1991. New site formation and colonizing vegetation in primary succession on the western amazon tierra bajas. *Journal of Ecology* 79, 877-901.
- Knowles LL, Carstens BC. 2007. Delimiting species without monophyletic gene trees. *Systematic Biology* 56, 887-895.
- Knowlton N, Weil E, Weigt LA, Guzman HM. 1992. Sibling species in *Montastraea*-*Annularis*, coral bleaching, and the coral climate record. *Science* 255: 330-333.
- Koptur S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit-set - breeding systems of neotropical *Inga* trees (fabaceae, mimosoideae). *Evolution* 38: 1130-1143.
- Krell FT. 2004. Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies - pitfalls and applicability of 'morphospecies' sorting. *Biodiversity and Conservation* 13: 795-812.
- Kress WJ., Wurdack KJ., Zimmer EA., Weigt LA., Janzen DH. 2005. Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 8369-8374.
- Lahaye R, Van der Bank M, Bogarin D, *et al.*, 2008. DNA barcoding the floras of biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 2923-2928.
- Lavin M. 2006. Floristic and geographic stability of discontinuous seasonally dry tropical forests explains patterns of plant phylogeny and endemism. In: *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Biodiversity, Biogeographic Patterns, and Conservation* (eds. Pennington RT, Ratter JA, Lewis GP), pp. 433-447. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR. 2005. Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- Maddison DR., Maddison WP. 2003 *MacClade*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Meyer CP, Paulay G. 2005. DNA barcoding: Error rates based on comprehensive sampling. *Plos Biology* 3: 2229-2238.
- Morlon H., Chuyong G., Condit R., *et al.*, 2008. A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters* 11: 1-14.
- Nanney DL. 1982. Genes and phenes in tetrahymena. *Bioscience* 32: 783-788.
- Nekola JC., White PS. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867-878.
- Newmaster SG., Fazekas AJ., Ragupathy S. 2006. DNA barcoding in land plants: evaluation of *rbcL* in a multigene tiered approach. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 84: 335-341.
- Nielsen R., Matz MV. 2006. Statistical approaches for DNA barcoding. *Systematic Biology* 55: 162-169.
- Norden N., Chave J., Caubere A., *et al.*, 2007. Is temporal variation of seedling communities

- determined by environment or by seed arrival? A test in a neotropical forest. *Journal of Ecology* 95: 507-516.
- Oh SH., Potter D. 2003. Phylogenetic utility of the second intron of LEAFY in *Neillia* and *Stephanandra* (Rosaceae) and implications for the origin of *Stephanandra*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 203-215.
- Oliver I., Beattie AJ. 1993. A possible method for the rapid assessment of biodiversity. *Conservation Biology* 7: 562-568.
- Pace NR. 1997. A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science* 276: 734-740.
- Pennington TD. 1997. *The Genus Inga*: Botany Royal Botanic Gardens, Kew, London, U.K.
- Phillips OL, Vargas PN, Montegudo AL, *et al.*, 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology* 91: 757-775.
- Pitman NCA., Terborgh J., Silman MR., Nuez P. 1999. Tree species distributions in an upper Amazonian forest. *Ecology* 80: 2651-2661.
- Pitman NCA., Terborgh JW., Silman MR., *et al.*, 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian tierra alta forests. *Ecology* 82: 2101-2117.
- Pons J., Barraclough TG., Gomez-Zurita J., *et al.*, 2006 Sequence-based species delimitation for the DNA taxonomy of undescribed insects. *Systematic Biology* 55: 595-609.
- Posada D., Crandall KA. 1998. MODELTEST: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- Queenborough SA., Burslem D., Garwood NC., Valencia R. 2007. Habitat niche partitioning by 16 species of Myristicaceae in Amazonian Ecuador. *Plant Ecology* 192: 193-207.
- Rach J., DeSalle R., Sarkar IN., Schierwater B., Hadrys H. 2008. Character-based DNA barcoding allows discrimination of genera, species and populations in Odonata. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275: 237-247.
- Raxworthy CJ, Ingram CM, Rabibisoa N, Pearson RG. 2007. Applications of ecological niche modeling for species delimitation: A review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology* 56: 907-923.
- Richardson JE, Pennington RT, Pennington TD, Hollingsworth PM. 2001. Rapid diversification of a species-rich genus of neotropical rain forest trees. *Science* 293: 2242-2245.
- Rissler LJ, Apodaca JJ. 2007. Adding more ecology into species delimitation: Ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Systematic Biology* 56: 924-942.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- Savolainen V., Cowan RS., Vogler AP, Roderick GK., Lane R. 2005. Towards writing the encyclopaedia of life: an introduction to DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 360: 1805-1811.
- Scott WA, Hallam CJ. 2003. Assessing species misidentification rates through quality assurance of vegetation monitoring. *Plant Ecology* 165: 101-115.

- Sheil D. 1995. A critique of permanent plot methods and analysis with examples from Budongo-forest, Uganda. *Forest Ecology and Management* 77: 11-34.
- Stuart BL, Fritz U. 2008. Historical DNA from museum type specimens clarifies diversity of Asian leaf turtles (*Cyclemys*). *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 131-141.
- Swofford DL. 2002. PAUP. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.
- Tilman D 1994 Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2-16.
- Tuomisto H., Ruokolainen K., Yli-Halla M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science* 299: 241-244.
- Vecchione M, Mickevich WF, Fauchald K, *et al.*, 2000. Importance of assessing taxonomic adequacy in determining fishing effects on marine biodiversity. *Ices Journal of Marine Science* 57: 677-681.
- Volkov I., Banavar JR., Hubbell SP, Maritan A. 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature* 424: 1035-1037.
- Webb CO. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *American Naturalist* 156: 145-155.
- White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications* (eds. Innis M, Gelfand D, Sninsky J, White T), pp. 315-322. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Wiens JJ, Penkrot TA. 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51: 69-91.
- Wills C, Condit R, Foster RB, Hubbell SP. 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 1252-1257.
- Zwickl DJ. 2006. Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological datasets under the maximum likelihood criterion, University of Texas.



# Estructura poblacional, diversidad y flujo genético en poblaciones ribereñas de cedro (*Cedrela odorata* L.)

Amanda De La Torre<sup>1</sup>

## RESUMEN

*Cedrela odorata* L. es una de las especies maderables más importantes en el Neotrópico. A pesar de que la región alberga la mayor cantidad de poblaciones inalteradas de la especie, no se tiene hasta el momento información acerca de la estructura y diversidad genética de las poblaciones de Sudamérica. En este trabajo se evalúa la variación genética dentro y entre nueve poblaciones de cedro usando 258 locus polimórficos AFLP. Se encontraron altos niveles de diversidad ( $H_t=0.2188$ ), como es lo esperado para especies leñosas de amplia distribución. Los niveles de diversidad entre poblaciones fueron los más altos registrados para la especie ( $H_s=0.13-0.21$ ). Las poblaciones de Manu y Los Amigos mostraron diferencias genéticas debido a aislamiento por distancia física. A pesar de que las poblaciones de uno de los lugares de colección se encontraban fragmentadas como consecuencia de la extracción forestal intensiva, no se encontró evidencia de erosión genética en ellas. La variación entre poblaciones fue baja (20.6% de la variancia total) pero sugiere cierto grado de restricción en el flujo de genes entre poblaciones, probablemente debido a limitaciones en la dispersión de semillas. La dispersión de semillas por agua es sugerida. Las implicancias de estos resultados para la conservación *in situ* y uso de los recursos genéticos de la especie son discutidos.

---

<sup>1</sup> Departamento de Ecología y Ciencias Ambientales, Universidad de Umea, Linneaus vag 6, SE 90187, Umea, Suecia.

## ABSTRACT

*Cedrela odorata* L. is one of the most important timber species in the Neotropics. Although South America harbours most of the unlogged populations of this species, no information is available regarding the genetic structure of these populations. In the present study, 258 polymorphic loci generated by amplified fragment length polymorphism (AFLP) were used to analyse levels of genetic diversity between and within nine Peruvian populations of the species. Overall diversity level was high ( $H_t=0.2188$ ) as expected for widespread, long-lived tropical species. Levels of intrapopulation diversity were higher than ever reported for the species ( $H_s=0.13-0.21$ ). The Manu and Los Amigos populations fitted an isolation by distance model, revealing some genetic differences between the collection areas. Although populations in one of the collection areas were fragmented as a result of intensive logging, no evidence of genetic erosion was found. Values of interpopulation variation (20.6% of total variance) were low but suggested some degree of restriction in the gene flow between populations, probably due to limitations in seed dispersal. Water mediated seed dispersal is suggested. The implications of these results for in situ conservation and use of the species' genetic resources are discussed.

## INTRODUCCIÓN

La diversidad genética es la base de la habilidad de los organismos de adaptarse a cambios en su medio ambiente a través de la selección natural. Poblaciones con poca variación genética son más vulnerables al asedio de nuevas enfermedades o plagas, cambios en el clima y destrucción del hábitat debido a efectos antrópicos o naturales. Por esta razón, la importancia de la variación genética en la elección de estrategias de conservación ha sido ampliamente reconocida (FAO, 2001; Hahn & Grifo, 1996; Loveless & Hamrick, 1987; Boshier & Henson, 1997; Bawa & O'Malley, 1987; Weber & Sotelo; Bawa *et al.*, 1990; Allendorf, 1983; Eriksson *et al.*, 1995; Kageyama *et al.*, 2003).

La información sobre la estructura genética poblacional también provee una base para el muestreo adecuado para la conservación *ex situ* y para el diseño de reservas para la conservación *in situ* de recursos genéticos forestales (Bawa *et al.*, 1990; Kageyama *et al.*, 2003). De hecho, un elemento clave en la justificación de las áreas naturales protegidas ha sido el que estos lugares reservan el material genético de flora y fauna que puede ser usado por las futuras generaciones (Flores, 2001).

Entre los principales factores que afectan la diversidad genética en árboles tropicales se encuentran la deforestación, la explotación selectiva y la

fragmentación del hábitat; ésta última como consecuencia de la expansión de la frontera agrícola y áreas de pastoreo. Se piensa que los árboles tropicales son particularmente susceptibles a la fragmentación del hábitat debido a sus características demográficas y reproductivas que incluyen la baja densidad de ocurrencia, sistemas de apareamiento complejos y autoincompatibles y altas tasas de fertilización cruzada (Lowe *et al.*, 2005).

*Cedrela odorata* L. es una de las especies maderables más importantes del mundo (IUCN, 1994). A pesar de su amplia distribución en la América tropical, la especie se encuentra fuertemente afectada luego de más de 200 años de explotación, encontrándose pocas poblaciones inalteradas de la especie (FAO, 2001). Considerada por la IUCN como especie vulnerable desde 1998, *Cedrela odorata* se ha convertido en el foco de creciente preocupación por parte de agencias de conservación y desarrollo como la FAO y algunos gobiernos centroamericanos (IUCN, 2004). La Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestre (CITES) ha tomado acciones al incluirla en su Apéndice III, creado para especies que necesitan la cooperación de otros países para prevenir la explotación ilegal. El comercio internacional sólo es permitido con permisos (CITES, 2004).

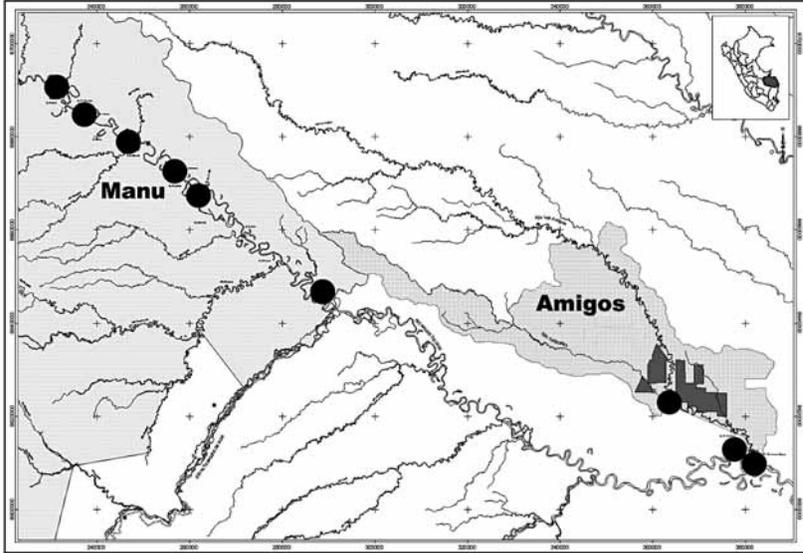
Pese a que Sudamérica presenta la mayor parte de las poblaciones inalteradas del Cedro en el mundo, y constituye uno de los centros de diversidad genética de *Cedrela* (Muellner *et al.*, 2009), la información sobre la estructura poblacional y la variación genética en el género es escasa. El presente trabajo tiene como objetivos el determinar la estructura poblacional y los niveles de variación genética entre y dentro de poblaciones naturales de *Cedrela odorata* usando marcadores moleculares AFLP (amplified fragment length polymorphisms); comparar los niveles de variación genética entre dos zonas con diferente historia de extracción forestal y discutir las implicancias para la conservación de la especie.

## MÉTODOS

### Colección de muestras

El estudio se realizó en dos zonas de colección: Cuenca del Río Los Amigos (confluencia de los ríos Amigos y Madre de Dios; y Amigos y Amiguillos) y Parque Nacional del Manu (Cocha Cashu, Cocha Maizal, Cocha Salvador, Cocha Gallareta, Cocha Otorongo y Cocha Limonal). Todas las zonas de colección se encuentran ubicadas en el departamento de Madre de Dios, Perú, entre los 11°49'33"- 12°35'10" de latitud y los 71°28'2"- 70°05'22" de longitud. (**Figura 1**)

**Figura 1.** Ubicación de las poblaciones de cedro colectadas a lo largo del río Madre de Dios en el Parque Nacional del Manu y en la concesión de conservación Río Los Amigos en Madre de Dios, Peru. Tomado de De la Torre *et al.*, 2008.



El Parque Nacional del Manu es considerado uno de los lugares con mayor diversidad de árboles en el mundo (Gentry, 1988) y presenta el mayor número de poblaciones inalteradas del Cedro en el Perú. Los Amigos, en cambio, es un área intensamente deforestada, en la cual la mayoría de los árboles maduros ha sido extraída. La distancia mínima entre poblaciones contiguas fue de 7.2 km y la máxima de 410 km. El área muestreada comprendió de 1277,727 ha.

Un total de 601 árboles fueron evaluados según los siguientes criterios: 1) intentando cubrir la mayor área posible, que abarque todos los lugares de ocurrencia de la especie (ya sea alrededor de la cocha, a orillas del río o en tierra firme), 2) que representen todas las clases diamétricas mayores de 10 cm de dap y 3) que tengan una distancia mínima de 100 metros entre árboles. De los 601 árboles evaluados, en 153 de ellos se colectó muestras de hojas (aproximadamente de 1 a 3 gr por muestra) que fueron guardadas en sílica gel con indicador de humedad (de 10 a 20 gr por muestra) para el posterior análisis de ADN en el laboratorio. La sílica gel utilizada por muestra se reemplazó por sílica nueva cada 24 horas o menos cuando las condiciones de humedad en la zona de colección fueron altas, según lo establecido por Chase (1991).

## Extracción y amplificación de ADN

La extracción del ADN nuclear fue realizada con el método de extracción CTAB (Doyle & Doyle, 1987). El protocolo de AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphisms) se realizó siguiendo el procedimiento estándar descrito por Vos *et al.* (1995). La evaluación de calidad del ADN en las muestras se realizó utilizando geles de agarosa al 1% en buffer TBE. El ADN de mejor calidad fue digerido con las enzimas de restricción Eco RI/ Mse I, teniendo como base el protocolo establecido por Invitrogen (2003). Después de verificar que la digestión se haya realizado exitosamente, se procedió enseguida a la ligación de los adaptadores. Esta se realizó usando solución de adaptadores y T4 DNA ligasa según el protocolo de Invitrogen (2003). La ligación se realizó incubando las muestras a 20°C por 2 horas. Se procedió luego a realizar la dilución de la siguiente manera: 10 uL de ADN en 50 uL de buffer TE. La amplificación se llevó a cabo según el siguiente programa: 1 ciclo de 94°C por 30 segundos, 65°C por 30 segundos y 72°C por 1 minuto; 13 ciclos de 94°C por 30 segundos, 65°C por 30 segundos y 72°C por 1 minuto; seguido de 23 ciclos de 94°C por 30 segundos y 56°C por 30 segundos. La temperatura final fue de 4°C. Para la amplificación, se probaron las siguientes combinaciones de *primers*: Eco RI-ACT / Mse I- CAT; Eco RI-AAC / Mse I- CAC; Eco RI- ACC / Mse I- CAT; Eco RI- ACC / Mse I- CTT; Eco RI- ACC / Mse I- CAG; Eco RI- ACA / Mse I- CTC; Eco RI- AGG / Mse I- CTC. Se escogieron las combinaciones de *primers* que generaron mayor número de bandas y tuvieron mejor resolución de fragmentos de ADN. Los productos de amplificación fueron separados en geles de poliacrilamida al 6% y visualizados al exponer el gel a un transiluminador de luz visible. La presencia o ausencia de cada banda se registró en una matriz binaria.

## Análisis de datos

La estructura poblacional y la diversidad génica fueron cuantificadas en términos de proporción de *locus* polimórfico (P) y heterocigocidad (H) (Nei, 1973) para cada *locus*, para después promediar todos los *loci*. Para realizar éstos cálculos, se utilizó el programa AFLP-SURV (Vekemans *et al.*, 2002). De la misma forma se calculó el índice de fijación ( $F_{st}$ ) para cada zona de colección.

La variación dentro y entre poblaciones fue evaluada mediante el Análisis Molecular de Variancia (AMOVA) de dos niveles jerárquicos. Así mismo, la diferencia entre las poblaciones de Manu y Los Amigos se evaluó con una AMOVA de tres niveles jerárquicos. Ambos Análisis de Variancia se realizaron con la ayuda del programa ARLEQUIN (Excoffier *et al.*, 2005). La significancia fue calculada usando 1000 permutaciones.

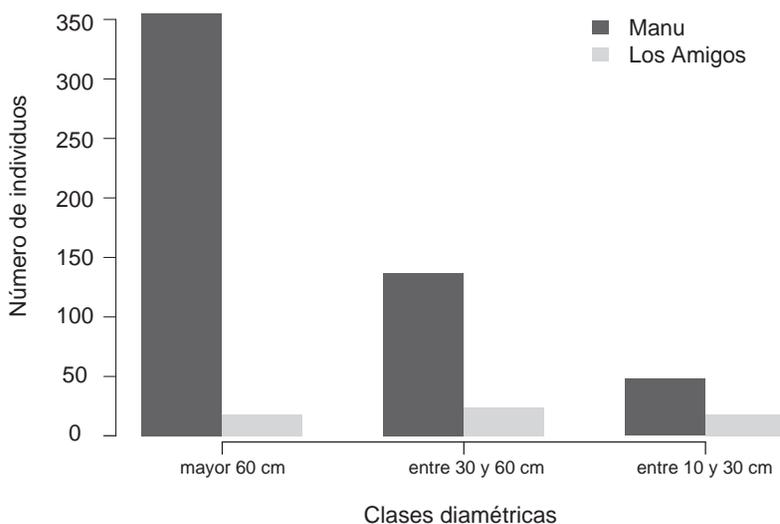
Los valores de distancia genética (Nei, 1978) fueron usados para construir un árbol de agrupación por similitud utilizando el programa NEIGHBOR (Saitou & Nei, 1987) del paquete de programas PHYLIP versión 3.6 (Felsenstein, 2004), el cual fue visualizado usando el programa TREEVIEW versión 1.6.6 (Page, 1996).

Para evaluar si existe relación significativa entre la distancia geográfica y la distancia génica de las poblaciones estudiadas, se realizó un test de mantel basado en 1000 permutaciones usando el programa VEGAN del paquete estadístico R (R Development Core Team, 2011). El orden de las poblaciones en el árbol de similitud fue comparado con el orden geográfico a lo largo del río Madre de Dios (siguiendo su cauce) mediante el coeficiente de correlación de Spearman ( $r_s$ ). Esto fue realizado con la finalidad de saber si el río Madre de Dios estaba actuando como medio de dispersión de la semilla. Para este análisis, se trabajó con todas las poblaciones estudiadas, a excepción de la población de CICRA ta (por no ser ribereña) y la población de PV2 (por encontrarse fuera del cauce del río Madre de Dios).

## RESULTADOS

Al evaluar la estructura poblacional de los individuos basada en clases diamétricas se encontró una diferencia marcada entre los distintos lugares de colección. Todas las poblaciones de Manu (con excepción de Otorongo), presentaron una estructura diamétrica creciente, presentando un mayor número de individuos en la clase mayor (más de 60 cm). En cambio, en las poblaciones de Los Amigos la distribución entre clases es más pareja, como puede observarse en la **Figura 2**.

**Figura 2.** Diferencias entre clases diamétricas de las poblaciones en las zonas de colección de Manu y Los Amigos. Tomado de De la Torre, 2005.



En cuanto a la densidad, un cálculo preliminar sugiere una diferencia clara entre el Parque Nacional del Manu y Los Amigos (ver **Tabla 1**).

**Tabla 1.** Densidad de individuos por hectárea (ha) de bosque en cada uno de los lugares de colección

Lugar de colección	Número de individuos	Área (ha)	Densidad
MANU	540	632.774	0.85
LOS AMIGOS	60	644.953	0.09

De los 153 individuos colectados, 10 se perdieron durante la extracción y 6 no amplificaron para ninguna combinación de *primers*, por lo cual se trabajó con un total de 137 individuos. De las siete combinaciones de *primers* probadas para la amplificación, fueron escogidas tres debido a que presentaron mejor resolución y mayor número de bandas. Estas tres combinaciones de *primers* muestrearon un total de 258 loci del genoma de la especie, según la **Tabla 2**:

**Tabla 2.** Número de *loci* encontrados en las tres combinaciones de *primers* de AFLPs utilizadas en este estudio

Combinación de <i>primers</i>	Número de <i>loci</i>
<i>Eco RI</i> -ACT / <i>Mse I</i> -CAT	103
<i>Eco RI</i> -AAC / <i>Mse I</i> -CAC	97
<i>Eco RI</i> -ACC / <i>Mse I</i> -CAT	58
Total	258

Al evaluar el total de individuos, se obtuvieron 255 *loci* polimórficos (98.8%). El número de polimorfismos por población varió entre 41.5% (Salvador) hasta 66.7% (Otorongo). Pese a que el número de individuos por población varió entre 9 y 20, no se encontró relación significativa entre el tamaño de la muestra y la heterocigicidad promedio ( $r_s = -0.325$ ), ni entre el tamaño de la muestra y la proporción de locus polimórfico ( $r_s = -0.625$ ). Al realizar el análisis por población, el menor valor de heterocigicidad se encontró en Maizal ( $H_s = 0.13037$ ) y el mayor en Otorongo ( $H_s = 0.21383$ ). Se encontró mayor variación dentro de las poblaciones estudiadas (79,4%), que entre ellas (20,6%), según los resultados del análisis molecular de variancia de dos niveles jerárquicos. (**Tabla 3**)

**Tabla 3.** Diversidad genética entre y dentro de poblaciones de cedro para las dos zonas de colección(\*)

Lugar de colección	Población	Tamaño muestral	Loci polimórficos	% P	Hs (SD)
MANU	Maizal	18	112	43.4	0,13037 (0.01048)
	Cashu	20	115	44.6	0,17584 (0.01182)
	Gallareta	15	111	43	0,15519 (0.01100)
	Otorongo	13	172	66.7	0,21383 (0.01177)
	Salvador	19	107	41.5	0,17399 (0.01230)
	Limonal	9	126	48.8	0,18489 (0.01246)
LOS AMIGOS	PV2	13	135	52.3	0,17241(0.01179)
	CICRA TA	14	120	46.5	0,18211 (0.01166)
	CICRA TB	16	117	45.3	0,18300 (0.01167)
TOTAL		137	255	98.8	0,1746 (0.00757)

(\*)La diversidad genética es estimada como la proporción de loci polimórficos (%P) y la heterocigocidad (Hs). SD es la desviación estandar.

No se encontraron diferencias significativas ni entre la proporción de *locus* polimórfico (promedio  $\pm$  DS, %P=  $48 \pm 9.4899$  y %P=  $48.03 \pm 3.7434$ ), ni entre la heterocigocidad (promedio  $\pm$  DS; H=  $0.17235 \pm 0.02809$  y H=  $0.17917 \pm 0.00588$ ), de las dos áreas de colección (Manu y Los Amigos). Sin embargo, mayor variación en ambos parámetros fue observada en la área de colección del Manu que en Los Amigos (CV=19.77% vs 7.79% en *locus* polimórficos y CV=16.29% vs. 3.28% en heterocigocidad). Según los resultados del análisis molecular de variancia, existe un 16% de variación entre ambas zonas de colección (Tabla 4, página siguiente).

**Tabla 4.** Análisis molecular de variancia (AMOVA) con dos y tres niveles jerárquicos entre y dentro de poblaciones de cedro muestreadas en este estudio.

Nivel jerárquico	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componente de la variancia	% variancia total	Probabilidad
<b>TRES NIVELES</b>					
Entre grupos (Manu vs Amigos)	1	367,675	5,014	16,486	<0,0001
Entre poblaciones dentro de grupos	7	503,09	3,287	10,807	<0,0001
Dentro de poblaciones	128	2830,504	22,113	72,707	<0,0001
Total	136	3701,272	30,414	100	
<b>DOS NIVELES</b>					
Entre poblaciones	8	870,765	5,730	20,581	<0,0001
Dentro de poblaciones	128	2830,504	22,113	79,419	<0,0001
Total	136	3701,272	27,844	100	

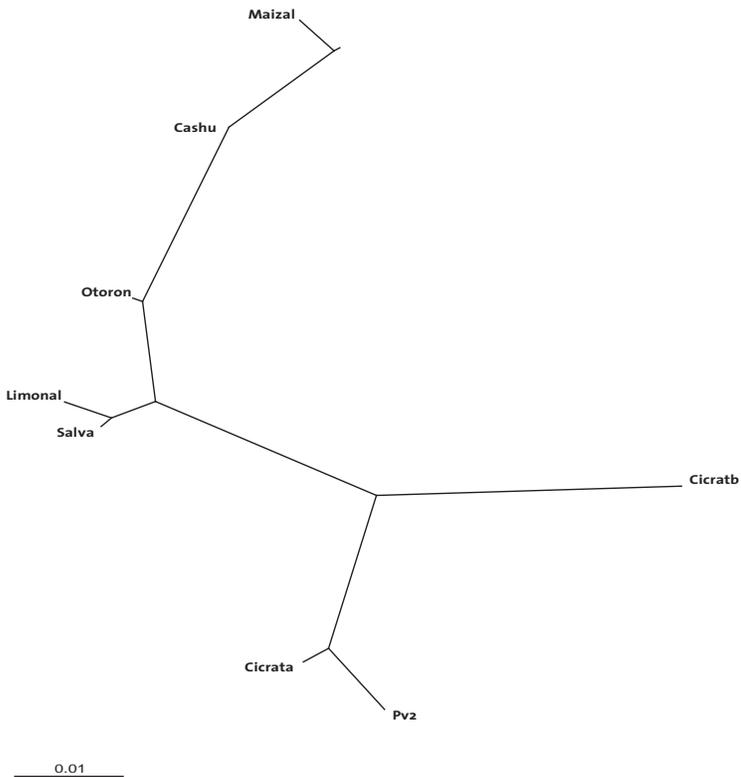
Según los valores de distancia genética, las poblaciones más distantes genéticamente fueron Maizal y CICRA ta ( $D= 0.1026$ ) y las más semejantes fueron Gallareta y Maizal ( $D=0.0056$ ) (Tabla 5).

**Tabla 5:** Matriz de distancia genética entre todas las poblaciones de cedro colectadas a lo largo del río Madre de Dios en el PN Manu (de Maizal a Limonal) y en Los Amigos (de PV2 a Citb).

Población	Maizal	Cashu	Gallareta	Otorongo	Salvador	Limonal	Pv2	Cita	Citb
<b>Maizal</b>	0	0,0093	0,0056	0,0428	0,0692	0,0634	0,1019	0,1026	0,0968
<b>Cashu</b>	0,0093	0	0,0112	0,0172	0,0367	0,0364	0,0803	0,0771	0,0786
<b>Gallareta</b>	0,0056	0,0112	0	0,0399	0,066	0,0627	0,0948	0,0935	0,0841
<b>Otorongo</b>	0,0428	0,0172	0,0399	0	0,0168	0,0205	0,0721	0,064	0,0697
<b>Salvador</b>	0,0692	0,0367	0,066	0,0168	0	0,0062	0,0571	0,048	0,0579
<b>Limonal</b>	0,0634	0,0364	0,0627	0,0205	0,0062	0	0,0597	0,056	0,0645
<b>Pv2</b>	0,1019	0,0803	0,0948	0,0721	0,0571	0,0597	0	0,0122	0,0638
<b>Cicrata</b>	0,1026	0,0771	0,0935	0,064	0,048	0,056	0,0122	0	0,0441
<b>Cicratb</b>	0,0968	0,0786	0,0841	0,0697	0,0579	0,0645	0,0638	0,0441	0

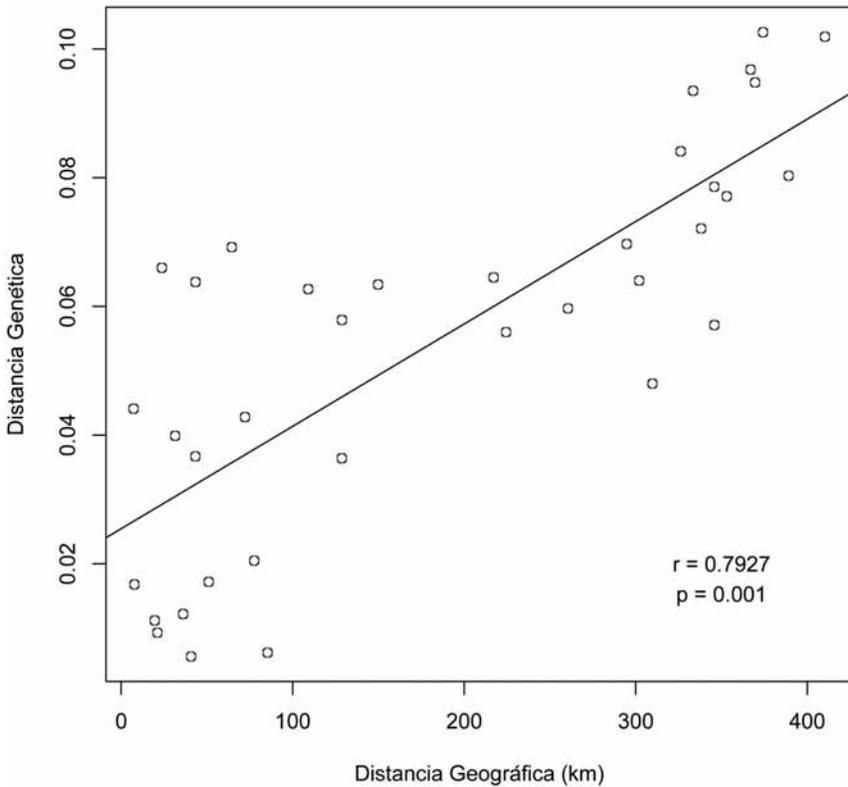
Se denota una clara diferenciación entre las dos zonas de colección, como puede observarse mejor en el árbol de asociación por similitud (**Figura 3**). Al evaluar la diversidad por zonas se encontró que las poblaciones de Los Amigos ( $F_{st}=0.1366$ ), diferían más entre sí que las poblaciones del Manu ( $F_{st}=0.1518$ ).

**Figura 3.** Árbol de similitud basado en las distancias genéticas obtenidas con 258 loci polimórficos AFLP y 137 individuos de cedro. Las poblaciones se encuentran agrupadas por zona de colección de Manu y Los Amigos.



Se encontró una correlación positiva ( $r=0.7927$ ,  $p=0.001$ ) entre los valores de distancias geográficas y de distancias génicas para todas las poblaciones (**Figura 4**). Esta correlación no fue significativa al evaluar por separado las poblaciones de cada zona de muestreo. Se encontró una relación significativa entre el orden de las poblaciones en el árbol de asociación por similitud y el orden a lo largo del río Madre de Dios ( $r_s=0.893$ ,  $p=0.01$ , una cola).

**Figura 4.** Correlación entre la distancia genética y la distancia geográfica entre poblaciones de cedro a lo largo del río Madre de Dios.



## DISCUSIÓN

### Estructura poblacional y diversidad genética

Los altos niveles de diversidad genética coinciden con lo esperado para árboles tropicales de largos ciclos de vida, fertilización cruzada y amplia distribución. La diversidad genética encontrada ( $H_t = 0.2188$  y  $\%P = 98.8$ ), fue similar a lo reportada en estudios anteriores para la misma especie ( $H_t = 0.27$ ,  $\%P = 84.8$  en Cavers *et al.* 2003;  $H_t = 0.7$ ,  $\%P = 93.8$  en Gillies *et al.*, 1997) y otras especies de Meliaceae como *Swietenia humilis* ( $\%P = 90-100$  White *et al.*, 1999).

En el presente estudio, si bien los niveles de diversidad genética interpoblacional no estarían reflejando grupos enteramente diferenciados de la especie, si estarían sugiriendo una alta diferenciación entre las poblaciones ( $F_{st} = 0.20$ ) a pesar del tamaño pequeño del área de estudio y la ausencia de barreras físicas que impidan el flujo de polen y semillas. Sin embargo, al evaluar los valores de diferenciación poblacional para cada área de colección, estos son menores ( $F_{st} = 0.13$  para Manu y  $F_{st} = 0.15$  para Los Amigos), lo cual significaría que los valores totales de  $F_{st}$  estarían reflejando diferencias entre las zonas de colección más que diferencias entre todas las poblaciones estudiadas. Los resultados de este trabajo revelan que existen diferencias significativas entre las poblaciones de Manu y Los Amigos, lo cual se debe principalmente a un aislamiento por distancia física (**Figura 4**). La variación entre éstas dos áreas podría incrementarse si consideramos la ausencia de árboles maduros entre las dos áreas que puedan servir como corredores biológicos en el flujo de polen (se ha observado que la especie tiene polinizadores que vuelan distancias cortas; Navarro, 2002).

Los niveles de diversidad genética dentro de las poblaciones ( $H_s = 0.13037-0.21383$ ), fueron mayores a los reportados anteriormente en poblaciones de la especie ( $H_s = 0.03-0.13$  en Cavers *et al.*, 2003). Así mismo, los valores de proporción de locus polimórfico ( $\%P$ ), para cada población fueron mayores a los alguna vez reportados ( $\%P = 41.5-66.7$  vs  $9-22\%$  reportados en Cavers *et al.*, 2003). Esto podría deberse a que *Cedrela odorata*, así como otras especies arbóreas Neotropicales se habría originado en Sudamérica para luego migrar hacia Mesoamérica (Cavers *et al.*, 2003). Si América Central, la cual constituye el límite norte de distribución de la especie, hubiese sido recientemente colonizada, los niveles de diversidad serían menores debido a cuellos de botella durante los eventos de migración (Rivera Ocasio *et al.*, 2002; Cavers *et al.*, 2003). Esto explicaría una mayor diversidad genética en las poblaciones sudamericanas. Sin embargo, aún son necesarios mayores estudios de poblaciones sudamericanas para corroborar esta hipótesis.

## Diferencias entre los lugares de colección: impacto de la extracción selectiva

La fragmentación del hábitat como consecuencia de la extracción forestal selectiva puede causar una pérdida en la diversidad genética poblacional. Al reducir el tamaño de una población se reducen el número de genes disponibles y, en consecuencia, se pierde un número significativo de alelos. Si las poblaciones se mantienen pequeñas y aisladas, se perderán más alelos como consecuencia de la deriva genética. Una variación drástica en la heterocigocidad, sin embargo, solo será apreciable si los tamaños poblacionales fueran disminuidos considerablemente (White *et al.*, 1999). Varios estudios han revelado el impacto de la fragmentación en especies de Meliaceae. El flujo de genes se vio restringido a consecuencia de la fragmentación en poblaciones de *Carapa guianensis* (Dayanandan *et al.*, 1999). Asimismo, estudios en poblaciones fragmentadas de *Swietenia macrophylla* indicaron la susceptibilidad de la especie a la presión por extracción selectiva (Lowe *et al.*, 2003). En este estudio, el impacto de la extracción selectiva es notable en las estructuras poblacionales (basadas en clases diamétricas) y en la densidad, más no en la diversidad genética (basada en la heterocigocidad y porcentaje de loci polimórficos). En las zonas donde la extracción forestal ha sido más intensiva (PV2, Limonal), pueden observarse poblaciones pequeñas, fragmentadas, conformadas por individuos jóvenes en su mayoría, en relación a las zonas donde no ha habido extracción (Maizal, Cocha Cashu), en las que puede encontrarse una mayor densidad de individuos y predominancia de las clases diamétricas mayores.

Aparentemente, la distribución de la variación genética encontrada en Los Amigos corresponde más a la distribución del bosque continuo, que hubo en un pasado reciente, que a la distribución del bosque fragmentado actual. Hace poco tiempo el cauce del río Madre de Dios, río que unifica ambas áreas de colección, era hábitat para el cedro, el cual ha desaparecido a causa de la sobre-explotación. De esta forma, las poblaciones de Manu y Los Amigos habrían intercambiado considerable flujo genético, al encontrarse en contacto físico y reproductivo. Según Lowe *et al.* (2005), en bosques que han sido fragmentados recientemente (menos de 100 años), el impacto en la diversidad genética no sería notable en términos de la heterocigocidad ni del porcentaje de polimorfismos, pero probablemente sí por medidas indirectas como la tasa de endogamia y el vigor híbrido y reproductivo.

Las poblaciones de Los Amigos, sin embargo, a pesar de estar situadas en un área más pequeña que el Manu (la distancia máxima entre poblaciones fue de 43.351 km), presentaron mayores diferencias genéticas entre ellas que las poblaciones del Manu (separadas por una distancia máxima de 149.8 km).

Esto indicaría cierto grado de aislamiento por parte de las poblaciones de Los Amigos que podría deberse a la reducción en el flujo de genes como consecuencia de una disminución en el tamaño poblacional o a la variación adaptativa entre las poblaciones. De hecho, dos de tres poblaciones de Los Amigos han sido identificadas como probables ecotipos debido a diferencias en la morfología, abundancia y fenología (Flores, 2004). En el futuro, si las poblaciones de Los Amigos continúan siendo reducidas en tamaño, la diferencia genética entre las poblaciones del Manu y Los Amigos podría incrementarse como consecuencia de la deriva genética.

### Dispersión y flujo de genes

El establecimiento del cedro ribereño está estrechamente ligado a la dinámica fluvial del río Manu y constituye una parte importante dentro de la sucesión ribereña; de hecho, es uno de los árboles pioneros del bosque maduro, luego de que las cecropias han muerto o han dejado claros. Los cedros ribereños se encuentran, en su mayoría, a lo largo del río y alrededor de las cochas (antes meandros del río también). La mayoría de estas zonas son zonas inundables durante los meses de lluvia (noviembre a febrero), pudiéndose los árboles mantenerse durante la inundación, con una columna de agua de hasta dos metros (mediciones tomadas en la Estación Biológica de Cocha Cashu). Generalmente los árboles jóvenes de las poblaciones de cedro ribereño se encuentran a lo largo del río, los más viejos, en cambio, se encuentran en tierra firme o en los alrededores de las cochas (área inundable). Esto es presumible si consideramos la dinámica fluvial del río Manu.

La similitud entre las poblaciones del Manu refleja un considerable flujo genético entre ellas. Considerando las limitaciones del viento como agente de dispersión de semillas en bosques tropicales, el agua podría constituir un importante medio de dispersión en la especie. El agua podría hacer que la semilla se mueva a grandes distancias (lo cual explicaría el establecimiento del cedro en playas distantes de poblaciones ya establecidas). Los resultados de este trabajo indican que el orden geográfico de las poblaciones a lo largo del río Madre de Dios sigue el mismo orden de distancias genéticas (**Figura 3**), lo cual quiere decir que habría considerable dispersión de semillas a través del agua desde la parte alta del río Madre de Dios (Maizal) hacia la parte baja (CICRA tb). Esto tiene sentido si consideramos que la dispersión (julio-agosto y enero-febrero) coincide con la crecida del río y que la semilla puede mantenerse viable por varios meses según Corbineau (1985). La dispersión de semillas por agua ha sido observada en muchas otras especies ribereñas tropicales (Baker *et al.*, 1990; Waldhoff *et al.*, 1996; Rodin *et al.*, 2003; Russell *et al.*, 1999).

## Implicancias para la conservación

Los altos niveles de diversidad genética encontrados en el presente estudio confirman la importancia de incluir poblaciones sudamericanas en colecciones de germoplasma representativas de la especie y en el desarrollo de estrategias de conservación y manejo exitosas. Particular importancia deberá darse a las poblaciones geográficamente aisladas, ya que como se ha visto en este y anteriores estudios, las poblaciones de cedro tienden a diferenciarse entre sí y presentan aislamiento por distancia física. Esto quiere decir que probablemente esas poblaciones aisladas sean diferentes a todas las demás, constituyendo genotipos dignos de ser preservados.

En el Perú, si bien algunas de las zonas del país con mayor ocurrencia de la especie, como lo es la selva sur, se encuentran protegidas por áreas naturales protegidas, esto no garantiza la preservación del recurso, ya que la tala ilegal está presente sobre todo en las zonas limítrofes o de poco control del Estado. Este problema ha sido observado en otras regiones del Neotrópico como Brasil (Lemes *et al.*, 2003).

Por último las acciones de conservación de la especie, así como aquellas que promueven su uso comercial (plantaciones), deberán prestar importancia a la ecología y biología reproductiva de la especie. Como ha sido observado en *Swietenia macrophylla* (Gullison *et al.*, 2003; Lowe *et al.*, 2003), la falta de luz podría ser la causa de bajas tasas de germinación y establecimiento de plántulas. En observaciones en el Manu, se ha visto que si bien la regeneración es abundante en la ribera del río, es escasa dentro del bosque continuo, salvo que por algún árbol caído se haya abierto un claro de tamaño razonable. Esto llevaría a pensar que el mejor establecimiento para la especie sería en áreas abiertas extensas en donde la especie pueda desarrollarse como largos clusters. Sin embargo, para evitar el ataque del barrenador de brotes, la agroforestería sería una buena opción. Asimismo, la conservación *ex situ* podría facilitar los estudios de diversidad que tengan como objetivo la identificación de genotipos con caracteres deseables para la industria como por ejemplo el grado de bifurcación o la resistencia al ataque de *Hypsipyla*, entre otros.

## AGRADECIMIENTOS

Esta publicación forma parte de la tesis de maestría de A. De la Torre realizada en la Universidad Nacional Agraria La Molina bajo la supervisión de C. López Bonilla y J. Cornelius (ICRAF). Una parte de este trabajo fue publicado en la revista *Forest Ecology and Management* 255(2008): 334-339. Este trabajo

de investigación fue posible gracias al financiamiento otorgado por ACCA (Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica) y por ICRAF (World Agroforestry Centre).

## LITERATURA

Allendorf F. 1983. Isolation, Gene Flow, and Genetic Differentiation Among Populations. In: Genetics and Conservation: A Reference for Managing Wild Animal and Plant populations. Schonewald; Chambers: MacBryde; Thomas editors. The Benjamin/Cummings Publishing Co.

Baker H.G., Bawa K.S., Frankie G.W. Opler P.A. 1990. Reproductive Biology of Plants in Tropical Forests. In: Ecosystems of the world/Tropical Rain Forests Ecosystems, Structure & Function 14A. Elsevier.

Bawa K., O'Malley D. 1987. Estudios Genéticos y de sistemas de cruzamiento en algunas especies arbóreas de bosques tropicales. Revista de Biología Tropical 35(1): 177-188.

Bawa K., Ashton P., Mohd S. 1990. Reproductive Ecology of Tropical forest plants: Managements Issues. In: Reproductive Ecology of tropical Forest Plants. Bawa & Hadley editors. Man and The Biosphere Series vol 7. Unesco.

Boshier D., Henson M. 1997. Variación Genética. In: *Cordia alliodora*, Genética y Mejoramiento de Arboles. Boshier & Lamb editors. Oxford Forestry Institute. UK.

Cavers S., Navarro C., Lowe A.J. 2003a. Chloroplast DNA phylogeography reveals colonization history of a Neotropical tree, *Cedrela odorata* L. in Mesoamérica. Molecular Ecology 12: 1451-1460.

Cavers S., Navarro C., Lowe A.J. 2003b. A combination of molecular markers identifies evolutionarily significant units in *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in Costa Rica. Conservation Genetics 4: 571-580.

Chase M., Hills H. 1991. Silica gel: An ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. Taxon 40: 215-220.

CITES 2004. Listed Species database. <http://www.cites.org/eng/resources/species.html>

Corbineau F., Defresne S., Côme D. 1985. Quelques caractéristiques de la germination des graines et de la croissance des plantules de *Cedrela odorata* L. (Méliacées). Revue Bois et Forêts des Tropiques 207: 17-21.

Dayanandan S., Dole J., Bawa K., Kesseli R. 1999. Population structure delineated with microsatellite markers in fragmented populations of a tropical tree, *Carapa guianensis* (Meliaceae). Molecular Ecology 8: 1585-1592.

De la Torre A. 2005. Diversidad genética entre poblaciones de *Cedrela odorata*: Implicancias para la conservación. Tesis MSc. Universidad Nacional Agraria La Molina. Lima, Perú.

De la Torre A., Lopez-Bonilla C., Yglesias E., Cornelius J. 2008. Genetic (AFLP) diversity of nine *Cedrela odorata* populations in Madre de Dios, southern Peruvian Amazon. Forest Ecology and Management 255: 334-339.

Doyle J.J., Doyle J.L. 1987. Isolation of plant DNA from fresh tissue. Focus 12: 13-15.

Eriksson G., Namkoong G., Roberds J. 1995. Conservación Dinámica de los Recursos Genéticos de los Árboles Forestales. Recursos Genéticos Forestales 23: 2-8. FAO, Roma.

Excoffier L., Laval G., Schneider S. 2005. Arlequin ver 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics*.

FAO 2001. Forest Genomics for conserving adaptive Genetic Diversity.

<http://www.fao.org/DOCREP/003/X6884E/x6884e02.htm>

Felsenstein J. 2004. PHYLIP: phylogeny Inference Package version 3.65. Department of Genetics, University of Washington, USA.

Flores C. 2004. Effect of light, soil fertility and soil moisture in early growth of lowland tropical cedars (*Cedrela* spp.) in Southeast Peru. Final Report for the International Foundation for Science.

Gentry A. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 85: 156-159.

Gillies A., Cornelius J., Newton A., Navarro C., Hernandez M., Wilson J. 1997. Genetic variation in Costa Rican populations of Spanish Cedar. *Molecular Ecology* 6: 1133-1145.

Hahn W., Grifo F. 1996. Molecular Markers in Plant Conservation Genetics. In: *The Impact of plant Molecular Genetics*: 113-136. BWS Sobral editor. Boston, EU.

Invitrogen. 2003. AFLP Analysis System I, AFLP Starter Primer Kit. Instruction Manual.

IUCN. 1994. Americas Regional Workshop (Conservation & Sustainable Management of Trees, Costa Rica) 1998. *Cedrela odorata*. En: 2004 IUCN Red List of Threatened Species. <http://www.redlist.org/>.

Kageyama P., Sebbenn A., Ribas L., Gandara F., Castellen M., Perecim M., Vencovsky R. 2003. Diversidade genética em espécies arbóreas tropicais de diferentes estágios sucessionais por marcadores genéticos. *Scientia Forestalis* 64: 93-107.

Lemes M., Gribel R., Proctor J., Grattapaglia D. 2003. Population genetic structure of mahogany (*Swietenia macrophylla* King, Meliaceae) across the Brazilian amazon, based on variation at microsatellite loci: implications for conservation. *Molecular Ecology* 12: 2875-2883.

Loveless M.D., Hamrick J.L. 1987. Distribución de la variación en especies de árboles tropicales. *Revista de Biología Tropical* 35(1): 165-175.

Lowe AJ, Jourde B, Breyne P, Colpaert N, Navarro C, Wilson J, Cavers S. 2003. Fine-scale genetic structure and gene flow within Costa Rican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*). *Heredity* 90: 268-275.

Lowe AJ, Boshier D, Ward M, Bacles CFE, Navarro C. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95: 255-273.

Navarro C. 2002. Genetic Resources of *Cedrela odorata* and their efficient use in Mesoamerica. Academic dissertation in Forest Tree Breeding. University of Helsinki, Finland.

Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.

- Muellner AN, Pennington TD, Chase MW. 2009. Molecular phylogenetics of Neotropical Cedreleae (mahogany family, Meliaceae) based on nuclear and plastid DNA sequences reveal multiple origins of "*Cedrela odorata*". *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52: 461-469.
- Page RD. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 357-358.
- R Development Core Team 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rodin P, De Cassia R, Medina B, De la Torre, A. 2003. Síndrome de dispersão de espécies vegetais de uma várzea no rio Solimoes. In: J, Zuanon & E, Venticinqu ed. *Ecologia da Floresta Amazônica*. PDBFF/INPA/OTS.
- Russell J, Weber J, Booth A, Powell C, Sotelo-Montes C, Dawson I. 1999. Genetic variation of *Calycophyllum spruceanum* in the Peruvian Amazon Basin revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP) analysis. *Molecular Ecology* 8: 199-204.
- Saitou N, Nei N. 1987. The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol Biol Evol* 4: 406-425.
- Vekemans X, Beauwens T, Lemaire M, Roldan-Ruiz I. 2002. Data from amplified length polymorphism (AFLP) markers show indication of size homoplasy and a relationship between degree of homoplasy and fragment size. *Molecular Ecology* 11: 139-151.
- Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, Van de Lee T, Hornes M, Frijters A, Pot J, Peleman J, Kuiper M, Zabeau M. 1995. AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23(21): 4407-4414.
- Waldhoff D, Daint-Paul U, Furch B. 1996. Value of fruits and seeds from the floodplain forests of Central Amazonia as food resource for fish. *Ecotropica* 2: 143-156.
- Weber J, Sotelo C. *La Erosión Genética de especies arbóreas*. ICRAF, Pucallpa, Perú.
- White G, Boshier D, Powell W. 1999. Genetic variation within a fragmented population of *Swietenia humilis zuccarini*. *Molecular Ecology* 8(11): 1899-909.

# Patología de plantas en bosques tropicales

Patricia C. Álvarez-Loayza & John W. Terborgh<sup>1</sup>

## RESUMEN

El concepto de patología de plantas es un término aplicado mayormente a la agricultura y actividades de producción forestal. Hasta hace pocos años los estudios sobre procesos de biodiversidad se enfocaban mayormente en las interacciones abióticas, competencia y nichos ecológicos, ignorando el rol de microorganismos e insectos. La teoría que enfatiza el rol de los microorganismos y predadores es la teoría de Janzen (1970) y Connell (1971). En esta teoría se enfatiza el rol de la mortalidad de plantas por medio de un mecanismo de distancia-densidad originado por enemigos naturales, en particular los patógenos de plantas, lo que promueve la coexistencia y diversidad de plantas en los bosques tropicales.

Recientes estudios indican que los patógenos, insectos, endófitos y, en general, otros organismos mutualistas, parasitarios y simbioses son importantes no sólo en procesos de mortalidad de plantas pero también en procesos de regeneración, establecimiento de plantas y sobre todo, estarían influenciando patrones de distribución, abundancia y diversidad de especies.

Si bien los patógenos y predadores de plantas son ahora objeto de estudio en bosques naturales tropicales y temperados, creemos que la mayoría de estudios no aplica el concepto básico de la interacción de factores ecológicos, bióticos y genética de plantas, esencial en patología de plantas y que es necesario para una evaluación verdadera de estos procesos patológicos y sus impactos en el ecosistema. Acá presentamos un resumen de algunos estudios que nos darán una perspectiva más amplia sobre el verdadero impacto de los patógenos y predadores de plantas.

---

<sup>1</sup> Center for Tropical Conservation, Duke University

## ABSTRACT

The concept of plant pathology is a term applied mostly to agriculture and forestry production activities. Until recent years, studies on processes of biodiversity maintenance have mainly focused on abiotic interactions, competition and ecological niches, ignoring the role of microorganisms and insects. The theory that emphasizes the role of microorganisms and predators is the theory of Janzen (1970) and Connell (1971). This theory emphasizes the role of plant mortality through a distance-density mechanism caused by natural enemies, particularly plant pathogens, which promote coexistence and plant diversity in tropical forests.

Recent studies indicate that pathogens, insects, endophytes and other mutualistic, parasitic and symbiotic organisms in general are important not only in plant mortality processes, but also in processes of regeneration, plant establishment, and, above all, how these influence patterns of distribution, abundance and species diversity.

Although plant pathogens and predators are now being studied in tropical and temperate natural forests, we believe that most studies do not apply the basic concept of the interaction among ecological and biotic factors, and plant genetics essential in plant pathology. The careful study of the interaction of these factors is necessary for a true assessment of how disease processes impact the ecosystem. The following review is a summary of pertinent studies that will give us a broader perspective on the real impact of plant pathogens and predators on the ecosystem.

## INTRODUCCIÓN

Janzen (1970) y Connell (1971) propusieron independientemente (ver también Gillett, 1962), que los “enemigos naturales” mantienen la diversidad en un contexto de comunidades de bosques tropicales. La idea central de esta teoría es que existen numerosos agentes de mortalidad que atacan diferentes estadios de la planta, tales como frutas, semillas y/o plántulas (llamados propágulos), lo que da como resultado un reclutamiento mínimo alrededor de la planta madre o adultos conespecíficos. La mortalidad de propágulos originada por patógenos específicos a la planta madre hace que otras especies de plantas no susceptibles a estos patógenos puedan crecer exitosamente en el área de influencia de la “planta madre”. Janzen propuso en su teoría dos conceptos muy importantes: “mortalidad dependiente de la densidad” y “mortalidad dependiente de la distancia”, los cuales han sido unidos en un sólo término “mortalidad dependiente de la densidad”, el cual domina la mayoría de estudios ecológicos. Janzen enfatiza

la diferencia del comportamiento de los patógenos y agentes de mortalidad específicos. Los patógenos y predadores que producen mortalidad dependiente de la densidad atacan altas densidades de propágulos, mientras que los patógenos dependientes de la distancia están concentrados en la cercanía de la planta madre o plantas conespecíficas, atacando al propágulo sin importar la densidad, sino a la disponibilidad de hospedero. Los predadores dependientes de la densidad dependen de la presencia de conspecíficos cercanos mientras que los predadores dependientes de la distancia son parásitos o predadores comunes de la planta madre, pero tienen la capacidad de matar al propágulo ya que este carece de los mecanismos de defensa necesarios. Janzen enfatiza que un predador o patógeno puede pertenecer a ambas categorías (distancia y densidad), pero esta diferencia es importante para que la teoría de Janzen puede ser entendida en el contexto de procesos de mantenimiento de bosques tropicales. La mayoría de estudios en ecología tropical enfatizan en los impactos de la mortalidad dependiente de la densidad (Hubbell *et al.*, 1990; Harms *et al.*, 2000; Hille Ris Lambers *et al.*, 2002; y muy pocos reportan efectos de la distancia (Augspurger 1984, Augspurger & Kelly, 1984; Gilbert *et al.*, 1994; Alvarez-Loayza & Terborgh, 2011). Para entender los mecanismos ecológicos bióticos (patógenos, predadores), es necesario regresar a las definiciones básicas de patología de plantas y recurrir a la investigación existente en otros sistemas cultivados o forestales.

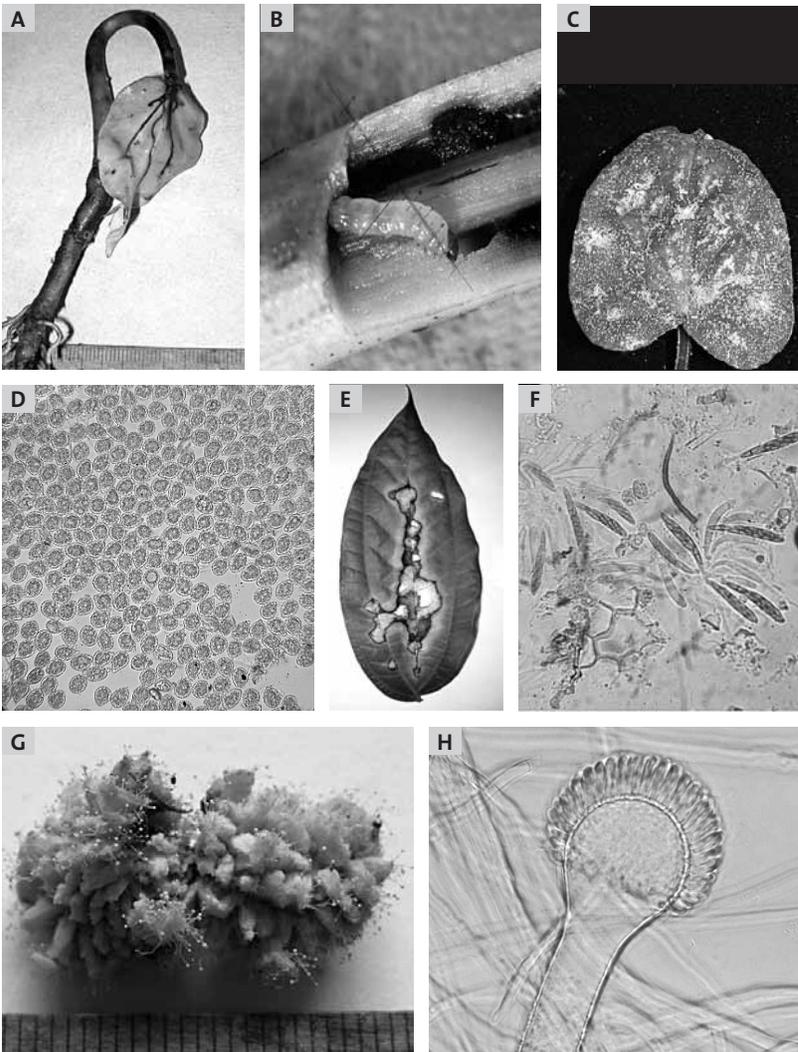
### **Definición de enfermedades de plantas**

Las plantas en general, ya sean cultivadas o en estado natural, se mantienen dentro de un rango de saludables al tener nutrientes en el suelo, suficiente luz de acuerdo a sus requerimientos y la temperatura se mantiene en rangos “normales”. Sin embargo, las plantas también se enferman y mueren y esto puede ser causado por microorganismos patogénicos y/o condiciones poco favorables del ambiente. Las plantas también sufren por efectos de competencia con otras plantas y daños causados por insectos y humanos.

Existen miles de enfermedades de plantas que afectan las plantas cultivadas y en estado natural, algunas afectan sólo una variedad de plantas (patógenos específicos y preferentes), y otros patógenos atacan cientos de especies de plantas (patógenos generalistas) (**Figura 1**). Las enfermedades de plantas pueden ser bióticas y son causadas por hongos, bacterias, protozoos, virus, nematodos; o abióticas, causadas por exceso o ausencia de luz, temperaturas no adecuadas, toxicidad de suelos, falta de nutrientes, falta de oxígeno, etc. (Agrios, 2005).

**Figura 1.** Enfermedades y plagas comunes en plántulas y semillas de bosque primario de la EBCC, Parque Nacional Manu, Perú.

**A)** Plántula de *Calatola sp. nov.* con estrías moradas en la hoja y en el tallo; **B)** Lepidoptera causante de los síntomas observados en *Calatola sp. nov.*; **C)** Síntoma en la hoja de *Geophila repens* producido por un patógeno específico; **D).** Agente causal del dano de la hoja de *Geophila repens*: *Puccinia geophilae*, conocida como roya; **E)** Manchas necróticas en planta de *Piper sp.*; **F)** Agente causal aislado de las picnidias de la hojas: DESCONOCIDO sp.; **G)** Semilla de *Oxandra mediocris* destruida por un hongo; **H)** Agente causal del dano de semilla de *Oxandra medicris*: *Aspergillus flavus*.



Es muy importante encontrar el origen de la enfermedad de las plantas para hacer un estudio completo del ciclo de vida de la planta y, lamentablemente, este elemento ha sido hasta ahora ignorado en la mayoría de estudios ecológicos (pero referirse a Gilbert *et al.*, 1994; Alvarez-Loayza & Terborgh, 2011; Alvarez-Loayza *et al.*, 2008). En la Estación Biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu, se trabajó con 6 especies de plantas, de las cuales los patógenos y predadores principales de cada especie fueron aislados e identificados como agentes de mortalidad o daño (Alvarez-Loayza & Terborgh, 2011; Alvarez-Loayza *et al.*, 2008). La identificación de los agentes de mortalidad permitió también el estudio de las causas de mortalidad de las plantas de diferentes especies creciendo en las inmediaciones de la planta madre. Las causas de mortalidad fueron diferentes, las plantas conespecíficas morían de la misma enfermedad que ataca a la planta madre— la cual es resistente debido a que es una planta adulta— y las otras especies presentaron una mortalidad mucho menor y debido a diferentes causas (mecánicas, insectos generalistas, otros).

Sin la identificación adecuada de la enfermedad de la planta no se puede afirmar qué es lo que está causando la muerte de una población natural o cultivada de plantas. Gran parte de los estudios analiza suelos para investigar la presencia de microbios y hace una correlación con la mortalidad de propágulos. Nosotros cuestionamos esta técnica ya que esta mortalidad puede darse por factores externos a estos microbios de suelo (insectos, propágulos estériles, infección de propágulos desde la fruta, hongos endófitos o patógenos dentro de la semilla). Otro factor es que muchos de estos microbios son beneficiosos aun si son identificados como patógenos. Sin la identificación del agente causal no se puede afirmar qué es lo que mata al propágulo.

Los estudios científicos sobre mortalidad de plantas en bosques tropicales deberían tomar el concepto básico del postulado de Koch (Agrios, 2005), donde se aísla al causante sospechoso de la enfermedad, el agente aislado se inocula en una planta de la misma especie y variedad que la afectada y si se producen los mismos síntomas entonces se demuestra quién es el agente causal de la enfermedad. El mismo procedimiento debería realizarse cuando los agentes causales de la muerte son insectos. Se tiene que aislar al insecto que está dañando las partes vegetativas de la planta y comprobar que este mismo insecto está alojado en las plantas afectadas.

### **Triángulo de la enfermedad**

Uno de los puntos más importantes en patología de plantas es el concepto del triángulo de la enfermedad, el cual explica claramente que la enfermedad no se produce si no se dan tres condiciones favorables para la enfermedad: un

hospedero susceptible al patógeno, un patógeno virulento y las condiciones de clima favorables para la activación del patógeno y/o causar estrés en la planta. Un estudio completo del impacto de los patógenos en bosques tropicales tiene que estudiar estos tres factores en conjunto, al hospedero y todas sus variaciones genéticas, mecanismos de resistencia, defensas químicas; al patógeno: mecanismos de ataque, especificidad, modo de acción; y medio ambiente: temperatura, humedad, luz, nutrientes en el suelo (Agrios, 2005).

El triángulo de la enfermedad tiene aún más relevancia cuando se tiene en cuenta la importancia de los endófitos. Los endófitos son organismos simbiotes que viven dentro de las plantas, sin causar daño alguno (Petrini, 1986). Los endófitos son hiperabundantes en los bosques tropicales (Arnold & Lutzoni, 2007). Estos endófitos por lo general están “dormantes” en el interior de la planta, pero pueden tener un rol importante en la defensa de la planta contra patógenos, insectos, mejoran las funciones de absorción de nutrientes, agua, otros (Arnold *et al.*, 2003; Arnold & Engelbrecht, 2007). Por otro lado, estos endófitos pueden volverse patógenos y matar a su hospedero bajo condiciones “favorables” del ambiente para los endófitos (Schulz & Boyle, 2005). Si se tiene en cuenta que una planta tropical tiene cientos de organismos endófitos que le confieren mecanismos de resistencia y otros que tienen el potencial de matar a la planta, entonces se tiene que reevaluar el verdadero impacto de los patógenos sobre las poblaciones de plantas naturales en bosques tropicales.

## Rol de los patógenos en bosques tropicales

Si analizamos el efecto de Janzen y Connell, en el cual las plantas que crecen alrededor de las plantas madres son más susceptibles a los patógenos y pestes bajo el concepto de triángulo de enfermedades (efecto del clima, hospedero y patógeno) y endófitos en los trópicos, se podría teorizar que:

- 1) Los propágulos podrían adquirir resistencia a pestes por medio de semillas (transmisión vertical de endófitos), lo que haría que ciertas especies estén condicionadas a vivir en grupos, cerca del árbol madre o plantas conspecíficas por ser más ventajoso (*Xylopia*, *Mauritia flexuosa*, *Styloceras brokavii*, otras).
- 2) Los propágulos estarían afectados por las enfermedades y pestes que provienen del árbol madre. El área alrededor y cercana al árbol madre estaría contaminada por una cepa de patógenos e insectos que matarían a los propágulos que caen alrededor de este. Este mismo caso se da en un cultivo agronómico, donde la rotación de cultivos es necesaria para

eliminar plagas y enfermedades que afectan a una especie y no a la otra. Este mecanismo es el mismo descrito por Janzen y Connell y el factor distancia es mucho más importante que la densidad. Los propágulos tienen que estar lejos del foco de infección para escapar de los patógenos y plagas. La densidad de cultivo es importante pero no el factor determinante de la muerte de los propágulos cercanos al árbol madre.

- 3) En los estudios ecológicos se enfatiza el rol de la densidad en la transmisión de las enfermedades. Si bien es cierto que una densidad alta de plantación favorece la transmisión de patógenos y plagas y la competencia por nutrientes, estas densidades no se dan en sistemas naturales. Por ejemplo, el espaciamiento entre plántulas de *Persea americana* (palta) en un cultivo comercial es de 4 m por 4 metros para plantas adultas. Para plántulas es de 10 cm x 10 cm. En el bosque tropical la distancia de plántulas conspecificas saludables de la mayoría de las especies es mayor que esta distancia. En la EBCC se ha observado que las plántulas, que crecen de semillas grandes similares a *Persea americana* (*Calatola venezolana*, *Pouteria* sp.), se encuentran a distancia mayores de 50 cm. Las densidades de plantación en un monocultivo son mucho menores que la densidad de plantas conspecificas de un bosque natural. Si el mecanismo de Janzen y Connell está operando en bosques tropicales es bajo el mecanismo de distancia de la planta madre.
- 4) Para que haya una activación de la enfermedad o un ataque a la planta esta tiene que cumplir con las condiciones del triángulo de la enfermedad. Una planta o propágulo que esté saludable, con todos los nutrientes necesarios, bajo un clima ideal, puede no ser susceptible a una enfermedad o puede combatir la enfermedad. Esto se observa en numerosos cultivos agronómicos donde las plantas pueden ser afectadas por algún patógeno específico o generalista pero al suplementar las plantas con nutrientes y eliminar los factores que propician la enfermedad (sombra, luz, deficiencia de agua), las plantas se recuperan. El medio ambiente tiene una influencia muy grande en la aparición de plagas y enfermedades. Este factor tiene que incorporarse en cualquier estudio que evalúe la teoría de Janzen y Connell.

### **Rol del ambiente en la activación de enfermedades**

No se puede ignorar el rol de los patógenos en los bosques naturales tropicales. Se sabe que los patógenos y plagas han impactado cultivos y bosques afectando civilizaciones humanas. Uno de los ejemplos más reconocidos es la enfermedad conocida como la racha de la papa que originó la hambruna en Irlanda a mediados del siglo XIX. Las temperaturas bajas, la alta humedad relativa hizo

que el patógeno *Phytophthora infestans* encontrara condiciones adecuadas para el desarrollo de la enfermedad en su totalidad. Las plantas no presentaron defensa alguna ya que Irlanda contaba con pocas variedades de papas, todas ellas susceptibles a la enfermedad. La hambruna hizo que numerosos irlandeses migraran a Estados Unidos (Agrios, 2005).

En cuanto a bosques, los castaños de Estados Unidos están considerados casi extintos debido a un hongo, *Cryphonectria parasitica* (chestnut blight), el cual ataca y mata la corteza de los árboles, ocasionando una infección que afecta el tallo, por dentro y fuera, marchitando las hojas y eventualmente matando al árbol. El hongo se reproduce por esporas, las cuales son llevadas por el viento y la lluvia, lo que hizo que la propagación del hongo fuera de manera rápida y efectiva por todos los bosques de castaño de Estados Unidos (Agrios, 2005).

En cuanto a bosques tropicales, los patógenos han sido poco estudiados (pero referirse a Augspurger, 1984; Augspurger & Kelly, 1984; Gilbert *et al.*, 1994; Alvarez-Loayza & Terborgh, 2011; Alvarez-Loayza *et al.*, 2008). Un estudio que demuestra claramente la interacción del ambiente en la activación de un patógeno para una planta de bosques tropicales se realizó en la EBCC. La palmera *Iriartea deltoidea* es hospedera de un endófito, *Diplodia mutila*. Este endófito existe en las hojas adultas, frutos y semillas en un estado formante. Cuando la temperatura y la radiación solar aumentan, el endófito cambia su estado, convirtiéndose en un patógeno mortal para las plántulas pequeñas. Con datos obtenidos en toda Sudamérica se sabe que esta palmera no recluta plántulas en claros del bosque ya que al parecer este endófito estaría matando las plántulas, debido a la mortal interacción del endófito con la luz y la temperatura (Alvarez-Loayza *et al.*, 2011).

Esta interacción patógeno-hospedero fue examinada usando un modelo semi-analítico, en la cual se examina la sensibilidad a la temperatura de este patógeno, la respuesta a la infección de la planta y los cambios climáticos proyectados para la temperatura y la lluvia en los próximos 25 años. La temperatura tendería a subir (3 a 8 grados) y la lluvia disminuiría (20%), lo cual afectaría la actividad patogénica, alterando la fecundidad de la palmera y afectando negativamente el reclutamiento de plántulas desde un 10% a 56% (Thompson *et al.*, 2010). A pesar de ser sólo un modelo que no toma en cuenta la diversidad genética de la palmera, mecanismos de defensa, resistencia fisiológica de las plantas, otros, este modelo nos da una base para continuar los estudios de cambio climático y el efecto sobre poblaciones de plantas en bosques naturales. El estudio integrado del ambiente, los microorganismos y las plantas dentro de los sistemas naturales tropicales tendrá mayor importancia en los años por venir.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al personal de SERNANP y a la Jefatura del Parque Nacional del Manu por los permisos otorgados. Se agradece la participación de Natalie Gil, Cecilia Carrasco, Angélica García y todos los asistentes involucrados en el proyecto de dispersión de semillas. P. Álvarez-Loayza agradece en particular a la comunidad Matsigenka de Maizal por ayudarla en numerosas temporadas de lluvia.

## LITERATURA

Agrios, G. N. 2005. Plant pathology. Fifth edition. Elsevier Academic Press.

Alvarez-Loayza, P. & Terborgh, J. 2011. Fates of seedling carpets in an Amazonian floodplain forest: intra-cohort competition or attack by enemies? *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01835.x

Álvarez-Loayza P., White J.F., Jr, Torres M.S., Balslev H., Kristiansen T. *et al.* 2011. Light converts endosymbiotic fungus to pathogen, influencing seedling survival and niche-space filling of a common tropical tree, *Iriartea deltoidea*. *PLoS ONE* 6(1): e16386. doi:10.1371/journal.pone.0016386

Álvarez-Loayza, P., J. F. White, M. Bergen & C. Cadenas. 2008. *Diplodia mutila* causing seedling mortality of *Iriartea deltoidea* palm trees. *Plant Pathology* 57: 382.

Arnold, A. E. & F. Lutzoni. 2007. Diversity and host range of foliar fungal endophytes: Are tropical leaves biodiversity spots? *Ecology* 88: 541-549.

Arnold, A. E., L. Mejía, D. Kyllo, E. Rojas, Z. Maynard & E. A. Herre. 2003. Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 15649-15654.

Arnold, A. E. & B. M. J. Engelbrecht. 2007. Fungal endophytes nearly double minimum leaf conductance in seedlings of a tropical tree. *Journal of Tropical Ecology* 23: 369-372.

Augspurger, C. 1984. Seedling Survival of Tropical Tree Species: Interactions of Dispersal, Lights Gaps, and Pathogens. *Ecology* 65: 1705-1718.

Augspurger, C. & C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61: 211-217.

Connell J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: Boer PJD, Gradwell GR, eds. *Dynamics of numbers in populations*. Wageningen, Netherlands: Centre for Agricultural Publication and Documentations: 298-312.

Freckleton, R. & O. Lewis. 2006. Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 2909-2916.

Gillett, J. B. 1962. Pest pressure, an underestimated factor in evolution. *Syst. Assoc. Publ.* 4: 37-46.

Gilbert, G. S., R. B. Foster & S. P. Hubbell. 1994. Density and distance-to-adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest. *Oecologia* 98: 100-108.

Hubbell, S. P., R. Condit & R. B. Foster. 1990. Presence and absence of density dependence in a neotropical tree community. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 330: 269-281.

Harms, K. E., S. J. Wright, O. Calderón, A. Hernández & E. A. Herre. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.

Hille Ris Lambers, J., J. S. Clark & B. Beckage. 2002. Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature* 417: 732-735.

Janzen D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-529.

Petrini, O. 1986. Taxonomy of endophytic fungi of aerial plant tissues. Páginas 175-187 en N. J. Fokkema and J. van den Heuvel, editors. *Microbiology of the Phyllosphere*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Schulz, B. & C. Boyle. 2005. The endophytic continuum. *Mycological Research* 109: 661-686.

Thompson, S., Álvarez-Loayza, P., Terborgh, J. & Katul, G. 2010. The effects of plant pathogens on tree recruitment in the Western Amazon under a projected future climate: a dynamical systems analysis. *Journal of Ecology*, 98: 1434-1446.

# Evaluación preliminar de la familia Orchidaceae en la Reserva Comunal Amarakaeri (Manu-Madre de Dios)

Alexander Damián Parizaca<sup>1</sup>

## RESUMEN

Las orquídeas representan más el 80% de todos las epifitas vasculares. Asimismo, cumplen un rol fundamental en la dinámica de los bosques tropicales. El Perú cuenta con una amplia diversidad de esta familia (aprox. 2,800 especies). En la selva sur del país existen importantes referencias de esta diversidad, como es el caso del Santuario Histórico de Machu Picchu y el Parque Nacional del Manu, sin embargo, no existe una lista preliminar de orquídeas en la Reserva Comunal Amarakaeri (RCA). La insuficiente información sobre la flora de esta familia y la inminente desaparición de los bosques de la vertiente oriental de esta Área Natural Protegida a causa de la minería aurífera, principal actividad económica del sector, son razones suficientes para motivar la realización del presente trabajo de investigación cuyo objetivo principal fue determinar la diversidad genérica de la familia Orchidaceae en el Sector Setapo-RCA.

La etapa de campo se llevó a cabo durante los meses de mayo y junio del presente año en la zona de amortiguamiento de la RCA-Sector Setapo localizado en el distrito de Huaypetue, provincia del Manu, departamento de Madre de Dios. La colecta se realizó por el método clásico tomándose datos de hábito, hábitat, así

---

<sup>1</sup> Laboratorio de Cultivo de Vegetales In-Vitro. Laboratorios de Investigación y desarrollo (LID). Universidad Peruana Cayetano Heredia. Av. Honorio Delgado 430, Urb. Ingeniería, S.M.P. Lima.

como fotografías, mediciones y dibujos para una mejor identificación. El material colectado fue herborizado y depositado en el Herbario de la Universidad Mayor de San Marcos (USM) y de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (HUPCH). Se encontraron 40 especies de orquídeas representadas en 27 géneros, de los cuales, *Dichaea* (6 spp) y *Epidendrum* (4 spp) destacaron por su riqueza.

## ABSTRACT

Orchids represent over 80% of all vascular epiphytes, and play a fundamental role in the dynamics of tropical forests. Peru has a wide diversity of this family, about 2800 species. In the south tropical forest of the country there are important references of this diversity, such as the Historic Sanctuary of Machu Picchu and Manu National Park. However, a preliminary list of orchids of the Amarakaeri Communal Reserve (ACR) does not exist. The lack of information on the flora of this family and the imminent demise of the forests of the eastern slope of this Protected Natural Area due to gold mining, the main economic activity in the sector, are sufficient reason to motivate the realization of this research the main objective of which was to determine the generic diversity of the family Orchidaceae in the Setapo Sector of the ACR.

The field phase took place during the months of May and June in the buffer zone of the ACR-Sector Setapo located in the district of Huaypetue, Manu province, department of Madre de Dios. The collection was performed by the classical method of recording data on habit and habitat, as well as photographs, drawings and measurements for better identification. The collected material was deposited in the Herbarium of the Universidad Mayor de San Marcos (USM) and the Universidad Peruana Cayetano Heredia (HUPCH). We found 40 species of orchids representing 27 genera, of which the genera *Dichaea* (6 spp) and *Epidendrum* (4spp) were notable for their wealth.

## INTRODUCCIÓN

Las epifitas vasculares representan el 10% (30,000 especies) de toda la flora vascular del planeta (Kress, 1986). Este pico de diversidad se observa solamente en los bosques tropicales donde pueden llegar a representar el 50% de toda la flora vascular (Bussmann, 2001; Kelly *et al.*, 1994). Estas cumplen un rol importante dentro de la dinámica del bosque, albergando una alta diversidad de artrópodos (Ellwood & Foster, 2004), y proveyendo abundantes recursos para especies frugívoras y polinizadores (Cruz-Angón & Greenberg, 2005).

Asimismo, su capacidad de producir cantidades considerables de biomasa en suspensión asociada a la retención de agua y detritos, les confiere un papel importante en la productividad primaria y el ciclo de nutrientes (Coxson y Nadkarni, 1995). Es así que varios autores consideran a la comunidad epífita como bioindicadora de la perturbación y el estado de conservación de los bosques, además de indicar contaminación ambiental y cambio climático ya que su diversidad y abundancia disminuyen en paisajes alterados (Borgo & Silva, 2003; Elias *et al.*, 2006; Rogalski & Zanin, 2003).

La riqueza de especies epífitas se concentra principalmente en la familia Orchidaceae, la cual representa el 80% de todas las epífitas. (Gentry & Dodson, 1987; Kersten, 2006; Catchpole, 2004; Kelly *et al.*, 2004; Barthlot *et al.*, 2001; Schuettepelz & Trapnell, 2006). En nuestro país esta familia posee la mayor cantidad de taxones restringidos (León, 2008) y constituye la más diversa (2,800 especies), llegando a ocupar el tercer lugar a nivel mundial en riqueza de orquídeas solo después de Ecuador y Colombia (Vásquez com. pers.).

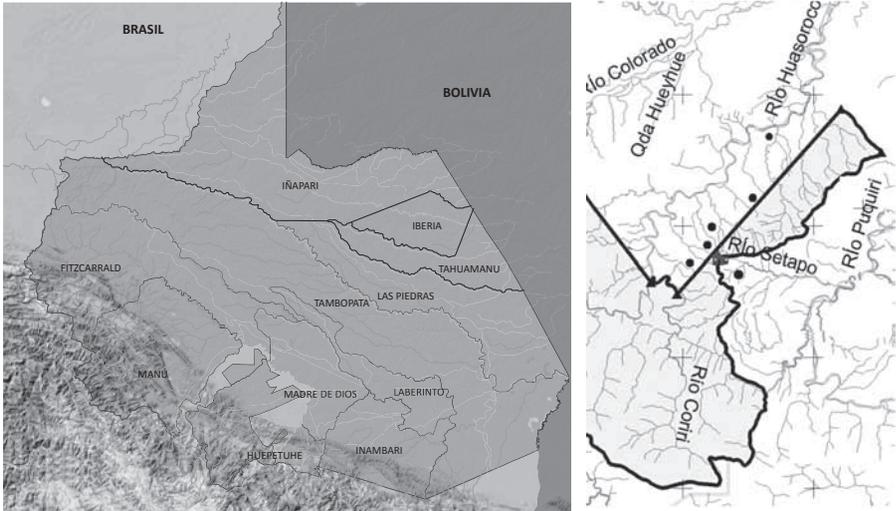
Con sus más de 400 mil hectáreas, la Reserva Comunal Amarakaeri (RCA) permite tanto por su fisiografía y gradiente altitudinal, que comprende terrazas y colinas (300 m hasta los 2,500 msnm) así como montañas (hasta los 2,700 msnm), el desarrollo de una gama amplia de zonas de vida las cuales albergan uno de los ecosistemas más megadiversos del planeta (Álvarez, 2010). Se tiene conocimiento de la presencia de una amplia diversidad de orquídeas en la zona (Plan Maestro RCA 2008-2012), sin embargo, no existe hasta la fecha una lista preliminar de esta familia en la Reserva.

El principal objetivo del presente estudio fue evaluar la diversidad genérica de la familia Orchidaceae en el Sector Setapo de la RCA, ya que los datos de esta familia se desconocen y hasta la fecha no se han realizado estudios específicos sobre esta familia. A ello se le suma la destrucción constante de bosques por la extracción de oro (minería aurífera), razones suficientes que motivaron la realización del presente estudio.

## ÁREA DE ESTUDIO

La zona de estudio está ubicada en el Sector Setapo de la Reserva Comunal Amarakaeri, departamento de Madre de Dios, provincia de Manu, distrito de Huepetuhe en un rango de altitud comprendido entre los 300 y 500 msnm, la cual corresponde según la escala de Holdridge a un Bosque Pluvial Subtropical que representa el 32% de la RCA (Plan Maestro de la RCA 2008-2012) (**Figura 1**).

**Figura 1.** Área de estudio; zonas de colecta.



## MÉTODOS

La evaluación de campo se realizó durante el mes de mayo y junio del presente año. El método de muestreo empleado fue al azar, simple y aleatorio abarcando la mayor cantidad de área posible. Para las especies epífitas las colectas se hicieron hasta una altura aproximada de 2 metros, abarcando la primera zona de estratificación vertical de Johansson (1974). Las orquídeas registradas dentro del área se fotografiaron y dibujaron para facilitar su identificación; gracias a ello se logró reconocer y coleccionar gran parte de las orquídeas en la zona de amortiguamiento donde también se hicieron recorridos. Asimismo, para facilitar la determinación de las muestras, se preservaron en frascos de plástico 1 o 2 flores en solución alcohol (80%)-glicerina (10%).

El material coleccionado fue herborizado y depositado en los Herbarios de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (HUPCH) y de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (UNMSM), donde fueron corroboradas con ejemplares depositados en dichos herbarios. La determinación de los géneros y las especies se realizó utilizando literatura pertinente –i.e. claves y descripciones publicadas en libros y revistas botánicas (Bennett Jr. & Christenson, 1993; 1995; 1998; 2001; Schweinfurth, 1958; 1959; 1960; 1961; Zelenko & Bermúdez, 2008) o con la ayuda de especialistas en algunos grupos.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se lograron registrar un total de 40 especies, representadas en 27 géneros, la mayoría de estas de hábito epífito (a excepción de *E. calanthum*, la cual se halló

en un pastizal). Estas se hallaron bien en el fuste bajo de los árboles (p.e. *Stelis*, *Octomeria*, *Dichaea*, *Cryptarrhena* y *Sobralia*), en el dosel de árboles caídos (como el caso de *Masdevalia*, *Mormodes* y *Acronia*), a los márgenes de las quebradas (p.e. *Dichaea*, *Chaubardia*, *Scaphyglottis* y *Peristeria*), o en el tronco de árboles caídos como es el caso de *Kefferstenia*, *Scaphyglottis* y *Maxillaria* (**Tabla 1**).

Se observaron una gran cantidad de orquídeas en estado vegetativo y en plena fructificación. Estas orquídeas se trasplantaron a los alrededores del Puesto de Control y Vigilancia (PCV)-Mirador Setapo para monitorear su floración en los meses de trabajo.

El sector Setapo se caracteriza por una compleja red de quebradas lo cual crea en sus bordes condiciones de humedad favorables para el crecimiento de las orquídeas. Asimismo, su terreno accidentado con colinas bajas y altas favorece la variabilidad de las condiciones ambientales en el bosque (**Figura 2**).

Se estima que la RCA (402 mil hectáreas) contenga en su interior una diversidad de orquídeas muy amplia ya que ANPs con menor superficie superan las 400 especies, como es el caso del Parque Nacional Yanachaga-Chemillén en la selva central del Perú (4,000 hectáreas) con más de 600 especies registradas (datos Herbario HOXA); otros estudios en la selva sur del país registran por ejemplo en el Santuario Histórico de Machu Picchu (32 mil ha hectáreas) más de 421 especies de orquídeas (Núñez, 1992; Nauray, 2000; Galiano *et al.*, 2001) y en la reserva de biosfera del Manu unas 496 especies (Galiano, 2000).

Como se observa en la **Tabla 1**, gran parte de las especies reportadas se encuentran incluidas en alguna categoría de amenaza y/o protección, resalta el caso de *Chaubardia kluigi*, *Chaubardia heteroclita*, *Cochleanthes amazónica* y *Mapinguari desvauxianus* incluidas según el D.S.N° 043-2006-AG como especies vulnerables, es decir, que muestran una distribución geográfica limitada (menos de 200,000 km<sup>2</sup>) y por consecuencia una población reducida (estimada en menos de 100,000 individuos).

Considerando las características de la zona y su inminente amenaza, el presente estudio intenta motivar una mayor atención hacia este grupo de plantas tan importantes y representativas en nuestro país mostrando por primera vez la riqueza de esta familia en la RCA. Asimismo, los resultados contribuyen al conocimiento de la biodiversidad en el país dando a conocer información básica sobre especies endémicas, raras o posiblemente nuevas,

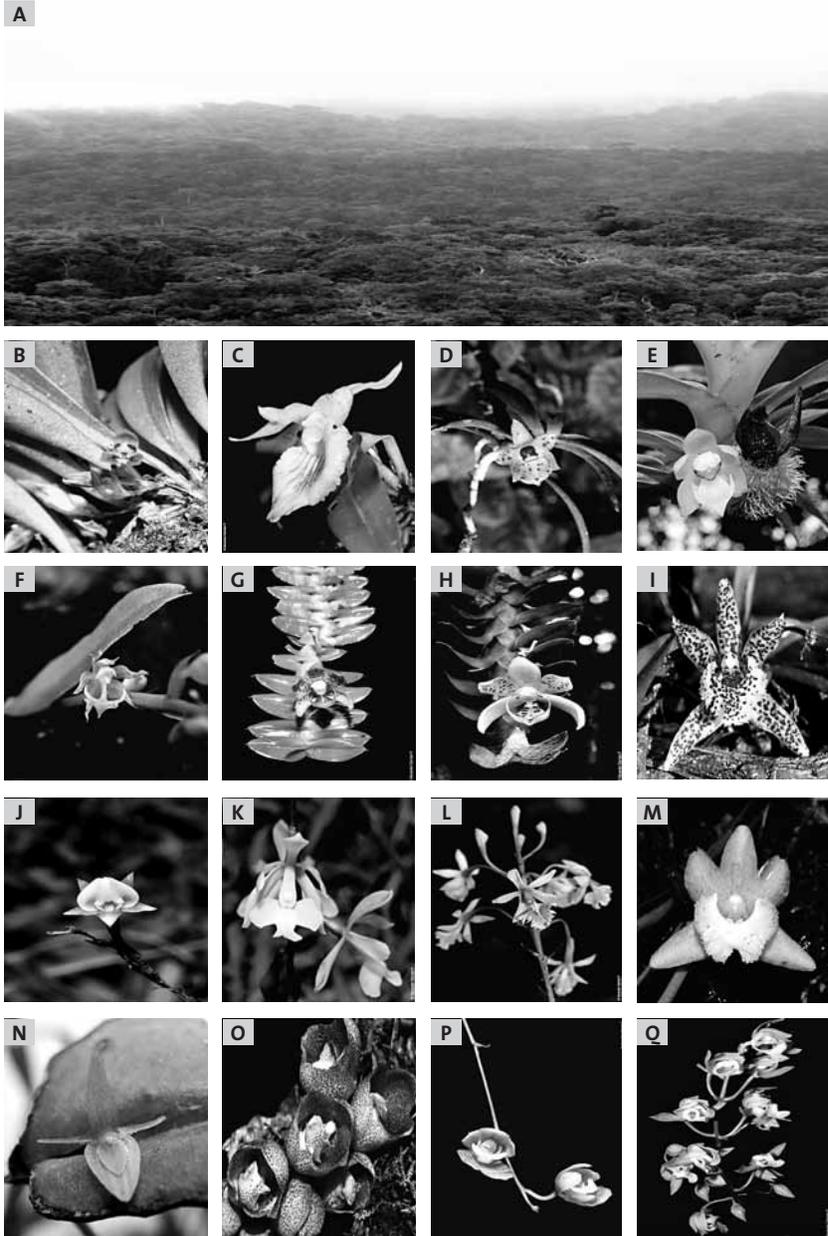
sentando las bases para posteriores investigaciones, y facilitando acciones de manejo más reales a la situación de estos objetos de conservación en una de las áreas más diversas del mundo.

**Tabla 1.** Composición de géneros y especies de la familia Orchidaceae en el Sector Setapo de la RCA. (Hábito: E=Epifito, T=terrestre)

GÉNERO	ESPECIE	HÁBITO	ESTADO DE CONSERVACIÓN	
			CITES	D.S.N° 043-2006-AG
<i>Acroria</i>	<i>Pleuroballis scabrilinguis</i> Lindl.	E		
<i>Masdevalia</i>	<i>Masdevallia posadae</i> Luer & R. Escobar	E		
<i>Campylocentrum</i>	<i>Campylocentrum micranthum</i> (Lindl.) Rolfe vel sp. aff.	E	Apéndice II	
<i>Chanbardia</i>	<i>Chanbardia heteroclita</i> (Poepp. & Endl.) Dodson & D.E. Benn vel sp. aff.	E		VU
	<i>Chanbardia klugii</i> (C. Schweinf.) Garay	E		VU
<i>Cochleanthes</i>	<i>Cochleanthes amazonica</i> (Rehb.f. & Warsz.) R.E. Schult. & Garay	E		VU
<i>Cryptarrhena</i>	<i>Cryptarrhena guatemalensis</i> Schltr.	E	Apéndice II	
<i>Dichaea</i>	<i>Dichaea ancoraelabia</i> C. Schweinf.	E	Apéndice II	
	<i>Dichaea pendula</i> (Aubl.) Cogn. vel sp. aff.	E	Apéndice II	
	<i>Dichaea</i> sp 1.	E		
	<i>Dichaea</i> sp2	E		
	<i>Dichaea</i> sp3.	E		
	<i>Dichaea tenuis</i> C. Schweinf. vel sp. aff.	E	Apéndice II	
<i>Epidendrum</i>	<i>Epidendrum calanthum</i> Rehb.f. & Warsz.	T	Apéndice II	
	<i>Epidendrum coronatum</i> Ruiz & Pav.	E	Apéndice II	
	<i>Epidendrum prostratum</i> (Lindl.) Cogn.	E	Apéndice II	
	<i>Epidendrum strobiliferum</i> Rehb.f. vel sp. Aff.	E	Apéndice II	
<i>Kefersteinia</i>	<i>Kefersteinia candida</i> D.E. Benn. & Christenson	E	Apéndice II	
	<i>Kefersteinia villenae</i> D.E. Benn. & Christenson	E		VU
<i>Koellensteinia</i>	<i>Koellensteinia graminea</i> (Lindl.) Rehb.f.	E	Apéndice II	
<i>Mapinguari</i>	<i>Mapinguari auyantepuiensis</i> (Foldats) Carnevali & R.B. Singer	E		VU
<i>Maxillaria</i>	<i>Camaridium vestitum</i> (Sw.) Lindl.	E	Apéndice II	
	<i>Christensonella nardooides</i> (Kraenzl.)	E		
	<i>Maxillaria</i> sp.	E		
<i>Mormodes</i>	<i>Mormodes revoluta</i> Rolfe. vel sp. aff.	E		

GÉNERO	ESPECIE	HÁBITO	ESTADO DE CONSERVACIÓN	
			CITES	D.S.N° 043-2006-AG
<i>Notylia</i>	<i>Notylia peruviana</i> (Schltr.) C. Schweinf.	E		
<i>Octomeria</i>	<i>Octomeria brevifolia</i> Cogn.	E		
<i>Ornithocephalus</i>	<i>Ornithocephalus</i> sp.			
<i>Panmorphia</i>	<i>Anathallis nanifolia</i> (Foldats) Luer vel sp. aff.			
	<i>Anathallis rubei</i> (Foldats) Luer	E		
<i>Peristeria</i>	<i>Peristeria lindenii</i> Rolfe.	E	Apéndice II	
<i>Plectophora</i>	<i>Plectophora</i> sp.	E		
<i>Pleurothallis</i>	<i>Stelis kefersteiniana</i> (Rehb. f.) Pridgeon & M.W. Chase	E	Apéndice II	
<i>Rudolfiella</i>	<i>Rudolfiella peruviana</i> D.E. Benn. & Christenson	E		
<i>Scaphyglottis</i>	<i>Scaphyglottis prolifera</i> (R.Br.) Cogn.	E	Apéndice II	
	<i>Scaphyglottis violacea</i> (Lindl.) Lindl.	E	Apéndice II	
<i>Sobralia</i>	<i>Sobralia</i> sp.	E		
<i>Stelis</i>	<i>Stelis santiagensis</i> Mansf.	E		
<i>Stenia</i>	<i>Stenia pallida</i> Lindl.	E	Apéndice II	
<i>Vanilla</i>	<i>Vanilla</i> sp.	E		

**Figura 2.** **A)** Vista panorámica del Mirador Setapo (RCA); **B)** *Anathallis rabei* (Foldats) Luer; **C)** *Cochleanthes amazónica*; **D)** *Dichaea ancoraelabia*; **E)** *Dichaea* sp.; **F)** *Cryptarrhena guatemalensis*; **G)** *Dichaea* sp.; **H)** *Dichaea* sp.; **I)** *Kefersteinia villenae* D.E. Benn. & Christenson; **J)** *Epidendrum prostratum*; **K)** *Epidendrum coronatum*; **L)** *Epidendrum calanthum*; **M)** *Kefersteinia candida*; **N)** *Pleurothallis scabrilinguis* Lindl.; **O)** *Peristeria lindenii*; **P)** *Koellensteinia graminea*; **Q)** *Mormodes revoluta*.



## AGRADECIMIENTOS

Al SERNANP y su programa de guardaparque voluntario, a la jefatura de la Reserva Comunal Amarakaeri, a los guardaparques de la PCV Mirador Setapo por su colaboración en las salidas de campo, a la Dra. Haydeé Montoya, del Herbario USM, al biólogo Luis Huamán Mesia del Herbario HUPCH, a la Dra. Magdalena Pavlich por su incondicional apoyo y a los especialistas Carlyle A. Luer (MO), Stig Dalstrom (SEL), Eric R. Hagsater, Rodolfo Solano (AMO) y W. Nauray (CUZ) por su apoyo en la corroboración de las muestras de esta investigación.

## LITERATURA

Barthlott W., Schmit-Neuerberg V., Nieder J. & Engwald S. 2001 Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Plant Ecology* 152: 145-156.

Bennett Jr., D. E., E. A. Christenson. 1995. Orchids of Peru. *Icones Orchidacearum Peruvianum*. Plates 201-400. Privately published by A. Pastorelli de Bennett, Lima, Perú.

Bennett Jr., D. E., E. A. Christenson. 1998. Orchids of Peru. *Icones Orchidacearum Peruvianum*. Plates 401-600. Privately published by A. Pastorelli de Bennett, Lima, Perú.

Bennett Jr., D. E., E. A. Christenson. 2001. Orchids of Peru. *Icones Orchidacearum Peruvianum*. Plates 601-800. Privately published by A. Pastorelli de Bennett, Lima, Perú.

Bennett, B. C. Patchiness, diversity, and abundance relationships of vascular epiphytes, *Selbyana* v. 9, p. 70-75.

Borgo, M. & Silva, S. M. 2003. Epífitos vasculares em fragmentos de floresta ombrófila mista, Curitiba, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26(3): 391-401.

Bussmann, R.W. 2001 Epiphyte diversity in a tropical Andean forest- Reserva Biológica San Francisco, Zamora-Chinchipe, Ecuador: 7.

Catchpole Damien. 2004. "The Ecology of Vascular Epiphytes on Ficus L. Host (Moraceae) in a Peruvian Cloud Forest". Tesis Magíster – Universidad de Tasmania, Australia.

Coxson, D. S. & Nadkarni, N. M. 1995. Ecological roles of epiphytes in nutrient cycles of Forest Ecosystems. In: Lowman, M. D.; Nadkarni, N. M. (Eds.). *Forest Canopies*. New York: Academic Press, p. 225-251.

Cruz-Angon, A. & Greenberg, R. 2005. Are epiphytes important for birds in coffee plantations? An experimental assessment. *Journal of Applied Ecology* 42: 150-159.

Elias, C. De Nadai Fernandes, E. A.; França, E. J.; Bacchi, M. A. 2006. Seleção de epífitas acumuladoras de elementos químicos na Mata Atlântica. *Biota Neotrópica*, v. 6, p. 1-9.

Ellwood, M.D.F. & Foster, W.A. 2004. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. *Nature* 429: 549-551.

Galiano W., P. Núñez, A. Monteagudo, L. Valenzuela, 2000. *Las Orquídeas y Plantas*

Ornamentales de la Reserva de la Biosfera del Manu. Unión-Comunidad Europea y la UNSAAC. Lima.

Gentry, A. H. & Dodson, C. H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Garden*, v. 74, p. 205-233.

Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in west African rain forest. *Acta Phytogeographica Suecica*. 59: 1–136.

Kelly D, Donovan G, Feehan J, Murphy S, Drangeid S. and Marcano-Berti L. 2004. The epiphyte communities of a montane rain forest in the Andes of Venezuela: Patterns in the distribution of the flora. *Journal of Tropical Ecology*. 20: 643–666.

Kress, W.J. 1986. The systematic distribution of vascular epiphytes: an update. *Selbyana* 9: 2–22 .

Kersten, R.A. 2006. Métodos de estudo quantitativo da flora epífita. In: Mariath, J.E.A. & Santos, R.P. (orgs.). *Conferências Plenárias e Simpósios do 57º Congresso Nacional de Botânica*, Gramado, pp. 331-335.

Leon, B. 2008. El libro rojo de las plantas endémicas del Perú. *Rev. Perú. Biol. Numero especial* 13(2): 921s-925s (Diciembre 2006).

Nauray W. 2000. Diversidad, distribución, formas de vida y fenología floral de la familia Orchidaceae L. en el sector de Wiñay Wayna, Santuario Histórico de Machu Picchu. Tesis para optar el título de Biólogo. Facultad de Ciencias Biológicas, UNSAAC, Cusco.

Núñez P. 1992. Orchids in the Historic Sanctuary of Machu Picchu. *Selbyana* 13:159-160

Plan Maestro de la Reserva Comunal Amarakaeri 2008-2012. MINAM. 2008.

Rogalski, J. M. & Zanin, E. M. 2003. Composição florística de epífitos vasculares no estreito de Augusto César, Floresta Estacional Decidual do Rio Uruguai, RS, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 26: 551-556.

Schuettpelz Trapnell D. 2006. Exceptional Epiphyte Diversity on a Single Tree in Costa Rica. *Selbyana*. 27, (1): 65–71.

Schweinfurth, C. 1959. Orchids of Peru. *Fieldiana: Botany* 30: 261-531.

Schweinfurth, C. 1960. Orchids of Peru. *Fieldiana: Botany* 30: 586-787.

Schweinfurth, C. 1961. Orchids of Peru. *Fieldiana: Botany* 30: 787-1026.

Schweinfurth, C. 1958. Orchids of Peru. *Fieldiana: Botany* 30: 1-260.

Zelenko, H., P. Bermúdez. 2008. Orchids, Species of Perú. ZAI publications, Quito, Ecuador.

# Autocorrelación de crecimiento y respuesta al raleo de rodales de *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) en el río Manu

Javier L. Dominguez<sup>1</sup>, Mark S. Ashton<sup>2</sup>, Bruce C. Larson<sup>3</sup>

## RESUMEN

El presente trabajo aborda dos cuestiones sobre el desarrollo de rodales de *Tessaria integrifolia*. En primer lugar, se examinará la autocorrelación entre el crecimiento de dos períodos consecutivos y se discutirá qué árboles tienen una mayor probabilidad de tener éxito en un rodal.

En segundo lugar, la respuesta en el crecimiento de *Tessaria* a tres regímenes de raleo diferentes será analizada y discutida. Se discutirá la respuesta de *Tessaria* a la apertura del espacio de crecimiento en sus rodales y cómo las inundaciones anuales y sus depósitos de sedimento modifican el desarrollo de los rodales de *Tessaria*.

---

<sup>1</sup> Consultor, deFaura, Inc. New York, NY.

<sup>2</sup> Morris K. Jesup Professor of Silviculture and Forest Ecology and Director of School Forests, Yale School of Forestry and Environmental Studies.

<sup>3</sup> Professor, FRBC Chair of Silviculture, University of British Columbia.

## ABSTRACT

The present paper deals with two issues about *Tessaria integrifolia* stand development. First, autocorrelation between the growths of two consecutive periods are examined. We discuss how growth in one period relates to the growth in the following one and which trees are most likely to succeed within a stand.

Second, the growth response of stands after three different thinning regimes are analyzed and discussed. We examine the response of *Tessaria* to the opening of growing space and how flood events impact the development of *Tessaria*'s stands.

## INTRODUCCIÓN

### Dinámica fluvial y sucesión primaria

La dinámica fluvial es la fuerza que impulsa los cambios en la sucesión de los bosques de inundación de la Amazonía. Durante la estación de lluvias, la energía cinética del río erosiona el bosque que se encuentra en el lado externo del meandro. Mientras la erosión tiene lugar en el margen externo del río, debido a que el agua fluye más rápido, en la orilla interna del meandro, el agua fluye a una velocidad inferior. A una velocidad más baja, la energía cinética del agua disminuye su capacidad para transportar sedimentos. Así, la orilla interna del meandro recibe la deposición de sedimentos. Estos sedimentos no son solo las partículas de suelo de meandros aguas arriba erosionado por el río, sino que también incluyen materiales ricos en minerales traídos desde las laderas de los Andes (Lamotte, 1990).

Durante cada estación seca, una playa desnuda de vegetación aparece en la orilla interna de un meandro. Ahí, un rodal mono específico de *Tessaria integrifolia* (COMPOSITAE: ASTERACEAE), de una sola cohorte (Oliver & Larson, 1990) y de la misma edad empieza su desarrollo. Esta es la etapa pionera de la sucesión primaria de vegetación (Spurr & Barnes, 1973) en la que *Tessaria* juega el papel principal. Los árboles de *Tessaria* que germinan y crecen en esos rodales no se regeneran por debajo de sus propias copas. Las semillas que tienen éxito serán aquellas que germinan en las playas desnudas río abajo y que son expuestas en la estación seca después de haber sido creadas por la deposición de sedimentos de la temporada de lluvias anterior.

El presente trabajo aborda dos cuestiones sobre el desarrollo de rodales de *Tessaria integrifolia*. En primer lugar, se examinará la autocorrelación entre el crecimiento de dos períodos consecutivos. ¿Se relaciona el crecimiento en un período con el crecimiento del siguiente periodo? ¿Cuáles son los árboles con más probabilidades de tener éxito en un rodal?

En segundo lugar, la respuesta en el crecimiento de *Tessaria* a tres regímenes de raleo diferentes será analizada y discutida. ¿Cuál es la respuesta de individuos de *Tessaria* a la apertura del espacio de crecimiento? ¿Siguen auto raleo? ¿Cómo modifican las inundaciones y sus depósitos de sedimento nuestra comprensión del desarrollo de los rodales de *Tessaria*?

### **Características generales de *Tessaria integrifolia***

*Tessaria integrifolia* es la especie pionera de la sucesión primaria de vegetación en las zonas ribereñas de la mayoría de los ríos (Kalliola *et al.*, 1987) y de los extremos de lagos (Kalliola *et al.*, 1988) de la cuenca del Amazonas. Crece en bosques sucesionales jóvenes en la zona externa de riberas con sedimento de ríos y de islas y no ha sido reportada en bosques sucesionales secundarios (Kalliola *et al.*, 1988).

La distribución de *Tessaria integrifolia* alcanza áreas ribereñas de las costas peruanas, sierra y selva aluvial (Ferreira, en Kalliola *et al.*, 1988), bosques de galería de Brasil, noreste de Venezuela y riberas de los ríos e islas del río Paraná en Argentina (Lossada *et al.*, 1969). *Tessaria* crece en elevaciones cerca del nivel del mar hasta 2,300 msnm. a orillas del río Marañón.

*Tessaria* es una heliófita bien adaptada para germinar cuando sus semillas son expuestas a las altas temperaturas de la playa desnuda. Después de su establecimiento en una playa por más de una temporada de lluvias, es probable que *Tessaria* sobreviva otras inundaciones y la consecuente sedimentación gracias a sus características raíces adventicias.

### **ÁREA DE ESTUDIO**

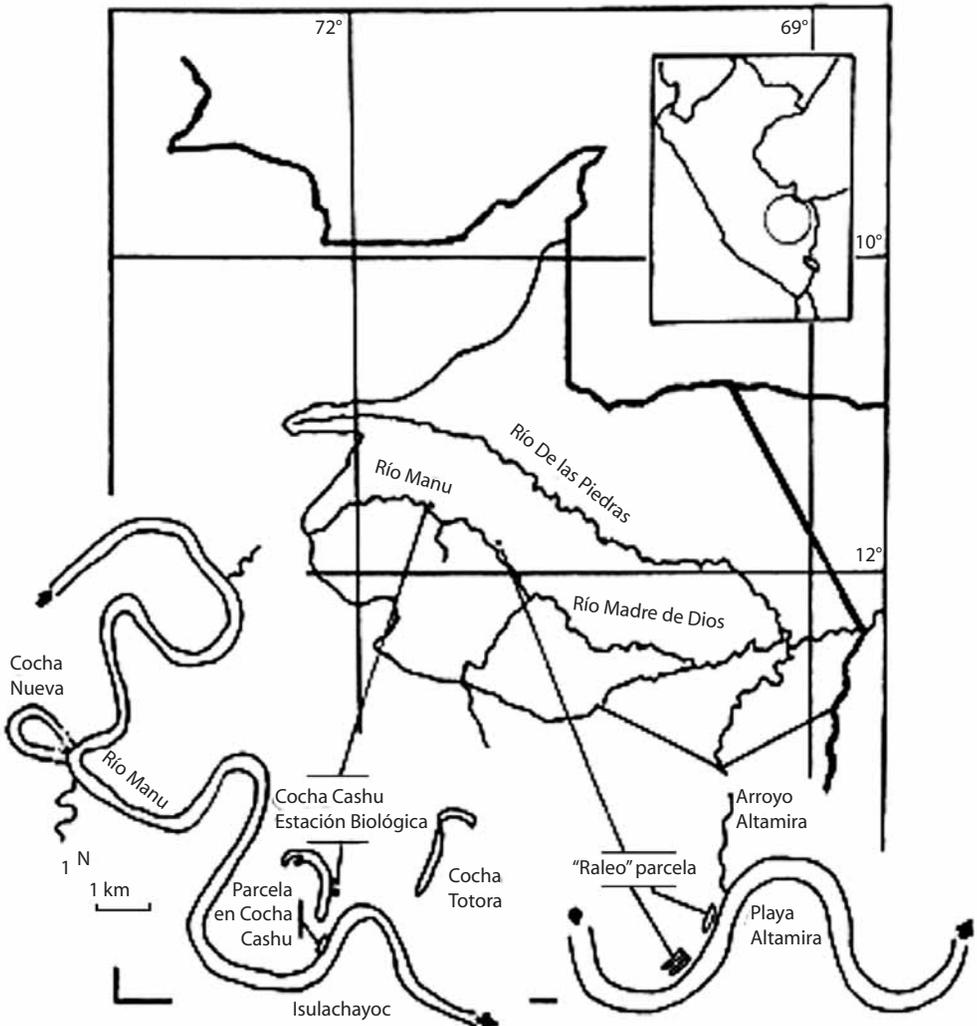
El sitio de estudio se encuentra en la reserva de Biosfera del Manu (UNESCO, 1977), Madre de Dios, Perú. Las parcelas fueron establecidas dentro de la provincia biogeográfica amazónica subtropical (CDC-Perú, 1986).

ONERN (1976) clasifica el área como bosque húmedo subtropical, pero los datos climáticos de la Estación Biológica Cocha Cashu (EBCC) no admiten esta clasificación. Los datos de la EBCC sugieren que el área es un bosque

húmedo tropical según el sistema de zonas de vida de Holdridge (Flores, 1990). La temperatura media anual es de 24.1 °C (Terborgh, 1983). La variación de la temperatura oscila entre 20 y 30 °C, y la diferencia entre los meses fríos (mayo-agosto) y los meses cálidos (septiembre-noviembre) es solo de aproximadamente cuatro grados centígrados. Las temperaturas extremas son 8°C para el mínimo y 30°C para el máximo (Kalliola *et al.*, 1987).

## Descripción de las parcelas

**Figura 1.** Sitio de Estudio: Río Manu, Perú.



La parcela en Cocha Cashu está situada a 500 metros de la estación biológica en una playa en el margen izquierdo del río Manu, 71°25'15" oeste y 11°53'20" sur. La parcela se estableció contando los primero 100 fustes de *Tessaria* en un dique, empezando por la boca de un pequeño riachuelo que viene de Cocha Cashu (**Figura 1**). El dique se formó con limos depositados por el río durante la época de lluvias de 1986-87 (Flores, comunicación personal). En ese rodal, *Tessaria* crece mezclado con *Cecropia membranacea* y ocupa la primera línea del dique con *Cecropia* detrás de ella, como en el patrón de sucesión ribereña examinado por Kalliola *et al.* (1987) y Terborgh (1983). En el momento en que se estableció la parcela, algunas coronas de *Cecropia* compartían el dosel con *Tessaria*, mientras otros *Cecropia* fueron surgiendo o creciendo por debajo del dosel. En este rodal se encontraron al menos tres especies de lianas en los fustes de *Tessaria*: *Mesochites trifida* (APOCYNACEA), *Cissus sicyoides* y *C. microcarpa* (VITACEA).

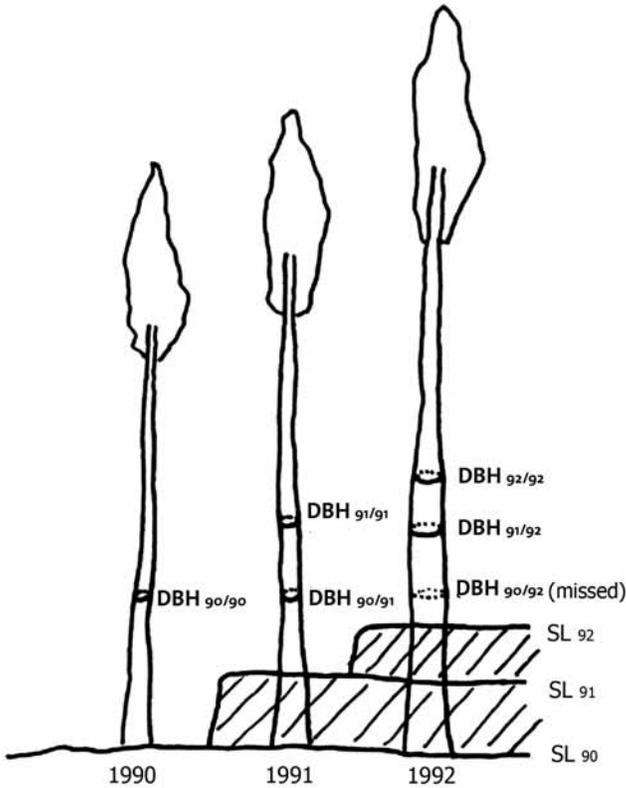
El experimento de raleo se realizó en la playa inmediatamente aguas arriba de la playa de Altamira (**Figura 1**). Esta playa está situada en la margen izquierda del río Manu, 71°10' oeste y 10°01'50" sur. Es una playa amplia, perteneciente a la sección inferior del río. La franja de *Tessaria* tenía aproximadamente 500 metros de largo y 70 metros en su anchura máxima. La playa fue objeto de sedimentación durante la inundación de 1990-91. Esto fue evidente, ya que no había ninguna vegetación de sotobosque por debajo de la cubierta formada por las coronas de *Tessaria*. En la época de lluvias de 1991-92 las inundaciones cubrieron los fustes hasta 2 metros de altura. Sin embargo, no hubo pruebas de deposición de sedimentos (Flores, comunicación personal; y observación personal).

## MÉTODOS

### Colección de datos

Durante este estudio, dos inundaciones trajeron depósitos de sedimentos en las parcelas de *Tessaria integrifolia* en la playa de la Estación Biológica de Cocha Cashu. El cambio en los niveles del suelo obligó a medir los árboles de acuerdo a las nuevas posiciones relativas. A lo largo de este documento se utilizará la siguiente notación para indicar el parámetro en referencia, y en qué momento se tomó la medición. Parámetro<sub>A/B</sub> significa una medida de la variable "Parámetro" sobre el nivel del suelo A en el año B. Por ejemplo, DAP<sub>90/92</sub> es el diámetro a la altura del pecho del nivel del suelo en el año 1990 en 1992.

Consulte la **Figura 2** para obtener una ayuda visual en el uso de esta notación.



**Figura 2.** Notación adoptada para describir las mediciones basadas en los distintos niveles de depósitos.

### Parcela de Cocha Cashu

Las mediciones se realizaron una vez al año para cada árbol dentro de la parcela en tres años consecutivos (octubre de 1990, agosto de 1991 y septiembre de 1992.) La circunferencia a la altura del pecho (CAP) fue medida al milímetro más cercano con una cinta métrica. La altura de medición (1.30 m) fue pintada de color amarillo para localizarlo si se producía sedimentación. Un número fue asignado a cada árbol y pintado con amarillo por encima de la marca de CAP.

También se midió la altura total utilizando un palo marcado para los árboles más pequeños, y estimando la altura de los árboles más altos comparándolo con árboles ya medidos. La precisión de la medición de la altura fue el decímetro más cercano.

Después de 10 meses, la parcela fue medida nuevamente. Limos y otros sedimentos fueron depositados en la parcela después de las inundaciones de la temporada de lluvias (1990-91). Debido a estos depósitos, las marcas amarillas en la circunferencia a la altura del pecho cambiaron su posición relativa al suelo a una menor. Se midió la circunferencia a la altura del pecho de 1990 (CAP90/91) y su nueva altura respecto al suelo. Se midió una nueva CAP (o CAP91/91) y su altura fue pintada de amarillo. Se registró los individuos muertos y los fustes desaparecidos.

En 1992 la parcela fue medida nuevamente. Nuevos sedimentos fueron depositados después de las inundaciones de la temporada de lluvias (1991-1992). Esta vez la CAP91 fue re-medida (CAP91/92), así como la altura de su nueva posición. La CAP92 fue medida a la nueva altura del pecho (CAP92/92). La CAP90/92 no fue medida. Nuevamente se registró los individuos muertos y los fustes desaparecidos. La **Figura 2** muestra un esquema de las mediciones de cada año.

### **Parcelas en la playa río arriba de Altamira**

Las parcelas en este sitio fueron establecidas en setiembre de 1991. Después de un primer estudio de la franja de *Tessaria* en la playa, se establecieron tres bloques para ejecutar el experimento de raleo (mostrados en la **Figura 1**). Se establecieron cinco parcelas para cada bloque. Se realizó un análisis de varianza ( $\alpha = 0.05$ ) de una submuestra de cada parcela para determinar si existía una parcela con diferente promedio del diámetro a la altura del pecho (DAP). Dos bloques tenían parcelas diferentes en DAP promedio. Se establecieron nuevas parcelas para reemplazar estas para que el DAP promedio dentro de los bloques fuera el mismo. Después de este ejercicio, las cinco parcelas para cada bloque no tuvieron diferencias significativas en DAP promedio. El DAP promedio entre bloques fue significativamente diferente ( $\alpha = 0.05$ ).

Los rodales de *Tessaria* antes del raleo estuvieron en la etapa de desarrollo de exclusión de fustes. Las copas se encontraban bastante juntas y las ramas inferiores muertas. Algunas cañas de *Gynerium sagittatum* crecían debajo de las copas de *Tessaria* en el bloque II, y una plántula de *Cedrela odorata* fue encontrada en el bloque II. No hubo evidencia de *Cecropia membranacea* establecida bajo la *Tessaria*.

Cuatro tratamientos y un control fueron asignados al azar y aplicados uno a cada bloque. Los tratamientos fueron:

- i) eliminación del 50% del área basal,
- ii) eliminación de 60% del área basal,
- iii) eliminación de 70% del área basal y
- iv) eliminación del 100% del área basal, o clara.

Un raleo bajo fue aplicado a cada parcela. Los árboles en la parcela central fueron marcados y pintados con una franja amarilla. Las parcelas fueron medidas seis y ocho meses después del raleo.

### Análisis de datos

Los datos fueron analizados usando QPRO y SYSTAT. Los diámetros a la altura del pecho (DAP) y el área basal (AB) fueron calculados usando la CAP.

La biomasa seca del fuste fue calculada utilizando una ecuación de regresión (Domínguez, datos no publicados). La ecuación de regresión es:

$$BSF = \exp(a + b \cdot \ln(DAP) + \sigma/2) \quad (1)$$

Donde:

BSF = Biomasa seca del fuste.

a y b = constantes (a=3.019412; b=2.903476)

DAP = Diámetro a la altura del pecho

$\sigma$  = desviación standard ( $\sigma=0.031152421$ )

El término  $\sigma/2$  se agrega a la ecuación para compensar el hecho de que el antilogaritmo de la ecuación  $\ln(BSF) = f(DAP)$  dará la media geométrica de BSF y no la media aritmética (Baskerville, 1972).

### Autocorrelación

Debido a que el DAP<sub>90</sub> (DAP<sub>90/92</sub>) no fue medido en 1992, se calculó en dos formas diferentes: (i) usando una función de forma cónica (Avery & Burkhart, 1983; Kozak *et al.*, 1969); y (ii) utilizando la proporción de incremento del DAP<sub>91</sub> para 1991-92 (DAP<sub>90/92</sub> = DAP<sub>91/92</sub>/DAP<sub>91/91</sub> \* DAP<sub>90/91</sub>). La BSF<sub>90/92</sub> se calculó mediante la relación de incremento de la biomasa seca por encima del nivel del suelo de 1991 (NS<sub>91</sub>) en 1991 y 1992 (BSF<sub>90/92</sub> = BSF<sub>91/92</sub>/BSF<sub>91/91</sub> \* BSF<sub>90/91</sub>), y el DAP<sub>90/92</sub> se calculó con la función de la forma cónica.

El diámetro a la altura del pecho, el área basal y los incrementos de biomasa seca del fuste fueron calculados para los 47 individuos que sobrevivieron durante los dos años de observación. Una serie de incrementos del diámetro a la altura

de pecho, el área basal y la biomasa seca del fuste fue calculada para el primer período del estudio (1990-91). Dos series de incrementos de diámetro y área basal fueron calculados utilizando la proporción de incremento y estimaciones de la forma cónica de la función de  $DAP_{90/92}$  para el segundo período del estudio (1991-92). Se realizó análisis de correlación y regresión para una combinación del conjunto de los incrementos del primer período y los dos conjuntos de incrementos del segundo período.

## Raleo

Se calculó la biomasa seca del fuste promedio (BSFP) y el número de árboles por hectárea (APH) para doce parcelas del experimento de raleo antes de aplicar los tratamientos y dos parcelas en dos periodos diferentes (la parcela en Cocha Cashu y una parcela en Isulachayoc, ver Domínguez, 1992). La BSFP y el APH de las parcelas fueron graficados en un diagrama de doble escala logarítmica y una línea con una pendiente de  $-3/2$  se colocó justo por encima de la parcela más externa. La densidad relativa (DR) fue calculada para cada una de las parcelas, como se describe en Larson et al. (1992). Se realizó una regresión de los incrementos en la BSF registradas por las parcelas después de un período de ocho meses contra la BSFP y el DR.

Otro análisis de regresión múltiple fue realizado mediante la alternativa gradual (Stepwise) disponible en SYSTAT. Esta vez, los incrementos en la BSF fueron calculados en regresión contra la DD, la BSFP, el tratamiento (expresado como un porcentaje del resto del área basal), la BSF inicial, el AB promedio, y el AB inicial. Para visualizar esta segunda relación encontrada para el incremento de la BSF se trazó un gráfico de superficie 3D utilizando SURFER en un PC.

## RESULTADOS

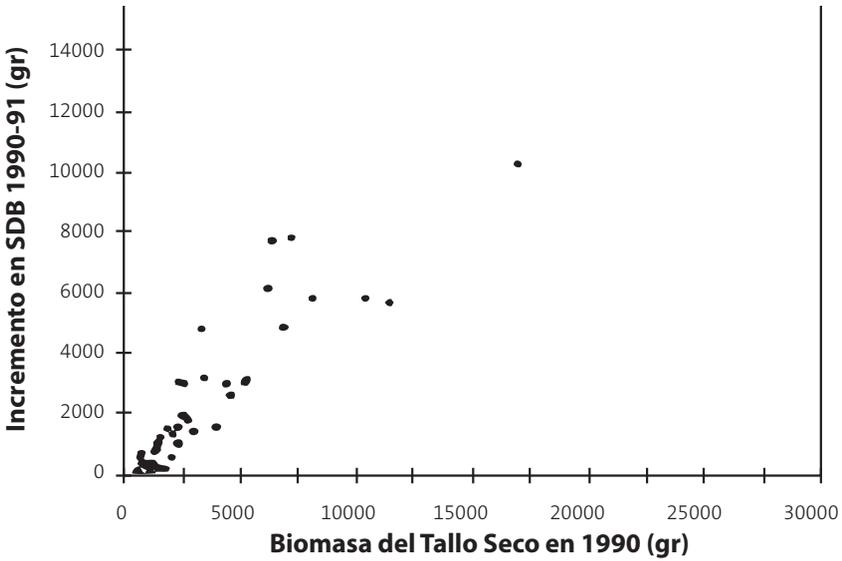
Los resultados del análisis de correlación y regresión de incrementos en el DAP, AB y BSF para los dos períodos medidos y los dos cálculos para  $DAP_{90/92}$ , se muestran en la **Tabla 1**. Observe cómo el coeficiente R y la pendiente son sistemáticamente mayores para cada parámetro (DAP, AB, BSF) cuando se utiliza los parámetros calculados para  $DAP_{90/92}$  con el coeficiente de incremento, en lugar de la función de la forma cónica. El coeficiente de R y la pendiente son consistentemente más grandes cuando los incrementos son de una, dos y tres dimensiones (DAP, AB y BSF respectivamente). Los errores estándar siempre son más grandes para los parámetros calculados con el  $DAP_{90/92}$  obtenido con la función de la forma cónica.

**Tabla 1.** Análisis de correlación y regresión de incrementos para los dos períodos de estudio.

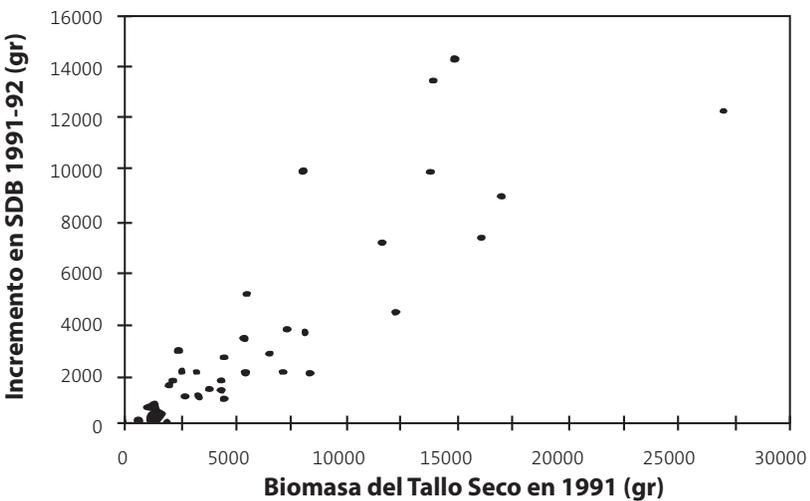
	<i>Multiple R</i>	<i>R Sq.</i>	<i>Adj. R Sq.</i>	<i>Std error</i>	<i>Slope</i>
Incremento DAP (Func F Con)	0.65483	0.42880	0.41582	0.54929	0.7906
Incremento DAP (Inc. Ratio)	0.83399	0.69553	0.68861	0.35833	0.8997
Incremento AB (Func F Con)	0.74610	0.55667	0.54660	7.84159	1.0250
Incremento AB (Inc. Ratio)	0.91240	0.83248	0.82867	4.59548	1.1950
Incremento BSF (Func F Con)	0.76414	0.58391	0.57446	2492.94747	1.1870
Incremento BSF (Inc. Ratio)	0.93415	0.87263	0.86974	1362.95264	1.4340

Las **Figuras 3a** y **3b** (página siguiente) muestran la relación entre la biomasa seca del fuste y los incrementos logrados en los períodos 1990-91 y 1991-92, respectivamente. La escala es la misma en ambas figuras para ayudar a las comparaciones. Se puede notar cómo los árboles más pequeños crecen menos que los más grandes, y cómo el crecimiento se distribuye más desigual para las clases de biomasa seca del fuste más grandes.

**Figura 3a.** Incrementos en Biomasa Seca del Fuste ( $\Delta$ BSF) graficada contra la Biomasa Seca del Fuste para el primer período de crecimiento estudiado (1990-91).



**Figura 3b.** Incrementos en Biomasa Seca del Fuste ( $\Delta$ BSF) graficada contra la Biomasa Seca del Fuste para el segundo período de crecimiento estudiado (1991-92).



## Raleo

No hubo ninguna deposición de sedimentos significativa entre el raleo y la remediación de las parcelas. Sólo un individuo murió después de este período. El análisis de varianza de dos vías realizada para incrementos en BSF no fue significativo ( $\alpha = 0.05$ ) para tratamientos y bloques. Se realizó un Anova similar para incrementos en AB, pero tampoco fue significativo ( $\alpha = 0.05$ ) para tratamientos y bloques.

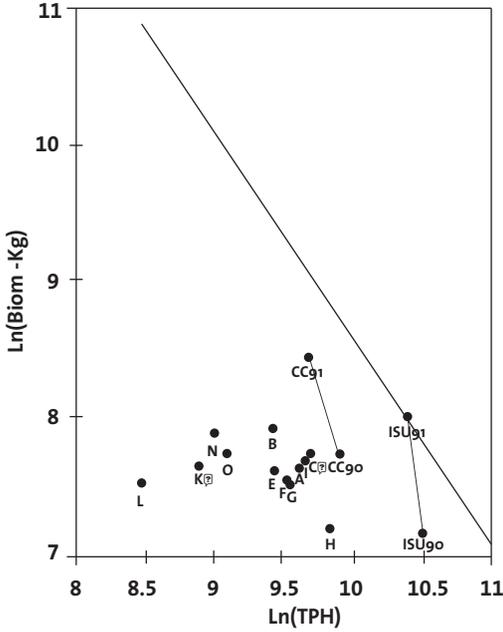
El BSF promedio (BSFP) de las parcelas fue graficado contra su densidad (árboles por hectárea o APH) en una doble escala logarítmica en la **Figura 4**. Una regresión de BSFP contra APH dio un mal ajuste ( $R = 0.083578$ ) con una pendiente de  $-0,18$  ( $P < 0.75798$ ). Esta línea tiene una inclinación mucho menor a la línea teórica de la regla de autoraleo, que tiene una pendiente de  $-3/2$  (White y Harper, 1970). La densidad relativa (DR) fue calculada a partir de una línea de  $-3/2$  de pendiente situado justo encima de la parcela más externa.

La regresión múltiple del incremento en BSF contra la DR y la BSFP fue significativa ( $P < 0,026$ ) con un R cuadrado de 0.557. La BSFP y el ABP explicaron mejor el incremento en la BSF cuando la segunda se realizó utilizando la alternativa Stepwise de regresión múltiple. Esta vez, la DR, el tratamiento, la BSF inicial y el AB inicial no fueron significativos. Esta segunda regresión fue significativa ( $P < 0,014$ ). La **Tabla 2** presenta los datos para estos dos análisis de regresión. Un gráfico de superficie de incrementos en BSF como una función de BSFP y ABP es mostrado en la **Figura 5**.

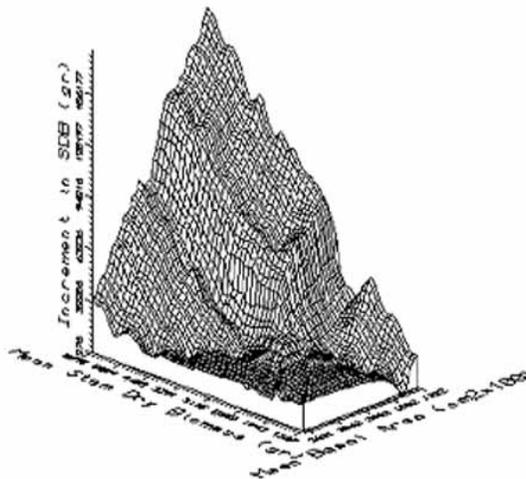
**Tabla 2.** Análisis de regresión múltiple para el incremento de la Biomasa del Tallo seco (BSF), Densidad Relativa (DR), promedio de BSF, y media de la zona basal (BA).

Regresión Múltiple INC-BSF = f(DR, BSFP)			
R Múltiple	R <sup>2</sup>	R <sup>2</sup> Ajustado	Error Standard
0.746	0.557	0.458	5365.185
Variable	Coefficiente	Error Std	P(2Tail)
Constante	2548.340	6092.514	0.686
RD	38985.757	17088.641	0.048
BSFP	3.248	1.130	0.018

**Figure 4.** La BSF promedio como una función de árboles por hectárea o APH en doble escala logarítmica.



**Figura 5.** Incrementos en BSF como una función de BSFP y BAP.



## DISCUSIÓN

### Autocorrelación

La función de forma cónica hizo un rendimiento inferior en la estimación de  $DAP_{90/92}$  porque no era consistente con el logro individual de los árboles. Las diferencias medidas entre  $DAP_{91/92}$  y  $DAP_{91/91}$  dieron siempre incrementos positivos. Sin embargo, algunos  $DAP_{90/92}$  calculados con la función de forma cónica fueron menores que el  $DAP_{90/91}$  y sugirieron incrementos negativos en el segundo período. El uso de la razón del incremento de  $DAP_{90/92}$  ( $DAP_{91/92}/DAP_{91/92} * DAP_{90/91}$ ) y la  $BSF_{90/92}$  ( $BSF_{91/92}/BSF_{91/92} * BSF_{90/91}$ ) aseguró que los incrementos fueran siempre positivos y proporcional al incremento de diámetro en la sección medida (1.30 m del nivel del suelo en 1991). Esto sería verdadero sólo si el aumento en porcentaje para cada sección del fuste (o al menos la mitad inferior del mismo) fuesen constantes. Esta suposición fue tomada y el resultado proporcionó una aproximación más cercana al  $DAP_{90/92}$ , lo cual es coherente con la tendencia de crecimiento de los individuos.

Incluso en ausencia de una medida del  $DAP_{90/92}$  y su necesaria estimación usando dos métodos diferentes, los datos mostrados en la **Tabla 1** sugieren una alta correlación entre el crecimiento en un período de tiempo y el período inmediato. Los individuos que crecieron mal en el primer período de medición tuvieron un desempeño pobre en la siguiente, mientras que aquellos individuos que lograron mejores incrementos lo hicieron igualmente bien el período siguiente. Las **Figuras 3a** y **3b** muestran que los árboles más pequeños lograron poco crecimiento, mientras que los grandes obtuvieron más biomasa.

El rodal en Cocha Cashu tenía aproximadamente cuatro años en 1990. Se encontró que el incremento del diámetro estaba en una etapa de desaceleración, el incremento en el área basal era constante y comenzando a declinar, mientras que el incremento de la biomasa estaba todavía en una fase exponencial (ver pendientes en la **Tabla 1**). El rodal desarrolló a una etapa madura en la que algunos pequeños árboles mueren mientras que otros árboles pequeños (incluso en las clases bajas de DAP) siguen creciendo.

Las condiciones del rodal fueron cambiando durante los dos periodos de estudio debido a la mortalidad de algunos fustes de *Tessaria* y la competencia con *Cecropia*. Ninguna perturbación abrupta que pudo haber cambiado la condición del rodal (por ej. posición vertical entre las coronas?), especialmente para los fustes pequeños que crecen lentamente, ocurrió durante estos periodos. Esto es evidenciado por la alta correlación entre el crecimiento en un período y el crecimiento en el siguiente.

Durante el segundo período de estudio, los árboles más pequeños crecieron en DAP a un ritmo más lento que el primero. ¿Cómo responderían los fustes pequeños de *Tessaria* a la liberación y apertura del espacio de crecimiento? Si los fustes pequeños de *Tessaria* son liberados tendrían más probabilidad de éxito e incluso de aumento en su tasa de crecimiento. Sin embargo, es importante considerar también el nivel del suelo en el sitio. Un nivel más alto del suelo en relación con el río es un nivel más cercano al del bosque sucesional tardío situado muy por detrás de la franja de *Tessaria*. El nuevo nivel del suelo en el sitio implica una estabilidad relativa superior, o en otras palabras, menos deposiciones de sedimento a niveles extremos en el futuro. Esta etapa en el proceso dinámico del río da oportunidad a otras especies que, incapaces de competir con la ventaja relativa de *Tessaria* de poder sobrevivir la acumulación de depósitos, podrían establecerse y competir por el espacio de crecimiento del sitio. La liberación del espacio de crecimiento de los árboles pequeños de *Tessaria* puede dar más ventaja a estas otras especies haciendo más rápida la sucesión de vegetación, avanzándola a nuevas etapas (es decir, un bosque de *Ficus-Cedrela* - ver Flores, 1990; Kalliola *et al.*, 1987; y Terborgh, 1983).

La liberación o raleo de los fustes de *Tessaria* con fines comerciales sería más efectiva para los individuos más grandes y que exhiben crecimientos más rápidos que crecerían lo suficiente como para ser cosechados antes de que sean superados por las especies de relevo que siguen en la sucesión. Debido a la corta vida de *Tessaria*, un tiempo adecuado y la intensidad de raleo no sólo pueden maximizar su crecimiento por unidad de superficie, sino también pueden proporcionar el mejor ambiente para la especie comercialmente deseada que viene más adelante en la sucesión, como es *Cedrela odorata*.

## Raleo

Un análisis de varianza (Anova) fue considerado primero como el diseño estadístico para el experimento de raleo. Sin embargo, los incrementos en biomasa seca del fuste tuvieron diferentes tendencias en al menos uno de los bloques. Ni el efecto del tratamiento (como la reducción de un porcentaje de área basal), ni el efecto de bloque mostraron diferencias en el incremento promedio de la BSF. A continuación, se utilizó el índice de densidad relativa para explicar la cantidad de espacio disponible en el rodal (Larson *et al.*, 1992) no explicada por los efectos de tratamiento o de bloque. Una línea de 'tamaño máximo-densidad' aplicable a los rodales de cualquier edad o lugar fue necesaria para calcular el índice de densidad relativa (DR) (Larson *et al.*, 1992). Los datos de la parcela no mantienen dicha línea. No sólo la pendiente estaba lejos de ser  $-3/2$  sino que el análisis de varianza para la línea no fue significativo.

¿Por qué, aunque las parcelas fueron (consideradas) en un proceso de autoraleo, no existió ningún ajuste a la “ley de autoraleo a la potencia de  $-3/2$ ”? La respuesta puede atribuirse a la deposición de sedimentos en las parcelas. La historia de la sedimentación en las parcelas es desconocida. Los depósitos de sedimentos cubren los fustes en el rodal llevando a una subestimación de la biomasa promedio por parcela. Una intensidad diferente de los procesos de deposición en cada parcela produciría un sesgo al azar, agravando así el error. Otra explicación para el bajo ajuste de las parcelas a una línea de ‘tamaño-densidad’ puede ser la posible mortalidad inducida por inundaciones y no por competencia inter-específica.

Forzar una línea con una pendiente de  $-3/2$  justo por encima de la parcela más externa en la **Figura 4** subestima las densidades relativas de las parcelas. Este sesgo no es constante porque la línea está trazada en una doble escala logarítmica. A pesar de estos problemas, la DR parece ser significativa al explicar los incrementos de la BSF ( $P < 0.048$ ). El coeficiente de DR en ese análisis de regresión es positivo, que es lo contrario a lo que se esperaba. La relación entre crecimiento y densidad relativa debe ser negativa (menos individuos en el rodal implica más espacio de crecimiento disponible y una mayor tasa de crecimiento). Los depósitos de sedimentos hacen inaplicable el concepto de un índice de densidad relativa al manejo de *Tessaria integrifolia*.

El segundo análisis de regresión (usando el método Stepwise) no incluyó la DR, así como el AB inicial, la BSF inicial y tratamiento como variables explicativas para el incremento en la BSF de las parcelas. Esta vez la BSFP y el ABP pueden utilizarse como variables explicativas/predictoras del crecimiento del rodal. La diferencia en signo de las dos pendientes plantea la cuestión de si maximizar el incremento en la BSF es un compromiso entre una gran biomasa seca promedio y una pequeña área basal. La **Figura 5** muestra cómo aumentan los incrementos en la BSF a medida que uno va a la izquierda del eje BSFP (números más grandes) y a la derecha del eje ABP (números más bajos).

Para maximizar el incremento en la BSFP de los individuos de *Tessaria integrifolia* en un rodal, hay que maximizar la siguiente expresión:

$$\Delta BSF = a + b \cdot BSFP + c \cdot ABP \quad (2)$$

Donde a, b y c son constantes (véase la **Tabla 2**), y las demás variables son ya conocidas. También sabemos que:

$$ABP = 1/n * \Sigma(DAP^2 * \omega/4) \quad (3)$$

y de (1)

$$BSFP = 1/n * \Sigma\{\exp[d + f * \text{Ln}(DAP)]\} \quad (4)$$

Donde:

$d = (a + \sigma/2)$  y  $f = (b)$  de (1), y  $n =$  número de fustes.

De (3) y (4) en (2) obtenemos finalmente:

$$\Delta BSF = a + b * \exp(d)/n * \Sigma(DAP^f) + c * \omega/4n * \Sigma(DAP^2) \quad (5)$$

Para maximizar el crecimiento de la biomasa de un rodal de *Tessaria integrifolia*, hay que maximizar la expresión (5). La maximización de tal función puede resolverse mediante programación lineal. El incremento esperado en BSF para un rodal determinado puede calcularse, corrigiendo para el tamaño de la parcela, de la manera siguiente:

$$E[\Delta BSF] = S/s * [a + b * \exp(d)/n * \Sigma(DAP^f) + c * \omega/4n * \Sigma(DAP^2)] \quad (6)$$

Donde:

$S =$  área del rodal, y  $s =$  área de la parcela (0.005 ha).

## CONCLUSIONES

Existe una alta correlación entre el crecimiento en un período de tiempo y en el inmediato siguiente. Además, existe una alta correlación entre el tamaño de los árboles y el tamaño de los incrementos de biomasa. “*Los ricos se hacen más ricos y los pobres más pobres...*” de manera constante si la disponibilidad relativa del espacio de crecimiento no cambia.

Los depósitos de sedimentos hacen inaplicable el concepto de un índice de densidad relativa al manejo de *Tessaria integrifolia*. Con una historia de deposición de sedimentos desconocida en un rodal, la biomasa seca del fuste promedio y el área basal promedio explicó sólo el 61,5% del crecimiento de la biomasa seca del fuste en las parcelas estudiadas. La maximización de la siguiente expresión es una guía para el manejo de *Tessaria integrifolia* para la producción de biomasa:

$$\Delta BSF = 53070.988 + 784.052/n * \Sigma(DAP^{2.903476}) - 4973.491/n * \Sigma(DAP^2)$$

Donde:

$n =$  número de fustes.

## AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a la Dirección General de Forestal y de Fauna, Ministerio de Agricultura, Peru, por los permisos extendidos para conducir el estudio en el Parque Nacional del Manu y en la Zona Reservada de Manu; a Ricardo Sánchez, Viviana Horna, Fernando Cornejo, Humberto Zorrilla, y César Flores por ayudarme en la colección de datos en el campo cuando estuve ausente; a Boris Gómez de Manu Nature Tours por su amabilidad en permitirme el uso de sus instalaciones y logística en Manu; a César Flores; y a Heidi Asbjørnsen y Mirei Endara por sus comentarios y revisión de este manuscrito. Este estudio fue financiado por una beca del WWF a través del Dr. John Terborgh del Centro para Conservación Tropical de la Universidad de Duke.

## LITERATURA

- Ashton, P.M.S., J.S. Lowe & B.C. Larson. 1989. Thinning and spacing guidelines for Blue mahoe (*Hibiscus elatus Sm.*). *Journal of Tropical Forest Science* 2(1): 37-47.
- Avery, T.E. & H.E. Burkhart. 1983. *Forest measurements*. McGraw-Hill. 331 pp.
- Baskerville, G.L. 1972. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 2: 49-53
- CDC-Perú. 1986. *Ecosistemas Críticos en el Perú. Recomendaciones al World Resources Institute (WRI)*. Separata.
- Dean, T.J. & J.N. Long. 1985. Response of self-thinning to artificially reduced levels of leaf area in monocultures of *Trifolium pratense*. *Annals of Botany*, 55: 361-366.
- Dominguez, J.L. 1992. Age and flood influences in the growth of *Tessaria integrifolia* (Asteraceae). No publicado.
- Flores, C.F. 1990. Caracterización de briznales de *Cedrela odorata* en las áreas inundables aldeañas a Cocha Cashu, Río Manu. Thesis Forestry Engineer. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima. 127 pp.
- Flores, C.F. 1993. Autocorrelation of growth and mortality in a natural stand of *Cedrela odorata* L.: the tragedy of the rich getting richer and the poor dying. Yale School of Forestry & Environmental studies. No publicado.
- Ford, E.D. 1975. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. *Journal of Ecology*, 63: 311-333.
- Kalliola, R, J. Salo & Y. Makinen. 1987. Regeneración natural de selvas en la amazonia peruana 1: Dinamica fluvial y sucesión ribereña. *Memorias del Museo de Historia Natural Javier Prado No.19A*. 102 pp.
- Kalliola, R, Y. Makinen & J. Salo. 1988. Regeneración natural de selvas en la amazonia peruana 2: Autoecología de algunas especies sucesionales. *Memorias del Museo de Historia Natural Javier Prado No.19B*. 54 pp.

- Kozak, A., D.D. Munro & J.H.G. Smith. 1969. Taper functions and their application in forest inventory. *The Forestry Chronicle*, 278-283.
- Lamotte, S. 1990. Fluvial dynamics and succession in the lower Ucayali river basin, Peruvian Amazonia. *Forest Ecology and Management*, 33/34: 141-156.
- Larson, B.C., A.L. Horne & V.K. Mishra. 1992. Using a relative density index for managing stands of eastern White Pine (*Pinus strobus*). *Indian Journal of Forestry*, 15(2): 97-102.
- Long, J.N. & F.W. Smith. 1984. Relation between size and density in developing stands: a description and possible mechanisms. *Forest Ecology and Management*, 7: 191-206.
- Lossada, A., H. Gauto Y J. Kowalkowski. 1969. Pastas experimentales mecánicas y semiquímicas de "Aliso de río" (*Tessaria integrifolia*). Asociación de Técnicos de la Industria Papelera y Celulósica de Argentina. 36 pp.
- Lossada, A., E. Matta y E. Contreras. 1975. Evaluación tecnológica de especies forestales espontáneas en islas del Paraná Medio, aplicables a papel prensa. Laboratorio Tecnológico de la Facultad de Ingeniería Química. Univ. Nac. del Litoral. Santa Fe. En: Trabajos técnicos XI convención de *Atípa*. Bs.Aires. 529-632.
- Mohler, C.L., P.L. Marks & D.G. Sprugel. 1978. Stand structure and allometry of trees during the self-thinning of pure stands. *Journal of Ecology*, 66: 599-614.
- Oliver, C. & B. Larson. 1990. *Forest Stand Dynamics*. Biological Resources Management Series. 467 pp.
- Oner. 1972. Inventario, Evaluación e Integración de los Recursos Naturales de la Zona de los Ríos Inambari y Madre de Dios. Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales.
- Oner. 1976. Mapa Ecológico del Perú. Memoria explicativa. 196 pp.
- Smith, D.M. 1986. *The Practice of Silviculture*. John Wiley & Sons. 527 pp.
- Sokal, R. & F. Rohlf. 1981. *Biometry*. Sec. Ed. 859 pp.
- Spurr, S.H. & B.V. Barnes. 1973. *Forest Ecology*. Sec. Ed. Ronald. 571 pp.
- Terborgh, J. 1983. *Five New World Primates. A Study in Comparative Ecology*. Princeton University Press. 260 pp.
- Westoby, M. & J. Howell. 1982. Self-thinning in *Trifolium subterraneum* populations transferred between full daylight and shade. *Journal of Ecology*, 70: 615-621.
- White, J. & J.L. Harper. 1970. Correlated changes in plant size and number in plant populations. *Journal of Ecology*, 58: 467-485.



# El impacto de desfaunación sobre la regeneración del bosque en la cuenca del Río Madre de Dios: resultados preliminares de un estudio de largo plazo

Varun Swamy, John W. Terborgh, Patricia Álvarez-Loayza, Fernando Cornejo-Valverde, Jean Paul Latorre Farfan, César I.A. Vela Apaza, Juan J. Chillihuani Coronado.

## RESUMEN

Con el motivo de establecer un estudio de los efectos de la caza de vertebrados frugívoros sobre la dispersión de semillas y la regeneración del bosque por el largo plazo en la cuenca del río Madre de Dios, realizamos el diseño descrito en detalle en la sección “métodos y materiales” para poder lograr los siguientes objetivos específicos:

- Examinar la distribución espacial de la caída de semillas de las especies de árboles más abundantes del dosel y sub-dosel del bosque.
- Examinar los patrones espaciales del reclutamiento de plantas juveniles de las especies de árboles más abundantes del dosel y sub-dosel del bosque.
- Examinar si la pérdida del servicio de dispersión de semillas por los vertebrados frugívoros grandes en sitios cazados cambia significativamente la distribución espacial de la lluvia de semillas de las especies de plantas que dependen mayormente en vertebrados frugívoros para dispersar sus semillas.

- Examinar si la distribución espacial aberrante de la lluvia de semillas en sitios cazados resulta en patrones aberrante de distribución espacial, composición de especies y tasas de mortalidad de plantas juveniles, relacionado al modo de dispersión de semillas.

Después de haber realizado las actividades descritas en los primeros cuatro años del proyecto, ahora tenemos establecido la base de un estudio de largo plazo. En los próximos meses y años, conseguiremos los datos necesarios para poder lograr los objetivos específicos del estudio. Al mismo tiempo, haremos análisis detallados con los datos colectados hasta al momento. Presentamos en este informe los resultados claves de los analices hechos hasta el momento.

## **ABSTRACT**

With the aim of establishing a study on the long-term effects of hunting of large frugivorous vertebrates on seed dispersal and forest regeneration in the Madre de Dios river basin, we implemented the study design described in detail in the “methods and materials” section, in order to achieve the following specific objectives:

- Examine the spatial distribution of seed rain of common canopy and sub-canopy tree species.
- Examine spatial patterns of sapling recruitment of common canopy and sub-canopy tree species.
- Examine if the loss of seed dispersal services provided by large frugivorous vertebrates in hunted sites produces a significant change in seed rain distribution of species that primarily depend on large frugivorous vertebrates for seed dispersal services.
- Examine if aberrant seed rain distributions in hunted sites produces aberrant recruitment patterns, species composition and mortality rates of saplings, in relation to dispersal mode.

After having completed the activities described in the first four years of the project, we now have established the basis for a long-term study. In the following months and years, we will obtain the data required to achieve the specific objectives of the study. At the same time, we will perform detailed analyses of existing data. In this report, we present the main results of analyses to date.

## INTRODUCCIÓN

En bosque tropicales, las interacciones entre la flora y la fauna son vitales para sostener ecosistemas y mantener biodiversidad porque los animales desempeñan papeles cruciales en cada paso de los procesos de la reproducción y del reclutamiento de las plantas, como: polinización, dispersión de semillas, depredación de semillas y plántulas, y crecimiento y maduración de plantas juveniles (Terborgh *et al.*, 2002). Por lo tanto, cualquier alteración inducida por humanos a la comunidad de fauna dentro de un ecosistema puede interrumpir los procesos que controlan la regeneración de su comunidad de plantas. Los bosques tropicales de la cuenca Amazónica son particularmente vulnerables a tales interrupciones debido a su alta diversidad de flora y fauna, tanto por el grado y la complejidad de las interacciones entre la flora y la fauna en estos ecosistemas (Redford, 1992). En los bosques amazónicos de la cuenca del río Madre de Dios en Perú, los primates grandes como el mono araña negro (*Ateles chamek*) y el mono choro (*Lagothrix lagothricha*) han sido identificados como los dispersores de semillas críticamente importantes, debido a sus altas densidades, rangos grandes, y dietas casi enteramente frugívoras que incluyen las frutas de una proporción significativa de las especies de árboles del dosel (Terborgh, 1983; Andresen, 1999). Otros dispersores vertebrados importantes de los árboles del dosel con frutos carnosos incluyen los monos capuchino (*Cebus* spp.), y las aves grandes como las pavas (*Penelope*, *Aburria* y *Pipile* spp.) y los trompeteros (*Psophia* spp.).

Estudios de largo plazo realizados a la Estación Biológica Cocha Cashu en el Parque Nacional del Manu muestran de forma concluyente que los vertebrados grandes que dispersan semillas juegan un rol determinante en el proceso de regeneración del bosque (Terborgh *et al.*, 2002). Esta conclusión sale de la observación de que más de 99% de los plantones que aparecen en el sotobosque está ubicado lejos del adulto de la misma especie. Esta observación indica que semillas exitosas (los que producen plantas juveniles) son aquellas que están dispersadas fuera de la vecindad de su árbol madre. Las semillas que caen más cerca al árbol madre tienen éxito casi nulo, debido a las acciones de depredadores de semillas, herbívoros que comen al follaje de plántulas, y enfermedades (Janzen, 1970; Connell, 1971). La implicación de estos resultados es que la desaparición de la fauna grande debido a la caza no controlada podrá perjudicar grandemente a los procesos de regeneración del bosque por eliminar los principales dispersores.

En las últimas décadas, muchas áreas de bosques tropicales de la cuenca amazónica anteriormente no perturbadas se han convertido en fronteras de asentamientos humanos rurales. Por consiguiente, estos bosques han sido

expuestos a una alta presión de la caza que ha resultado en el agotamiento rápido, seguido por la extinción de las comunidades de vertebrados grandes que habitan estos bosques (Robinson *et al.*, 1999; O'Brien & Kinnaird, 2000; Peres, 2000; Fa *et al.*, 2002; Peres & Lago, 2003; Wright *et al.*, 2007b). Hoy, los vertebrados grandes sobreviven solamente en bosques muy alejados o protegidos (Peres & Lago, 2002), y estas zonas están disminuyendo de tamaño y número muy rápidamente (Peres & Palacios, 2007). Las zonas extensas de los bosques tropicales que carecen una densidad normal de estos animales muy probablemente sufrirán consecuencias a largo plazo, sin embargo existen datos muy escasos que permitirían una evaluación comprensiva de estas consecuencias.

Los resultados de estudios muy recientes han demostrado que los bosques tropicales agotados de vertebrados grandes experimentan, entre otros, reducciones drásticas de la dispersión de semillas, patrones alterados del reclutamiento de árboles, así como cambios en la abundancia relativa de especies (Dirzo & Miranda, 1991; Asquith *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2000; Cordeiro & Howe, 2001; Peres & van Roosmalen, 2002; Wright, 2003; Wyatt & Silman, 2004; Wang *et al.*, 2006; Andresen & Laurance, 2007). Sin embargo, la mayoría de estudios se han centrado solamente en una o pocas especies, dejando abierto la cuestión de si la reducción de la función de la dispersión afecta comunidades enteras del árboles o solamente un subconjunto limitado de especies.

Por lo tanto, es necesario conducir un estudio al nivel de comunidad de las plantas que componen el bosque, así como emplear un método ontogenéticamente integrado, es decir, que documente simultáneamente todas las fases de la regeneración: caída y dispersión de semillas, supervivencia de plántulas tanta como patrones de reclutamiento de plantas juveniles. Solo esta metodología permitirá confirmar de forma concluyente la importancia de la dispersión de semillas a través de animales para la regeneración, a nivel de comunidad, de las plantas que componen el bosque.

## OBJETIVOS

- Examinar la distribución espacial de la caída de semillas de las especies de árboles más abundantes del dosel y sub-dosel del bosque.
- Examinar los patrones espaciales del reclutamiento de plantas juveniles de las especies de árboles más abundantes del dosel y sub-dosel del bosque.
- Examinar si la pérdida del servicio de dispersión de semillas por los vertebrados frugívoros grandes en sitios intervenidos por la caza cambia significativamente la distribución espacial de la lluvia de semillas de las especies de plantas que dependen mayormente en vertebrados frugívoros para dispersar sus semillas.
- Examinar si la distribución espacial aberrante de la lluvia de semillas en sitios cazados resulta en patrones aberrante de distribución espacial, composición de especies y tasas de mortalidad de plantas juveniles, relacionado al modo de dispersión de semillas.

## ÁREA DE ESTUDIOS Y MÉTODOS

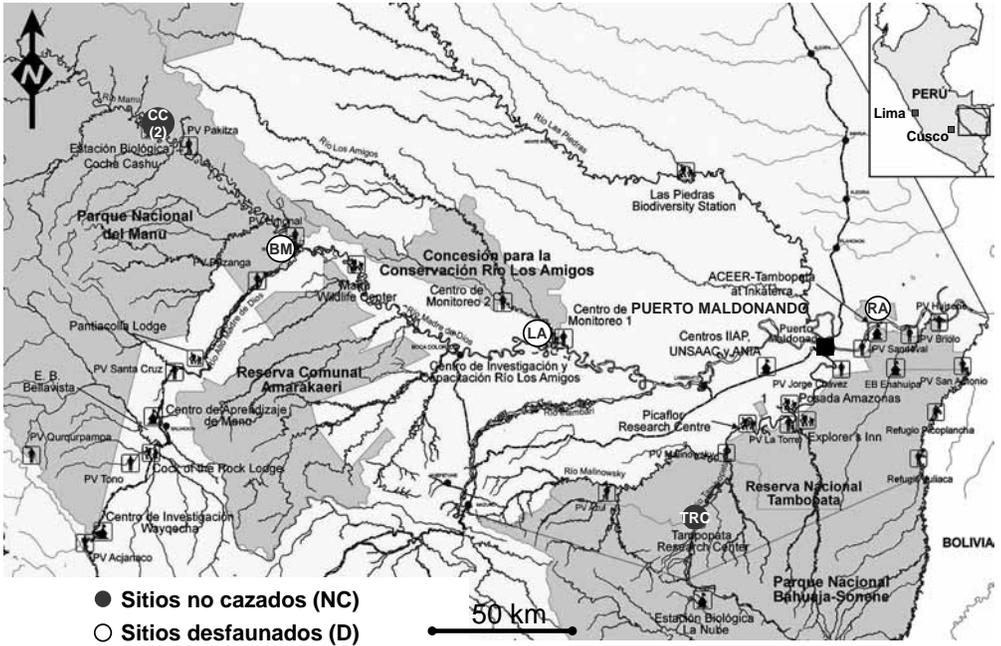
Los objetivos del proyecto se pueden alcanzar con un método comparativo que pone en contraste patrones de la regeneración entre sitios no cazados (denominado sitios “NC”) que tiene una comunidad de fauna intacta contra sitios defaunados (denominado sitios “D”) que tiene una composición florística comparable que recientemente han experimentado alta y sostenida presión de caza, lo cual ha resultado en una densidad local muy baja de los vertebrados frugívoros grandes que dispersan las semillas de frutos carnosos.

Con el motivo de establecer un estudio comparativo de largo plazo, elegimos seis sitios en el departamento de Madre de Dios, incluyendo tres sitios<sup>1</sup> adentro de Áreas Naturales Protegidas (ANPs) y tres sitios afuera de ANPs (**Mapa 1**).

---

<sup>1</sup> El sitio CC1 fue establecido anteriormente por Dr. John Terborgh y sus colaboradores y sirvió como modelo para el establecimiento completo o parcial de los otros sitios CC2, RA, LA y TRC descrito abajo. Para más detalles sobre la historia y características de los seis sitios, por favor refiere a la página del proyecto: [www.mddforestdynamics.org](http://www.mddforestdynamics.org)

**Mapa 1\*: Cuenca del Río Madre de Dios, indicando los sitios del proyecto**



\*adaptado del mapa original preparado por Nelson Gutiérrez, Amazon Conservation Association GIS Lab, Puerto Maldonado, 2007

Los sitios dentro de ANPs se ubican en el Parque Nacional Manu, alrededor de la Estación Biológica Cocha Cashu (CC1 y CC2,  $71^{\circ}24'29''$  W  $11^{\circ}52'42''$  S, Altura  $\sim 350$  msnm) y en la Reserva Nacional Tambopata, cerca de Tambopata Research Center (TRC:  $13.12027$  S,  $69.616255$  W, Altura  $\sim 250$  msnm). De los tres sitios fuera de las ANPs, uno se ubica cerca a la comunidad de Boca Manu, cerca de la confluencia del río Madre de Dios con el río Manu (BM); otro se ubica en la Reserva Amazónica del Inkaterra (RA,  $12.53441$  S,  $69.05392$  W, Altura  $\sim 215$  msnm); y el otro se ubica por el Centro de Investigación y Capacitación Río Los Amigos (LA:  $12.56995$  S,  $70.0757$  W, Altura  $\sim 230$  msnm). Basado en la composición y densidad actual de vertebrados grandes, los sitios CC1, CC2 y TRC (ubicados adentro de ANPs) están considerados sitios “NC” y los sitios RA, LA y BM están considerados sitios “D”.

**Establecimiento de parcela permanente de árboles:** en 2008-2009, en los sitios TRC, LA y RA, se estableció una parcela permanente, de  $200 \times 200$  metros (4 hectáreas) adentro de la cual cada árbol con diámetro del tallo al nivel del pecho (dap)  $> 10$  centímetros es placeado, ubicado por sus coordenadas XY con respecto a la parcela, e identificado a especie o nivel taxonómico mas preciso posible en el campo. Los árboles que no se podían identificar en el campo fueron colectados como muestras de hojas secadas, y depositado al

Herbario Vargas de la Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco (UNSAAC) para ser identificadas y añadidas a la colección. (Nota: la parcela permanente en CC2 fue establecida anteriormente por el Dr. John Terborgh).

**Establecimiento del sistema de trampas de semillas:** en 2008-2009, en la hectárea central de la parcela de árboles por CC2, BM, RA, LA y TRC, se instaló un sistema de trampas de semillas. Cada sistema consiste de 196 trampas; cada una mide 0.7m x 0.7m, y están suspendidas a 1.5 m por encima del suelo del bosque para evitar que animales terrestres se las roben. La distancia entre cada trampa es de 8 m y están ubicadas en 14 columnas y 14 filas (dirección norte-este). Cada trampa consiste en un marco de alambre recubierto de malla verde (mosquitero), de tal manera que forme una cavidad que atrape a las semillas que caigan del dosel.

**Establecimiento de sub-parcela de plantas juveniles:** en 2008-2009, en los sitios CC2, RA, LA y TRC, dentro de la parcela de árboles y coincidiendo con la extensión de la sistema de trampas de semillas, se estableció una sub-parcela de 1 hectárea (100 x 100 metros) donde se ubicará, marcará e identificará a nivel de especie, todas las plantas juveniles (tallos >1m altura hasta menos de 10 cm dap) para saber la ubicación del árbol adulto más cercano a cada juvenil hasta una distancia de al menos 50 m.

**Monitoreo del sistema de trampas de semillas:** las trampas fueron revisadas cada quincena, durante todo el año. Las semillas colectadas son separadas por especie y se hace el conteo respectivo para cada especie. Las trampas representan menos de 1% de la superficie de la hectárea que cubren, por lo cual, la reducida cantidad de frutas y semillas colectadas en las trampas y removidas del bosque no tiene efecto alguno sobre la regeneración natural del bosque. Las semillas son colectadas e identificadas por los asistentes de campo los cuales son entrenados para lograr el éxito de este proyecto.

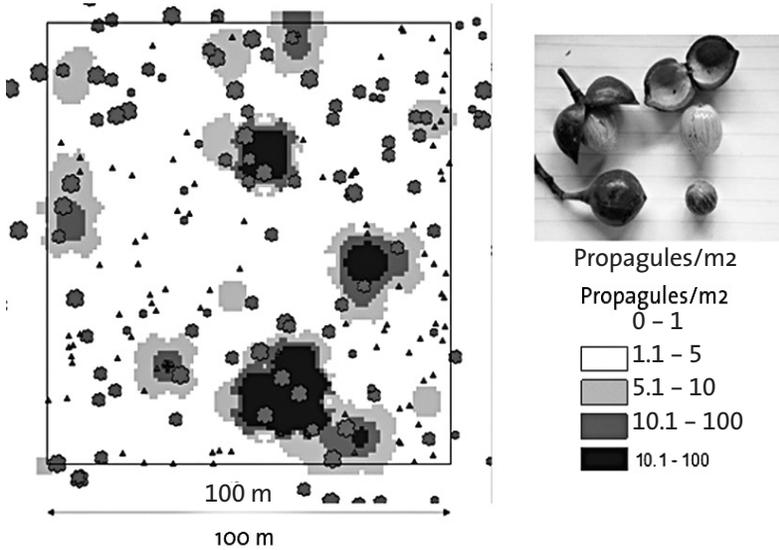
## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Aquí presentamos nuevos resultados basados en análisis que integran diferentes etapas de regeneración. Estos permiten tener una vista integrada de los procesos claves que influyen y producen los patrones espaciales distintas del reclutamiento de especies individuos, y la composición de bosque al nivel de la comunidad.

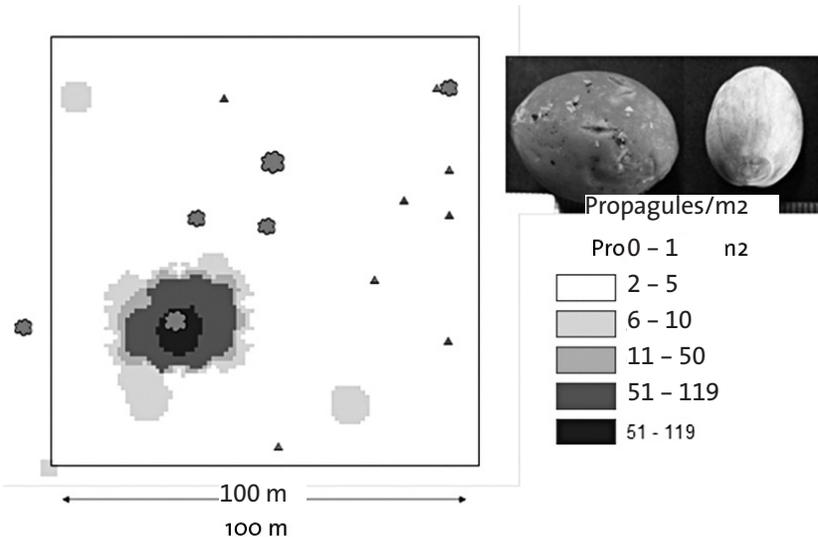
Para varias especies comunes, hemos usado los datos de frutas y semillas colectadas por el sistema de trampas en los primeros cuatro años del proyecto para estimar la distribución y densidad de caída de frutas y semillas en la hectárea central de la parcela. De esta manera, hemos podido comparar directamente la distribución espacial de la primera fase de regeneración –semillas– con la fase avanzada de regeneración –plantones, que representan la generación futura de árboles. Asimismo, podemos relacionar la distribución de ambas fases con la localización de los árboles adultos que componen el dosel actual de bosque y han producido los propágulos y plantones. Una comparación de estos resultados y patrones para las mismas especies entre sitios no cazados (NC) y sitios desfaunados (D) permite ver el efecto de desfaunación sobre la dispersión de semillas y la regeneración de bosques en la cuenca del río Madre de Dios.

La **Figura 1** muestra un ejemplo de este análisis en TRC para *Otoba parvifolia* (Familia Miristicaceae), una especie común del sub-dosel, dispersado exclusivamente por murciélagos. El patrón llamativo es la disociación, casi completa, entre la distribución de propágulos (frutas y semillas) y plantones. La gran mayoría de propágulos se cae debajo y alrededor de las copas de árboles reproductivos; la fracción muy pequeña que se encuentra alejada de los árboles reproductivos es por la dispersión de murciélagos. En cambio, la gran mayoría de plantones se encuentran alejados de los árboles reproductivos en áreas de muy baja densidad de propágulos. La **Figura 2** muestra el mismo patrón en TRC para *Clarisia racemosa* (Familia Moraceae), dispersada por primates, y **Figura 3** en TRC para *Unonopsis floribunda* (Familia Anonaceae), también dispersada por primates.

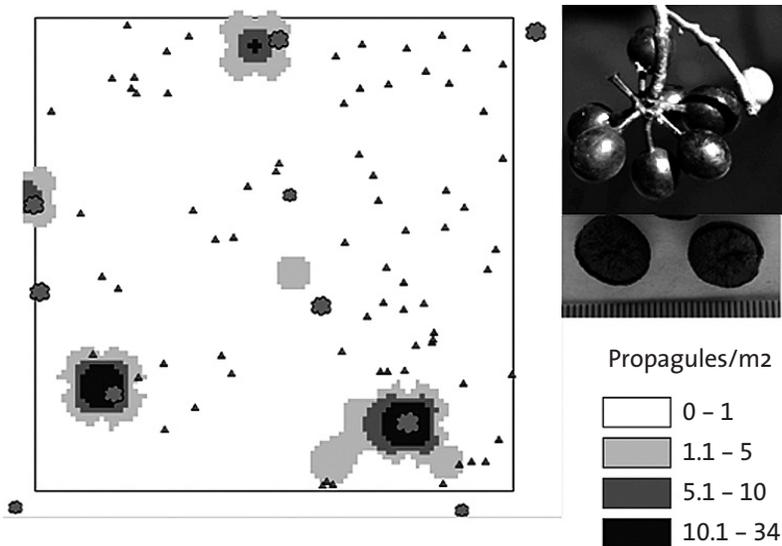
**Figura 1.** *Otoba parvifolia* (Miristicaceae) en TRC. Símbolos verdes representan arboles reproductivos (tallos >10cm dap), triángulos representan plantones (tallos >1m altura). La superficie de distribución de densidad de propágulos por la hectárea central mostrado aquí esta calculado por los propágulos colectados en la gradilla de 196 trampas (14 filas y columnas) desde noviembre de 2008 hasta noviembre de 2011.



**Figura 2.** *Clarisia racemosa* (Moraceae) en TRC. Ver **Figura 1** para explicaciones de símbolos.



**Figura 3.** *Unonopsis floribunda* (Anonacea) en TRC. Ver **Figura 1** para explicaciones de símbolos.



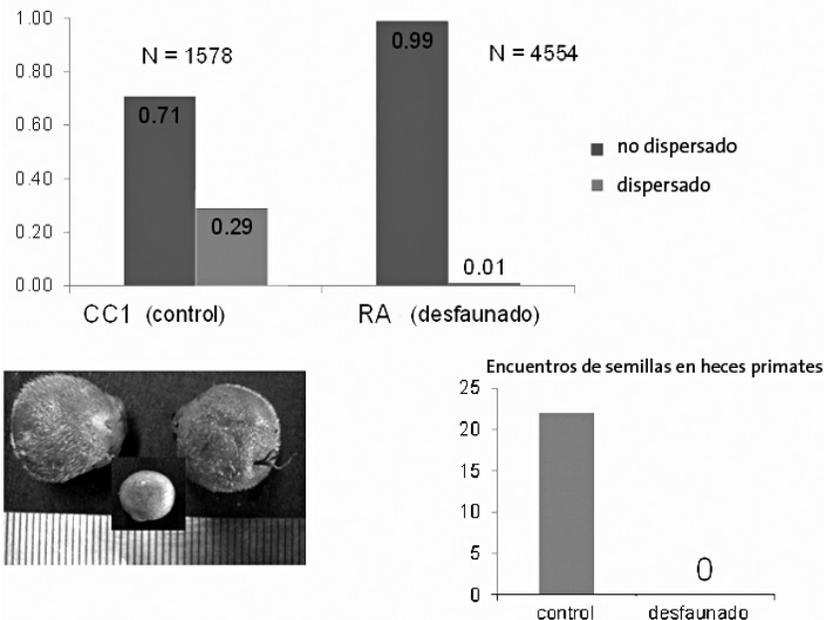
Estos patrones proporcionan evidencia sólida sobre la importancia de la dispersión de semillas para la regeneración del bosque, porque la gran mayoría de semillas no dispersadas están destinadas a fracasar y no contribuyen al reclutamiento de plántulas y el reemplazo eventual de los árboles. La conclusión entonces es que en bosques desfaunados, que no tienen una población de vertebrados frugívoros como primates grandes, la regeneración de árboles que dependen de ellos para la dispersión de sus semillas está amenazada y en el largo plazo puede resultar en una gran reducción de la abundancia o posiblemente la extinción local de esas especies.

Para examinar el efecto de desfaunación sobre estos procesos, podemos comparar varias especies de árboles que son dispersados por grandes vertebrados frugívoros y ocurren en sitios “NC” tanto como en sitios “D”. Las **Figuras 4-6** muestran un ejemplo de este análisis para *Pseudolmedia laevis* (Familia Moráce), una especie común del sub-dosel, dispersada principalmente por primates. La **Figura 4** muestra la comparación de la composición de propágulos de *Pseudolmedia laevis* entre un sitio NC (Cocha Cashu) y un sitio D (Reserva Amazónica). Se nota que la proporción de propágulos dispersados es mucho más alto en el sitio NC comparado con el sitio D, donde casi 100% de los propágulos no ha sido dispersado. Adicionalmente, la evidencia más directa para la dispersión por primates –semillas intactas encontradas en heces– es

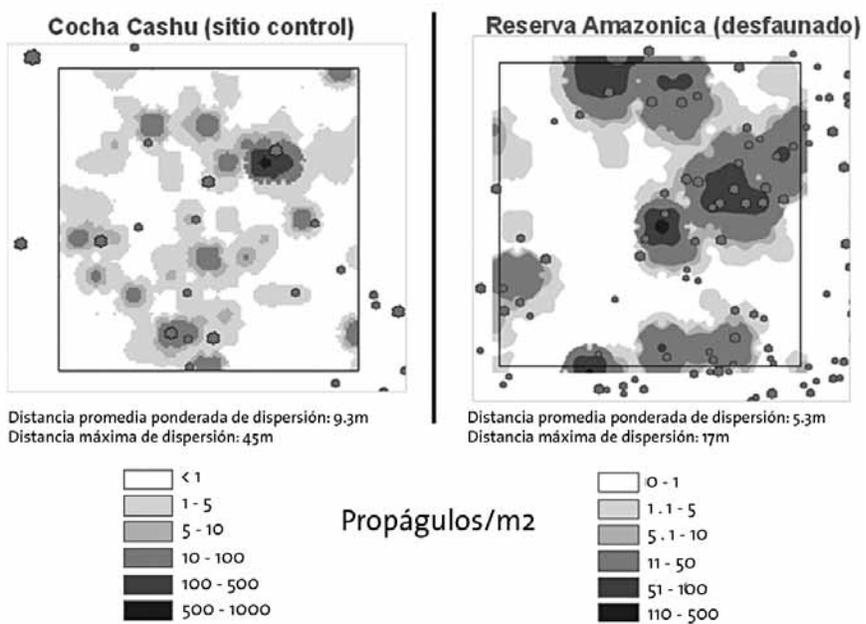
abundante en el sitio NC y completamente ausente en el sitio D. La **Figura 5** muestra la comparación del patrón espacial de la dispersión de propágulos de *Pseudolmedia laevis* entre los mismos sitios. Se nota que la distribución espacial de propágulos en los sitios es muy diferente, y la extensión espacial de dispersión es mucho más amplia en el sitio NC; comparado con el sitio D, la distancia promedio es casi doble y la distancia máxima casi triple. Finalmente, la **Figura 6** muestra la comparación del patrón de reclutamiento de plántulas de *Pseudolmedia laevis* entre los mismos sitios. Se nota que los patrones son muy diferentes entre los sitios; en el sitio D, los plántulas aparecen mucho más agrupados y ubicados más cercanos a los árboles adultos. Comparado con el sitio D, la distancia promedio de reclutamiento de plántulas (con respecto al árbol adulto más cercano) es casi el doble en el sitio NC; estos patrones indican el efecto de largo plazo de la ausencia de dispersión de propágulos por primates.

Actualmente estamos haciendo los mismos análisis comparativos con varias otras especies de árboles encontrados en los sitios no cazados (Cocha Cashu, TRC) y los sitios desfaunados (Los Amigos y Reserva Amazónica) y dispersados principalmente por grandes vertebrados frugívoros.

**Figura 4.** Comparación de la composición de propágulos de *Pseudolmedia laevis* (Morácea) entre el sitio control (Cocha Cashu) y el sitio desfaunado (Reserva Amazónica).

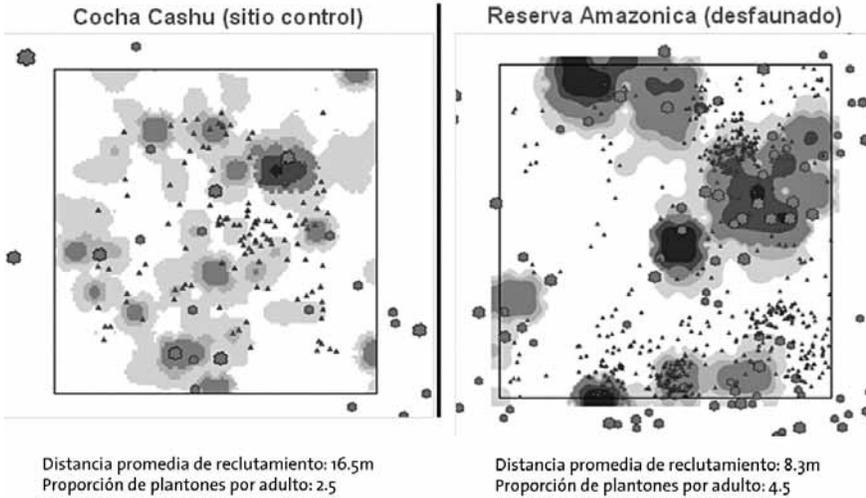


**Figura 5.** Comparación de patrones de dispersión de propágulos de *Pseudolmedia laevis* (Moráceae) en la hectárea central (100x100m) entre el sitio control (Cocha Cashu) y el sitio desfaunado (Reserva Amazónica). Los símbolos verdes representan árboles reproductivos (tallos >10cm dap). La superficie de distribución de densidad de propágulos por la hectárea central mostrado aquí esta calculado por los propágulos colectados en la gradilla de 196 trampas (14 filas y columnas) desde noviembre de 2008 hasta noviembre de 2011.



(Figura 6 en la página siguiente)

**Figura 6.** Comparación de patrones de reclutamiento de plántulas de *Pseudolmedia laevis* (Moráceas) en la hectárea central (100x100m) entre el sitio control (Cocha Cashu) y el sitio defaunado (Reserva Amazónica). Símbolos verdes representan árboles reproductivos (tallos >10cm dap), triángulos representan plántulas (tallos >1m altura). La superficie de distribución de densidad de propágulos por la hectárea central mostrado aquí está calculado por los propágulos colectados en la gradilla de 196 trampas (14 filas y columnas) desde noviembre de 2008 hasta noviembre de 2011.



## CONCLUSIONES

Los resultados de los análisis realizados sugieren que la defaunación causada por la caza de vertebrados frugívoros puede tener un fuerte efecto sobre la dispersión de semillas y la regeneración de bosques en la cuenca del río Madre de Dios. Hemos registrado una gran reducción en las tasas y eficiencia espacial de dispersión de propágulos; también hemos registrado patrones aberrantes de reclutamiento de plántulas causados por cambios en la abundancia y la configuración espacial de ciertas especies individuales, que puede resultar en una reducción significativa de la diversidad de especies de plántulas.

Estos resultados muestran la importancia de dispersión de semillas para la regeneración, porque la gran mayoría de semillas no dispersadas está destinada a fallar y no contribuye nada al reclutamiento de plántulas y el reemplazo eventual de los árboles. La conclusión entonces es que en bosques defaunados que no tienen una población de vertebrados frugívoros como primates grandes, la regeneración de árboles que dependen en estos primates para la dispersión de sus semillas está amenazada y en el largo plazo puede resultar en una gran reducción de abundancia o posiblemente la extinción local de esas especies.

Sin embargo, el pronóstico de largo plazo no está claro todavía. Estudios ecológicos de este tipo requieren largos periodos de observación y colecta de datos. Por lo tanto, quisiéramos seguir por el largo plazo con el monitoreo de la caída de frutas y semillas en el sistema de trampas que tenemos establecidos. En 2014, cinco años después del año de establecimiento, realizaremos una remediación de las parcelas de árboles y las sub-parcelas de plántones para comparar con la composición original y poder analizar la dinámica de regeneración por el largo plazo basado por la tasa de mortalidad y reclutamiento de especies individuos tanto la comunidad entera.

A nivel de conservación, enfatizamos el mantenimiento del estado natural de bosques con una población saludable y viable de todo tipo de animales dispersadores, especialmente primates. De esta manera se asegura el reclutamiento exitoso de numerosas especies de plantas.

## **AGRADECIMIENTOS**

Apoyo con la colección de datos:

Darwin Solano, Kyle Dexter, Cecilia Ramirez, Angelica Garcia, Victor Chama, Ronald Suca, Armando Rodas, Walter Flores, Beth Pringle, Nathalia Gil, Natalia Quinteros, Edwin Flores Condori, Percy Núñez, Manuel Sanchez, Julian Huarancasi, Juan Curaca

## **Asistencia estadística**

Ben Best, Marine Geospatial Lab, Nicholas School of the Environment, Duke University, USA.

## **Apoyo logístico**

- Estación Biológica Cocha Cashu
- Tambopata Research Center, Rainforest Expeditions
- Reserva Amazonica, Inkaterra Association (ITA)
- Centro de Investigación y Capacitación Río Los Amigos (CICRA)

## **Apoyo financiero**

- National Science Foundation, USA
- Conservation, Food & Health Foundation
- Wildlife Conservation Society
- Amazon Conservation Association

## **Autorización de investigación**

- SERNANP, Jefatura de Parque Nacional Manu, Cusco
- SERNANP, Jefatura de la Reserva Nacional Tambopata, Puerto Maldonado
- Dirección General de Flora y Fauna Silvestre, Lima

## LITERATURA

Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica* 31: 145-158.

Andresen, E., & S. G. W. Laurance. 2007. Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica* 39: 141-146.

Asquith, N. M., J. Terborgh, A. E. Arnold, & C. M. Riveros. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15: 229-235.

Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pages 298-310 in P. J. den Boer and G. R. Gradwell, editors. *Dynamics of populations*. Centre for Agricultural Publications and Documentation, Wageningen, The Netherlands.

Cordeiro, N. J., & H. F. Howe. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.

Cressie, N. A. C. 1993. *Statistics for spatial data* (revised edition). John Wiley & Sons, New York.

Dirzo, R., & A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Pages 273-287 in P. W. Price, P. W. Lewinsohn, G. W. Fernandes, and W. W. Benson, editors. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley, New York, New York, USA.

Fa, J.E., C. A. Peres, J. Meeuwig. 2002. Bushmeat exploitation in tropical forests: an intercontinental comparison. *Conservation Biology* 16: 232-237.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.

Naughton-Treves, L., J.L. Mena, A. Treves, N. Alvarez, V.C. Radeloff. 2003. Wildlife survival beyond park boundaries: the impact of slash-and-burn agriculture and hunting on mammals in Tambopata, Peru. *Conservation Biology* 17(4): 1106-1117.

O'Brien T. G., & M. F. Kinnaird. 2000. Differential vulnerability of large birds and mammals to hunting in north Sulawesi, Indonesia, and the outlook for the future. Pages 199-230 in J. G. Robinson and E. L. Bennett, editors. *Hunting for Sustainability in Tropical Forests*. Columbia University Press, New York, USA.

Peres, C. A. 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation Biology* 14: 240-253.

Peres, C. A., & M. van Roosmalen. 2002. Patterns of primate frugivory in Amazonia and the Guianan shield: implications to the demography of large-seeded plants in overhunted tropical forests. Pages 407-423 in D. Levey, W. Silva, and M. Galetti, editors. *CABI International*, Oxford, UK.

Peres, C. A., & I. R. Lake. 2003. Extent of nontimber resource extraction in tropical forests: accessibility to game vertebrates by hunters in the Amazon basin. *Conservation Biology* 17:521-

535. Peres, C. A., and E. Palacios. 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39: 304-315.
- Redford, K.H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42: 412-422.
- Ripley, B. D. 1976. The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability* 13(2): 255-266.
- Ripley, B. D. 1981. *Spatial statistics*. John Wiley & Sons, New York.
- Robinson, J. G., K. H. Redford, E. L. Bennett. 1999. Wildlife harvest in logged tropical forests. *Science* 284: 595-596.
- Terborgh, J. 1983. *Five New World Primates: A Study in Comparative Ecology*. Princeton University Press, Princeton NJ.
- Terborgh, J., N. Pitman, M. Silman, H. Schichter, P. Nuñez V. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. Pages 1-17 in D. J. Levey, W. R. Silva, and M. Galetti, editors. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford, UK.
- Terborgh, J., G. Nuñez-Ituri, N. Pitman, F.H. Cornejo Valverde, P. Alvarez, V. Swamy, B. Pringle, C. E.T. Paine (2008). Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89(6): 1757-1768.
- Upton, G. & B. Fingleton. 1985. *Spatial data analysis by example*. Vol. 1: Point pattern and quantitative data. John Wiley & Sons, Chichester. xi + 410 p.
- Wang, B. C., M. T. Leong, T. B. Smith, V. L. Sork. 2006. Ecological repercussions of extirpating mammals: reduced seed removal and dispersal of the Afrotropical tree, *Antrocaryon klaineianum* (Anacardiaceae). *Biotropica* 38: 792-793.
- Wright, S. J. 2003. The myriad effects of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 73-86.
- Wright, S. J., H. Zeballos, I. Dominguez, M. M. Gallard, M. Moreno, R. Ibañez. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a Neotropical forest. *Conservation Biology* 14: 227-239.
- Wright, S. J., A. Hernandez, R. Condit. 2007a. The bushmeat harvest alters seedling banks by favoring lianas, large seeds, and seeds dispersed by bats, birds, and wind. *Biotropica* 39: 363-371.
- Wright, S. J., K. E. Stoner, N. Beckman, R. T. Corlett, R. Dirzo, H. C. Muller-Landau, G. Nunez-Iturri, C. A. Peres, B. C. Wang. 2007b. The Plight of Large Animals in Tropical Forests and the Consequences for Plant Regeneration. *Biotropica* 39: 289-291.
- Wyatt, J. L., & M. R. Silman. 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia* 140: 26-35.





**2**

**LA FAUNA**

# Optimización del movimiento espacial en las hormigas legionarias *Eciton burchellii*

Susan K. Willson<sup>1</sup>, Richard Sharp<sup>2</sup>, Ivan P. Ramler, Arenina Sen<sup>3</sup>

## RESUMEN

Las hormigas legionarias enfrentan un problema común a muchos animales: la mejor forma de enfrentar el agotamiento de los recursos y la heterogeneidad ambiental. Se presume que las hormigas legionarias han evolucionado un estilo de vida nómade como una forma de minimizar la reexplotación de áreas previamente forrajeadas. Sin embargo, esta solución plantea un reto importante para toda colonia de hormigas legionarias: un panorama cambiante de recursos alimenticios, donde las colonias deben, al menos en teoría, evitar sus propias zonas de forrajeo así como las de otras colonias. Aquí, examinaremos cómo las colonias explotan este mosaico de recursos usando algunos de los argumentos propuestos y testeados antes por Franks y Fletcher (1983), pero con una mayor cantidad de data obtenida en una nueva locación en la Amazonía suroeste.

Nuestra data apoya el modelo de Franks y Fletcher (1983) para la prevención sistemática de áreas depredadas durante la fase estacionaria, así como una hipótesis de optimización de distancia entre refugios estacionarios sucesivos. También probamos y encontramos evidencia significativa de que las incursiones en busca de alimento toman direcciones opuestas a partir de los ángulos direccionales del día anterior de forma más frecuente de la que se podría esperar si los ángulos de giro estuvieran distribuidos de forma aleatoria. Este fenómeno mueve a la colonia lejos de áreas explotadas recientemente.

1 Departamento de Biología, St. Lawrence University, Canton, NY 13617, EEUU.

2 Departamento de Matemática, Ciencia Informática y Estadística. St. Lawrence University, Canton, NY 13617, EEUU.

3 Departamento de Biología, Penn State University, 208 Mueller Lab, University Park, PA 16802-5301, EEUU.

Esto implica que las colonias siguen una línea recta durante su fase nómada en contraposición de una línea curva, la cual maximiza la distancia entre los refugios estacionarios. Junto a la optimización del movimiento al interior de la colonia, examinamos evidencias acerca de la prevención inter-colonias en más de 330 migraciones y sugerimos que las feromonas específicas de cada colonia no son necesariamente repulsivas para otras colonias. Finalmente, comparamos nuestros resultados con los de estudios similares llevados a cabo en la isla Barro Colorado (Panamá). A pesar de existir una mayor densidad de hormigas legionarias en la Amazonía suroeste, las colonias pasan menos tiempo migrando que sus pares de panameños, lo cual sugiere una mayor densidad de presas en la Amazonía.

## ABSTRACT

Foraging army ants face a problem general to many animals—how best to confront resource depletion and environmental heterogeneity. Army ants have presumably evolved a nomadic lifestyle as a way to minimize reexploitation of previously foraged areas. However, this solution creates a challenge for an army ant colony: foraging by this colony and others creates a shifting landscape of food resources, where colonies should theoretically avoid their own previous foraging paths as well as those of other colonies. Here, we examine how colonies exploit this resource mosaic, using some of the optimality arguments first proposed and tested by Franks and Fletcher (1983), but with much larger data sets in a new location in SW Amazonia.

Our data supported Franks and Fletcher's (1983) model for systematic avoidance of raided areas during the stately phase, as well as a hypothesis of distance optimization between successive stately bivouacs. We also test and find significant evidence that foraging raids turn in opposite directions from the previous day's directional angles more frequently than what would be expected if turning angles were distributed at random, which acts to move a colony away from recently exploited areas. This implies that colonies follow a straighter line path during the nomadic phase as opposed to a curved one, which acts to maximize distance between stately bivouacs. In addition to intracolony movement optimization, we examine evidence for inter-colony avoidance from more than 330 colony emigrations and suggest that colony-specific pheromones are not necessarily repulsive to other colonies. Lastly, we compare our results with those of similar studies carried out at Barro Colorado Island (BCI), Panama. Despite a higher density of army ants in the SW Amazon region, colonies spend less time emigrating than their counterparts at BCI, which suggests a higher prey density in SW Amazonia.

## INTRODUCCIÓN

Las hormigas legionarias *Eciton burchellii* son un depredador clave en los bosques neotropicales en los que habitan (Franks & Bossert, 1983; Boswell *et al.*, 1998; Boswell *et al.*, 2000; Kaspari & O'Donnell, 2003). La mayor investigación sobre *E. Burchellii* se ha realizado en la isla Barro Colorado (IBC), en Panamá, lo cual ha mejorado notablemente nuestro conocimiento del ciclo de vida y la ecología de esta especie (Schneirla & Brown, 1950; Rettenmeyer, 1963a; Schneirla, 1971; Willis, 1967; 1982b), así como la optimización de su forrajeo (Franks & Fletcher, 1983) y la dinámica de su población en la colonia (Franks & Bossert, 1983). Asimismo, estos estudios han expandido nuestro conocimiento del importante rol que *E. Burchellii* juega dentro de la comunidad de artrópodos como un recurso para invertebrados y vertebrados (Rettenmeyer, 1962; 1963b; Akre & Rettenmeyer, 1966; Wrege *et al.*, 2005; Berghoff *et al.*, 2009). Mientras que Franks y sus colegas han provisto un importante acercamiento a los patrones espaciales del movimiento de *E. Burchellii*, incluyendo la actividad de forrajeo dentro de una colonia, así como el proceso de migración (ej.: Franks 1982b; Franks & Fletcher, 1983; Franks *et al.*, 1991; Couzin & Franks, 2003), hace falta más información de campo acerca de la optimización de patrones de movimiento a escala de la colonia para sitios ubicados en el neotrópico, para abordar con mayor detalle estos aspectos.

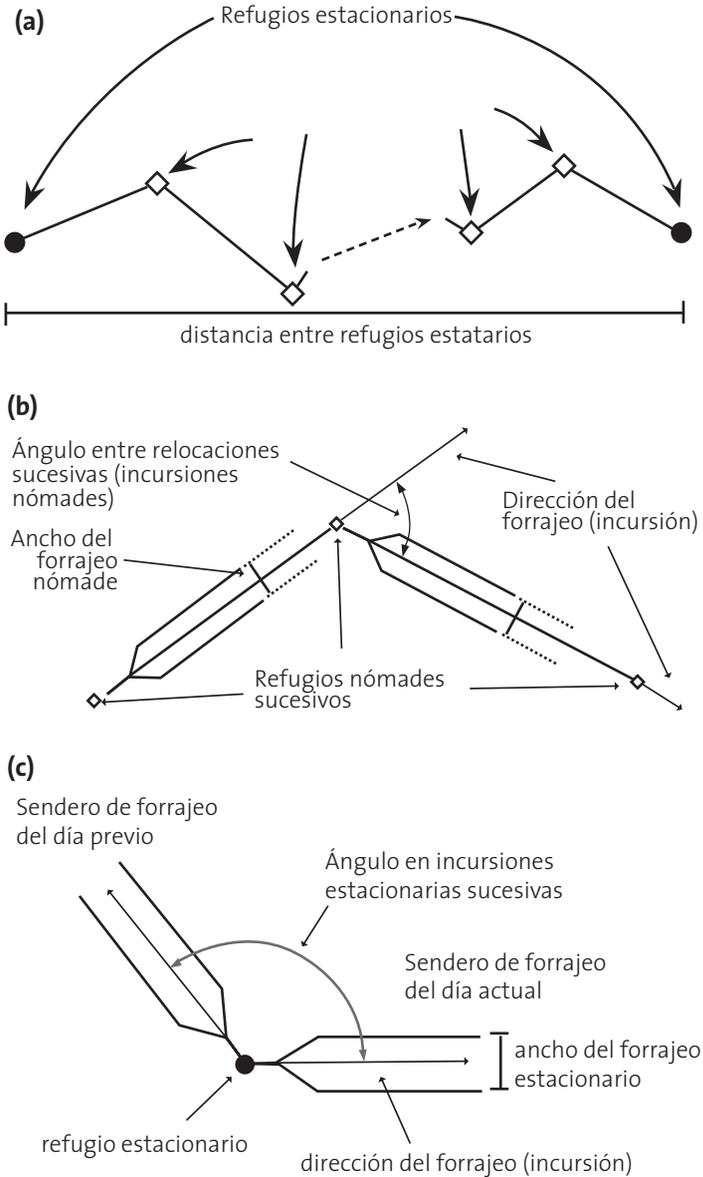
Las hormigas legionarias *Eciton burchellii* capturan, desmiembran y consumen una amplia variedad de insectos y otros artrópodos en el suelo del bosque conforme pasan por un área de forrajeo, como si fuera un enjambre de hormigas hambrientas (Rettenmeyer, 1963a; Schneirla, 1971). Sin embargo, estas hormigas dependen de forma desproporcionada en un recurso especializado –nidos de artrópodos sociales– cuya recuperación toma un tiempo sustancial después que una incursión de hormigas. Franks y Bossert (1983) han determinado que los nidos de artrópodos sociales (principalmente hormigas) necesitan más de 100 días para recuperar la mitad de su abundancia previa. En contraste, los artrópodos no sociales recuperan sus densidades normales en unos pocos días después del ataque (Franks, 1980; Franks & Bossert, 1983). Independientemente de la estructura social de las presas, las hormigas legionarias deben abordar la intrigante cuestión de la optimización de sus estrategias de alimentación, para enfrentar el agotamiento localizado de recursos y la heterogeneidad del medio ambiente.

Dejando a un lado la composición de la presa, la necesidad de un forrajeo altamente eficiente y la evitación de áreas sin recursos es obligada por la presencia de larvas en los refugios o nidos. Como en el caso de la mayoría de artrópodos, las larvas de *E. Burchellii* tienen voraces apetitos y tienen la mayor demanda nutricional en el refugio, mientras son incapaces de alimentarse por si mismas.

Como otras hormigas legionarias, *E. Burchellii* ha desarrollado una forma de vida especializada, la cual, se presume, sirve para el doble propósito de alimentar a los jóvenes y evitar las áreas donde los recursos se han agotado (Schöning *et al.*, 2005). Las colonias de *E. Burchellii* siguen un patrón cíclico de fases nómades y estacionarias (**Figura 1**), mediadas por la duración de las etapas pupales y larvales dentro de la colonia (Schneirla, 1971; Hölldobler & Wilson, 1990). Si el estilo de vida nómade sirve también al propósito de resolver el problema del agotamiento localizado de recursos, entonces el forrajeo y los patrones de movimiento de una colonia de *E. Burchellii* debería optimizar la distancia entre los refugios sucesivos y minimizar la reexplotación de áreas recientemente intervenidas. La optimización de los recursos es complicado por la presencia de otras colonias a lo largo del territorio, y en la realidad, cada colonia vive seleccionando entre los sitios depredados por ella misma y los explotados por otras colonias (Franks & Fletcher, 1983; Schöning *et al.*, 2005). Colonias que forrajeen áreas intervenidas recientemente por colonias conespecíficas serán menos productivas (Franks & Fletcher, 1983). Por tal razón, las colonias deben minimizar la reexplotación de las áreas donde otras conespecíficas han forrajado previamente, como en el caso de las hormigas legionarias *Dorylus* del este de África (Schöning *et al.*, 2005).

La evitación intraespecífica de las colonias de hormigas legionarias tiene otras claras ventajas ecológicas (Schöning *et al.*, 2005): las colonias pierden trabajadores durante los agresivos encuentros conespecíficos. Adicionalmente, las batallas inter-colonias disminuyen la disponibilidad de tiempo para el forrajeo. Willis (1967), observó más de 1,300 intervenciones en IBC, aunque nunca observó una colisión entre dos colonias. Swartz (1997) describe una colisión a partir de observaciones de 141 enjambres de *E. burchellii* en Costa Rica. Franks and Bossert (1983) realizaron una simulación que midió los rangos de colisión entre colonias, usando data recogida en IBC, Panamá, donde existen aproximadamente 3.2 colonias por cada 100 hectáreas.

Ellos encontraron que el rango de colisión observado estuvo muy por debajo de la que se produciría si todas las colonias de la isla se movieran de forma independiente. Esto sugiere que las colonias se evitan unas a otras activamente. Aunque la colonia tiene una necesidad nutricional más baja durante la fase estacionaria, forrajear de forma eficiente debería ser evidente en esta etapa, ya que existe el alto riesgo de incursionar en un área visitada recientemente. Franks y Fletcher (1983) propusieron la hipótesis de que las incursiones fueron rotadas alrededor del refugio de la misma manera en que las hojas rodean una planta para minimizar su propia sombra (cabe notar que las incursiones son parecidas a hojas muy delgadas y por lo tanto se esperó un posicionamiento menos preciso).



**Figura 1.** Ilustraciones estructurales de (a) un ciclo estacionario/nómade (existe un promedio de 12 refugios nómades, que han sido removidos para simplificar el diagrama); (b) patrones de asalto de refugios estacionarios (el diagrama ilustra dos días sucesivos, aunque existe un promedio de 21 días estacionarios); y (c) un patrón de una intervención nómade de tres días sucesivos.

La justificación para la analogía de las hojas vino de Leigh (1972), quien determinó el ángulo óptimo ( $126.4^\circ$ ) entre las hojas de una planta con 14-17 hojas. Existen aproximadamente 14-17 incursiones durante una fase estacionaria. Franks y Fletcher (1983) encontró que el ángulo medio entre los ataques estacionarios fue  $123^\circ$  ( $n = 41$ ,  $SD = 40$ ). Sin embargo, el reducido tamaño de la muestra de movimientos secuenciales hacia afuera desde el refugio estacionario y la falta de soporte para esta hipótesis en otro sitio (Swartz, 1997) dejaron sus hallazgos abiertos a la especulación. Probamos las ideas de Franks y Fletcher (1983) con sets de data mucho más grandes provenientes de una locación.

En este trabajo planteamos dos preguntas capitales sobre optimización y patrones de movimiento espacial en las hormigas *E. burchellii*: (1) ¿las colonias de hormigas *E. burchellii* que habitan los bosques de llanura amazónicos minimizan la re-explotación de áreas en las que han incursionado recientemente durante sus fases nómades y estacionarias? Aquí examinamos los ángulos de movimiento para dar nuevas luces sobre cómo las colonias se mueven durante su fase nómade, y sobre qué direcciones son “escogidas” para forrajear durante la fase estacionaria. (2) ¿existe evidencia de campo de que las colonias de *E. burchellii* se eviten unas a otras? Aquí proveemos un acercamiento a partir de interacciones observadas entre colonias, así como evidencia que dos factores—inundación estacional del hábitat e intentos de depredación en una colonia—pueden comprometer la optimización del movimiento y las estrategias de evitación. Presentamos resultados de un estudio multianual sobre estrategias de forrajeo de una población de hormigas legionarias *E. burchellii* del bosques tropical de llanura en el sureste del Perú.

Las hormigas legionarias *E. burchellii* tienen una distribución amplia, sin embargo, han sido poco estudiadas fuera de la IBC. Lo mismo sucede con aspectos de su ecología y los patrones de movimiento espacial (O'Donnell *et al.*, 2007). Predicciones acerca de las densidades poblacionales de las hormigas legionarias y de los impactos en las presas como depredadores clave pueden ser malentendidas si las suposiciones se realizan a partir de data obtenida desde un solo sitio. Nuestro estudio en la Amazonía suroccidental puede ser más representativo en condiciones de bosque de llanura en el neotrópico, y utilizamos data publicada de la población de *E. burchellii* bien estudiada en el IBC para facilitar comparaciones con nuestros resultados en el Perú.

## MÉTODOS

### Recolección de datos

La data presentada aquí fue recolectada durante siete temporadas de campo en bosques de llanura inundable maduros, en la Estación Biológica de Cocha Cashu, en la Amazonía sureste del Perú (11°540' S y 71°220' W, elevación ~400 m), entre setiembre de 1998 y julio de 2008, totalizando 18.5 meses de tiempo en el campo. La mayor parte de la data fue recogida durante la temporada de lluvias; 3 meses de data entre 2007 y 2008 fue recogida en la temporada seca. Durante las primeras 1-3 semanas de cada temporada en el campo, entre tres a cinco investigadores caminaron por las trochas a lo largo de toda el área de estudio cada día y localizaron colonias de *E. burcbellii* dentro de la misma, enfocados en el área núcleo de 100 hectáreas. Los senderos establecidos dentro del área de estudio estuvieron espaciadas a intervalos de aproximadamente 250 metros. Buscamos en los senderos columnas de *E. burcbellii* en la tarde, cuando los frentes de forrajeo se encuentran generalmente más lejos de los refugios y por lo tanto están cruzando una mayor cantidad de senderos. Estos fueron monitoreados diariamente durante cada temporada de campo, y se encontraron nuevas colonias conforme ingresaban al área de estudio. El tamaño del área varió desde 163 hectáreas aproximadamente, hasta cerca de 270 hectáreas. Durante las fases nómadas, monitoreamos y seguimos cada colonia a diario, desde un refugio al otro, hasta que abandonó el área de estudio, la perdimos o terminó la temporada de campo. La pérdida de una colonia se debió generalmente debido al movimiento de esta hacia zonas pantanosas herbáceas dominadas por densas plantas de *Heliconia* spp., donde seguirlas se hizo dificultoso.

A las colonias nómades se les hizo un mejor seguimiento al final de la tarde, cuando estas migran desde el refugio del día hacia al siguiente antes de anochecer. El término “migración” como se usa aquí se refiere al movimiento de una colonia entera de *E. burcbellii* desde un refugio determinado hacia una nueva locación. Esta técnica provee mucha mayor confiabilidad que la búsqueda a lo largo de la ruta de forrajeo de una colonia nómade el día previo, ya que algunas veces nos lleva a la pérdida de la colonia cuando se usan múltiples rutas de forrajeo (ver Swartz, 1997 para la implementación del método alternativo).

Las colonias de hormigas casi siempre migran desde su antiguo refugio a las 17:00 horas, permitiéndonos encontrar el refugio del siguiente día antes del anochecer. Cuando las colonias ingresaron a la fase estacionaria, revisamos cada tarde para estar preparados para una migración repentina. Si una colonia recién hallada no se movía por tres días, la consideramos dentro de una fase

estacionaria. La duración total de esta última fase se registró para cada colonia. Revisamos las colonias de *E. burchellii* durante la mañana en busca de actividad forrajera, sin importar la fase en la que se encontraba. Si la colonia se encontraba buscando alimento se le observaba por aproximadamente 1 hora. Casi siempre observamos colonias nómades antes del mediodía debido a que estas tienden a disminuir su cohesión forrajera a mitad de la tarde, cuando las incursiones por senderos (forrajeo en senderos de avanzada) reemplaza con frecuencia las incursiones en enjambre (forrajeo como una amplia y cohesionada “alfombra” de hormigas que cubren el suelo). Esta disminución de la actividad forrajera ha sido denominada como “efecto siesta” por Scheneirla (1971). Al final de la observación, calculamos el ancho del enjambre con una cinta métrica al abarcar el borde de ataque de un enjambre activo, con un observador parado en cada lado del enjambre. Estimamos un ángulo recto para la dirección del forrajeo desde un refugio a otro usando dos observadores, uno parado en el refugio y otro en el frente del enjambre de hormigas. Los observadores tomaron lecturas de brújula entre ellos utilizando vía visual o señales acústicas, y se realizaron estimaciones. Las distancias entre el refugio y el marcador de sendero más cercano en Cocha Cashu (los senderos fueron marcados cada 25 metros) fueron estimados usando una combinación de ritmo de paso y de distancia visual, o fueron medidos directamente con una cinta métrica. Todos los observadores testearon de forma regular las marcas de distancia visual y las de marcadas por el paso contra las distancias conocidas de 25 metros para minimizar errores de observación. Adicionalmente, medimos la velocidad (m/h) del enjambre de hormigas al marcar el frente del enjambre y la distancia que avanzó en un periodo determinado de tiempo (generalmente 1 hora). La ubicación de los refugios y el mapa de los senderos en Cocha Cashu fue trazado en Microsoft Excel para calcular las distancias entre las sucesivas recolocaciones de los refugios.

### **Análisis estadístico y de data**

Calculamos la densidad de la colonia de hormigas legionarias para cada temporada, en un área núcleo de 100 hectáreas de nuestra zona de estudio. Hicimos conteos semanales de las colonias basados en cuáles refugios estaban localizados dentro del área de estudio y determinamos una densidad de colonias a partir de los conteos semanales en cada temporada de campo. Calculamos una densidad núcleo más que una densidad de todo el área, debido a que el tamaño del área varió cada año y el muestreo fue menor a lo largo de los límites del área de estudio. Debido a la intensidad del monitoreo diario, pudimos seguir a todas las colonias de *E. burchellii* en el área núcleo, y la densidad media para cada temporada se basó en conteos de los refugios más

que en extrapolaciones o estimados. Para tener en cuenta el tiempo necesario para encontrar todas las colonias de hormigas legionarias en el área de muestreo, omitimos las primeras tres semanas de cada temporada de campo en el conteo de las colonias de *E. burchellii*.

### Cálculos estadísticos

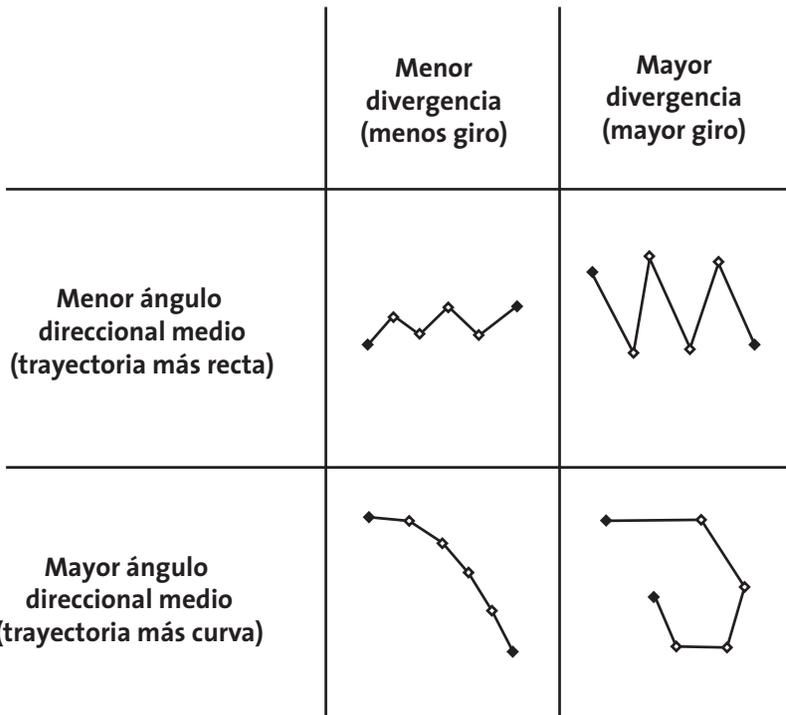
Usando ubicaciones conocidas de refugios, calculamos la distancia media a la que se mueve una colonia en una noche determinada durante la fase nómada y la distancia media desde un refugio estacionario a otro. Determinamos ángulos direccionales ( $-180^\circ$  a  $+180^\circ$ ) entre sucesivas migraciones nómades al calcular la diferencia del movimiento migratorio del día actual en la fase nómada con el movimiento migratorio del día anterior. Por ejemplo, si dos movimientos migratorios sucesivos fueron medidos en  $120^\circ$  y  $250^\circ$ , el ángulo direccional asociado con la medición es de  $130^\circ$  ( $250^\circ - 120^\circ$ ). Esto se puede pensar como que la colonia hace un giro de reloj desde el ángulo de forrajeo del día anterior. Ilustramos estos ángulos en la **Figura 1b**.

Promediamos los ángulos direccionales a través de toda la data recogida para calcular la “rectitud” media de los caminos de una colonia de *E. burchellii* a lo largo de su fase nómada (Franks & Fletcher, 1983). Usando la misma data, también calculamos el valor absoluto de la divergencia promedio entre el camino seguido una noche y el seguido la siguiente, lo cual es la medición del ángulo direccional medio conforme una colonia mueve su refugio de noche en noche. La **Figura 2** ilustra la relación entre el ángulo direccional medio y la divergencia. El ángulo direccional medio es la magnitud promedio señalada de la cantidad de vueltas en sentido horario o anti horario que realiza una colonia cada día durante su fase nómada. La divergencia es la magnitud absoluta de estos ángulos direccionales y representa la magnitud de giro que una colonia realiza.

Adicionalmente, para probar la aleatoriedad de los giros direccionales horarios y anti horarios durante las fases nómadas y estacionarias, aplicamos una modificación autosuficiente a la prueba de Carreras (Bradley, 1968). Para esta prueba, una “carrera” fue una secuencia consecutiva de ángulos direccionales del mismo sentido (sean horarios o anti horarios) desde el ángulo direccional del día anterior. Como tal, solo necesitamos considerar el cambio de dirección sobre tiempo sin considerar la brújula o la distancia recorrida. Específicamente, observamos carreras de sentidos similares a lo largo del tiempo. El número total de carreras observadas desde todos los refugios fue comparado con lo que se esperaría si los ángulos direccionales fueran distribuidos de forma aleatoria. Un

gran número de carreras indica que las colonias cambian de dirección con más frecuencia (ej. zig-zag), mientras que una pequeña cantidad de carreras podría indicar un patrón de tipo espiral.

**Figura 2.** Comparación del ángulo direccional medio y el ángulo de divergencia dados diferentes tipos de caminos. Esta figura ilustra que el ángulo direccional medio es una medida desde el centro del camino, mientras que la divergencia es una medida de cambio.



Cabe notar que cuando un refugio de fase nómada sale y luego reingresa al área de estudio en el curso de más de un día, consideramos esto como el inicio de una trayectoria contigua nueva ya que el ángulo que incorpora la posición fuera del área de estudio no puede ser calculado. De forma similar, el cambio de dirección no puede ser calculado cuando una colonia de hormigas en la fase nómada permanece en la misma posición. Como resultado, muchas de las trayectorias contiguos componen menos días que los del periodo de la fase nómada.

Finalmente, utilizamos las pruebas t de dos muestras de Welch (cuando aplicaba) para hacer comparaciones con la data de IBC (Panamá), y un test tipo t de una muestra cuando se probaba en significado de los ángulos medios entre incursiones estacionarias sucesivas, distancia media entre refugios estacionarios

y ángulo direccional medio durante movimientos nómades. Cada uno de estos resultados es presentado en la siguiente sección. El análisis estadístico fue llevado a cabo utilizando el paquete estadístico R (R Development Core Team, 2009), mientras que el procesamiento de la data fue hecho con scripts escritos en el lenguaje de programación Python.

## RESULTADOS

### Parámetros ecológicos básicos

Establecimos la densidad de colonias de *E. burchellii* en Cocha Cashu en 4.9 colonias por cada 100 hectáreas. El ancho promedio del forrajeo en fase nómade fue de 12.1 metros ( $n = 259$ ,  $SD = 7.2$ ), mientras que el ancho promedio de forrajeo en fase estacionaria fue de 9.14 m ( $n = 222$ ,  $SD = 6.2$ ). La velocidad promedio de forrajeo fue de 14.3 m/h ( $n = 179$ ,  $SD = 3.8$ ) (**Tabla 1**).

En general, las colonias de hormigas legionarias observadas en Cocha Cashu fueron más abundantes que las de IBC; también tuvieron una fase nómade más corta, se movieron a distancias menores entre sus refugios estacionarios y migraron con menor frecuencia durante su fase nómade que en la IBC. El ancho de los enjambres observados en fase nómade fueron dos veces más grandes que los encontrados en IBC (**Tabla 1**). El resumen de la data recogida en IBC para estas mediciones no incluye una desviación estándar, por lo tanto, comparaciones estadísticas a nivel de población (como las de la prueba  $t$ ) no están disponibles.

### Pregunta 1. ¿Las colonias de hormigas *E. burchellii* que habitan los bosques de llanura amazónicos minimizan la re-explotación de áreas en las que han incursionado recientemente?

Evidencia basada en análisis de distancia recorrida entre los refugios de la fase nómade, ángulos de forraje de la colonia y la dirección escogida durante las migraciones nómades, sugieren que el comportamiento de *E. burchellii* minimiza la re-explotación de áreas que han sido recientemente depredadas. Discutimos los detalles de estas observaciones a continuación.

### Distancia entre refugios

Una colonia de hormigas legionarias puede evitar áreas forrajeadas recientemente al separar sus refugios estacionarios más de lo que podría esperarse si esto fuera realizado por un sistema aleatorio (Franks & Fletcher, 1983). La distancia media entre los refugios nómades en una colonia determinada en Cocha Cashu fue de 78.0 metros ( $n = 351$ ,  $SD = 44.0$  m), mientras que la distancia entre refugios estacionarios sucesivos fue de 489.5 m ( $n = 29$ ,  $SD = 231.5$  m). Ninguno de estos resultados es

significativamente diferente a los de IBC ( $t = -0.96$ ,  $df = 740$ ,  $P = 0.337$  and  $t = -0.65$ ,  $df = 63$ ,  $P = 0.52$ , respectivamente). Si una colonia se moviera de forma aleatoria de un refugio a otro durante la fase nómada, la distancia esperada entre los refugios sería de 270.4 m (ecuación de Pearson, 1906; en Franks y Fletcher, 1983). La distancia promedio entre los refugios estacionarios fue significativamente mayor a la esperada mediante un sistema aleatorio ( $t = 5.1$ ,  $df = 28$ ,  $P < 0.001$ ).

**Tabla 1.** Data comparativa para enjambres de hormigas *E. burchellii* en dos sitios neotropicales: Estación Biológica Cocha Cashu e Isla Barro Colorado (IBC), Panamá.

	<i>Cocha Cashu</i>	<i>n</i>	SD	IBC	<i>n</i>	SD
Densidad de la colonia (por cada 100 ha)	4.9	-	-	3.2	-	-
Duración de la fase nómada (días)	12	48	2.6	15 <sup>a</sup>	42	-
Duración de la fase estacionaria (días)	21	54	1.8	20 <sup>a</sup>	51	-
Distancia entre refugios estacionarios (m)	489.5	29	231.5	529 <sup>b</sup>	38	-
Distancia entre refugios nómades (m)	78	351	44	80.9 <sup>c</sup>	512	43
Ángulo medio entre recolocaciones sucesivas	3.46	68	88.2	8.29 <sup>d</sup>	56	52.11
Divergencia promedio	62	263	46.2	-	-	-
Ángulo medio entre incurSIONES sucesivas estacionarias	129.3	480	60.1	123 <sup>d</sup>	41	40
Ancho del enjambre nómada (m)	12.1	259	7.2	6 <sup>c</sup>	-	-
Ancho del enjambre estacionario (m)	9.14	222	6.2	6 <sup>c</sup>	-	-
Velocidad de forrajeo (m/h)	14.3	179	3.8	14.8 <sup>c</sup>	113	-
% nom. De días sin emigración	30.7	736	-	14.1 <sup>a</sup>	860	-

El ángulo medio entre recolocaciones sucesivas es el cambio promedio de dirección de migración entre dos noches sucesivas. La divergencia promedio es el valor promedio absoluto de divergencia entre una noche de migración y la siguiente. La data de IBC ha sido tomada de: a) Willis (1967), reanalizada por Schneirla (1971); b) Willis (1967), reanalizada por y Franks (1980); c) Willis (1967) y d) Franks y Fletcher (1983).

## Ángulos de forrajeo durante la fase estacionaria

El ángulo entre las sucesivas incursiones en busca de alimento de una colonia durante la fase estacionaria afecta la cantidad de superposición entre las nuevas áreas de forrajeo y las áreas recientemente forrajeadas ubicadas cerca de un refugio estacionario. Las hormigas legionarias de Cocha Cashu poseen un ángulo medio de  $129.3^\circ$  entre las incursiones estacionarias sucesivas ( $n = 480$ ,  $SD = 60.1$ ). El forrajeo sistemático alrededor de un refugio durante la fase estacionaria podría considerarse aleatorio si el ángulo medio entre incursiones sucesivas fuera  $90^\circ$  (Franks & Fletcher, 1983). El estimado para Cocha Cashu fue significativamente diferente a los movimientos al azar ( $t = 14.33$ ,  $df = 479$ ,  $P \approx 0$ ). Además, no hubo evidencia estadística significativa de que el ángulo medio de las hormigas legionarias en Cocha Cashu difiriera del ángulo óptimo para incursiones separadas de  $126.4^\circ$  ( $t = 1.057$ ,  $df = 479$ ,  $P = 0.291$ ) descrito por Franks y Fletcher (1983).

## Ángulos direccionales entre migraciones

Las colonias de hormigas legionarias de Cocha Cashu tienen un ángulo direccional medio para movimientos entre refugios nómades de  $3.46^\circ$  con  $SD = 88.2$  ( $n = 68$ ), lo cual no es diferente desde el punto de vista estadístico a los cero grados ( $t = 0.323$ ,  $df = 67$ ,  $P = 0.747$ ). Usando la misma data, calculamos la divergencia promedio entre senderos de migración de una noche a otra. En promedio, con 95% de confiabilidad, las colonias de *E. burrbellii* en Cocha Cashu giraron entre  $56.4^\circ$  y  $67.6^\circ$  ( $n = 68$ ,  $SD = 46.2$ ) entre senderos de migración de una noche a otra.

Observamos un total de 87 carreras con ángulos direccionales consecutivos, entre un total de 182 ángulos direccionales medidos durante las fases nómades. La distribución bootstrap de carreras es aproximadamente normal con una media de 66 carreras ( $SD = 5.8$ ) y resulta en un valor bootstrapped  $P$  de 0.0001. Este valor  $P$ , junto con un número de carreras más alto de lo esperado, implica que existe evidencia significativa de que las colonias giran en direcciones opuestas a partir del ángulo direccional del día anterior de forma más frecuente de lo que se esperaría si este fenómeno se realizara de forma aleatoria.

Generalmente, esto implica que las colonias siguen una línea recta durante la fase nómade, en oposición a una curva, e intentan maximizar la distancia entre sus refugios estacionarios. Durante las fases estacionarias observamos 121 carreras de ángulos, de un total de 320 mediciones de ángulos direccionales de forrajeo. La distribución bootstrap media fue aproximadamente 130 con un valor  $P$  de 0.123, la cual muestra que el número de carreras no fue estadísticamente diferente que las direcciones aleatorias.

## Pregunta 2. ¿Cuál es la evidencia de campo de que las colonias de *E. burchellii* practican la evitación inter-colonias?

Franks y Bossert (1983) usaron un modelo de simulación para determinar que las colonias se evitaron unas a otras de forma activa en IBC, pero observaciones actuales de evitación inter-colonias son raros y están limitados a un solo estudio (Swartz, 1997). Nosotros observamos tres colisiones entre colonias durante 18.5 meses de observación diaria y 601 migraciones. En cada caso, ambas colonias involucradas estuvieron en fases estacionaria e inusualmente cerca de la otra (los refugios estuvieron a un promedio de 65.3 metros).

Reportamos sobre los detalles de estas colisiones para complementar lo poco que se conoce sobre el comportamiento de las colonias durante los encuentros inter-colonias. En primera instancia, la Colonia A utilizó un tronco hueco como refugio durante tres días hacia el final de su fase nómada. Luego, emigró de este sitio y escogió un refugio estacionario ubicado a 26 metros, en un gran tronco hueco. Cuatro días después, la Colonia B se mudó al tronco que la Colonia A había ocupado previamente y armó su refugio estacionario en la misma área del árbol que había usado la Colonia A. Ambas colonias permanecieron a 26 metros una de otra durante 23 días, la duración de la fase estacionaria de la Colonia A. Ambas colonias chocaron mientras forrajaban desde sus refugios estacionarios al menos una vez.

Esta colisión resultó en la retirada total de la Colonia A hacia su refugio y el inicio de un nuevo ángulo de forrajeo. Por su parte, la Colonia B retrocedió por su trayectoria inicial (en el sitio de contacto) en aproximadamente 90°. La segunda colisión que observamos ocurrió entre dos colonias estacionarias que, durante 15 días, utilizaron árboles huecos separados por 45 metros. La trayectoria de forrajeo de la Colonia C los llevó directamente hacia el refugio de la Colonia D, que también estaba forrajando. La Colonia C dejó de buscar alimento, se retiró a su refugio y cambió de dirección. En el tercer encuentro, las colonias E y F se encontraron a medio camino de sus respectivos refugios estacionarios, ya que ambas se encontraban forrajando en direcciones opuestas. Ambas colonias tenían frentes dispersos, que se interconectaban en un espacio mayor a 30 metros, y las hormigas se retiraron a refugios separados en día siguiente a la interacción.

El reuso de refugios durante la misma temporada por colonias separadas fue muy raro. De 712 ubicaciones de refugios (de un total de 2,101 refugios monitoreados), hubo tres situaciones de reutilización de otra colonia dentro de la misma temporada de campo. La primera es descrita líneas arriba; en las otras, una colonia nómades utilizó el sitio de refugio de una colonia estacionaria que

lo había abandonado 20 días antes, y una colonia estacionaria que reutilizó el mismo sitio estacionario de una colonia que había emigrado tres días antes.

Además de los choques entre colonias, calculamos siete eventos donde una colonia emigró a través de la trayectoria de emigración de otra colonia, <21 días después de que la primera había pasado ( $n = 331$  emigraciones conocidas). Seis de los siete cruces observados ocurrieron 11-19 días después que la primera colonia había pasado, mientras que la séptima ocurrió solo 2 días después. No se observó comportamiento de desviación en alguno de estos cruces.

## DISCUSIÓN

### Optimización intra-colonial

Patrones de movimiento de incursiones estacionarias sucesivas en Cocha Cashu no fueron, en promedio, significativamente diferentes al ángulo óptimo descrito por Franks y Fletcher (1983) en IBC. El mayor tamaño de nuestra muestra ( $n = 480$  vs. 41 para IBC) añade peso a su hallazgo de que las hormigas legionarias parecen optimizar sus ángulos de forrajeo alrededor de su refugio para minimizar la re-explotación de áreas recientemente aprovechadas en su fase estacionaria. Estos resultados difieren de la conclusión alcanzada por Swartz (1997) para las hormigas legionarias en Costa Rica. Nuestro análisis de tipo *bootstrap* de ángulos direccionales de forrajeo en fase estacionaria muestran que aunque el ángulo direccional medio de forrajeo diario es casi óptimo, la “selección” de un ángulo exacto no es necesariamente un patrón en forma de tirabuzón alrededor de un refugio estacionario. En vez de ello, el ángulo direccional diario parece ser seleccionado de forma aleatoria, desde una dirección horaria o otra antihoraria a partir del ángulo de forrajeo previo.

El hábitat de llanura inundable de Cocha Cashu hace que algunas áreas sean inadecuadas temporalmente para *E. burchellii* debido a la inundación (S. Willson, observación personal). Durante los meses particularmente lluviosos, las depresiones en el paisaje se tornan en pantanos, que permanecen inundados durante varios meses. En otras áreas, el paisaje se convierte en un mosaico de “islas” en medio del bosque inundado, o permanecen lo suficientemente secas como para que las hormigas legionarias puedan forrajear sin impedimentos a lo largo de toda la temporada de lluvias. Al menos en algunas partes de la temporada de lluvias, las hormigas *E. burchellii* no pueden seguir trayectorias rectas al forrajear debido a las depresiones y las áreas húmedas. Aunque esto puede disminuir la distancia en que se mueven las hormigas legionarias entre

refugios estacionarios sucesivos, la distancia media estimada en Cocha Cashu no fue significativamente diferente que la de IBC ( $t = 0.96$ ,  $df = 741$ ,  $P = 0.337$ ). Franks y Fletcher (1983) encontraron que las colonias de IBC maximizan la distancia entre refugios estacionarios sucesivos al seguir básicamente el mismo rumbo de la brújula que la tomada en día anterior. Nuestro análisis del movimiento nómade sugiere que las colonias cambian sus ángulos direccionales horarios y antihorarios de forma más frecuente que la esperada en un sistema aleatorio. Esto añade un respaldo adicional a que las colonias intentan maximizar la distancia entre refugios estacionarios sucesivos al seguir trayectorias rectas más que un camino aleatorio (ver Britton *et al.*, 1996, para modelos matemáticos acerca de la cuestión de migraciones largas vs. cortas).

### **Intentos de depredación en una colonia pueden comprometer la optimización del movimiento**

Un aspecto interesante de la optimización del forrajeo y la selección de los sitios de refugio que requiere mayor investigación es el impacto de los eventos de depredación en las colonias de hormigas legionarias. La depredación puede reducir patrones observados de optimización ya que añade presiones externas en una colonia para cambiar sus patrones de movimiento “óptimos” en respuesta de una amenaza real o percibida para la integridad del refugio, las larvas y/o un reina. Se sugiere que la depredación realizada por mamíferos juega un rol en los patrones de migración de las hormigas africanas *Dorylus (Anomma) molestus* (Schöning *et al.*, 2005); nosotros observamos dos eventos que indicaron depredación que afectaron patrones de migración de *E. burchellii*. Las hormigas legionarias neotropicales parecen tener un mucho menor número de depredadores mamíferos que sus contrapartes africanas (Schöning *et al.*, 2005). Uno de estos es el oso hormiguero bandera (*Myrmecophaga tridactyla*). Los osos bandera son raros en el bosque tropical y se alimentan de múltiples colonias de hormigas (de diversas especies) cada días, consumiendo un número de hormigas de cada colonia (Emmons, 1990). Observamos dos interacciones entre osos bandera y colonias de *E. burchellii* en Cocha Cashu. Un encuentro fue notable debido a que interrumpió completamente el comportamiento normal de forrajeo y migración de la colonia. Encontramos el oso hormiguero a las 14:45 horas parado entre los senderos de las hormigas, a <15 m de un refugio terrestre expuesto de *E. burchelli*. Las hormigas habían detenido el forrajeo y estaban en proceso de migración total a lo largo de un tortuoso rastro químico hacía un nuevo sitio ubicado <10 metros más allá, en la rama de un árbol a 4 metros sobre el suelo. La colonia estaba en el tercer día de su fase nómade. Durante los siguientes 2 días, la colonia permaneció en su

refugio arborícola y no salió a buscar alimento. En el sexto día de su fase nómada el forrajeo se reinició, y la colonia movió su refugio fuera del árbol esa noche. Tampoco volvimos a ver al oso hormiguero. Este fue la única vez en que observamos una colonia nómada deteniendo su diaria búsqueda de alimento o emigrando a un nuevo refugio a media tarde. Vemos esta anécdota como una clara evidencia que existen otros factores ambientales, desde agua estancada a la evitación de depredadores, que pueden forzar a las hormigas legionarias a escoger patrones de movimiento “menos óptimos” en un día determinado.

### **Evitación inter-colonias**

Aunque simulaciones de interacciones de múltiples colonias hechas por Franks y Bossert (1983) sugieren que existen mecanismos para la evitación de las colonias, nuestras observaciones constituyen las primeras en probar los patrones de movimiento de las colonias de *E. burchelli* en el campo en busca de evidencia de evitación intra-específica. Los senderos de feromonas de las hormigas legionarias *E. hamatum* son insolubles en el agua e insensible a la luz y el calor por al menos 31 días (Schneirla & Brown, 1950; Blum & Portocarrero, 1964). Franks y Fletcher (1983) sugieren que los senderos de feromonas pueden proveer información a otras colonias conespecíficas sobre un área que ha sido recientemente forrajada. Asimismo, ellos predicen que una colonia debería detectar los senderos químicos y desviarse de las áreas depredadas. Nuestra data obtenida a partir de observaciones reales a las interacciones entre las colonias no apoyan totalmente esta predicción.

Una mayor densidad de colonias en Cocha Cashu debería traducirse en una mayor interacción entre colonias en comparación con las de IBC (4.9 vs. 3.2 colonias/100 ha). Las hormigas legionarias de Cocha Cashu mostraron un bajo rango de colisión, aunque no siempre evitaron los senderos de feromonas de otras colonias dejados en las 3 semanas previas. De hecho, dos colonias reusaron el mismo sitio de refugio, tres días después de la salida de una colonia estacionaria. Esto indica que las feromonas específicas de cada colonia no son necesariamente repulsivas para las demás. Debido a que los refugios se dividen por fisión durante la temporada seca, es posible que esta forma de reúso se haya dado entre colonias hermanas, meses después de que la fisión haya tenido lugar.

### **Comparaciones entre cocha Cashu e IBC: ¿qué podemos aprender?**

La densidad de hormigas legionarias en Cocha Cashu es más de 50% mayor que en IBC. Adicionalmente, las hormigas legionarias posee una fase nómada

más corta y la distancia entre refugios estacionarios es en promedio 40 metros más corta que las de IBC. Estas también emigran con menor frecuencia durante su fase nómada que las de IBC. Nosotros sugerimos que el hábitat de llanura inundable de Cocha Cashu provee una mayor base de presas para las colonias de *E. burchellii* y afecta a la optimización al permitir a las hormigas permanece en un área de forrajeo durante un mayor tiempo. Es bien sabido que la calidad del hábitat afecta la abundancia de insectos, y ambiente seco y montañosos de IBC es bastante diferente desde el punto de vista ecológico que los húmedos bosques de la Amazonía suroccidental (Levings & Windsor, 1982; Levings & Windsor, 1984; Richards & Windsor, 2007).

La amplitud media de los enjambres de hormigas en fase nómada en Cocha Cashu es el doble de los encontrados en IBC y esto se puede deber a diferencias en el tamaño medio de las colonias en ambos sitios. Estas diferencias, junto a otras en la densidad de las colonias, pueden afectar el impacto que *E. burchellii* tiene en la base de presas herbívoras de cada área, particularmente las hormigas sociales. En un modelo de simulación, Franks y Bossert (1983) encontró que, en un tiempo determinado, la comunidad de presas de las hormigas en la mitad de su área de estudio estaba atravesando el proceso de sucesión. Las hormigas legionarias actúan como depredadores clave al eliminar poblaciones de una hormiga competidora dominante en la hojarasca, la cual provee espacio competitivo para moverse a otras especies de hormigas menos dominantes (Kaspari & O'Donnell, 2003). En ese sentido, las hormigas legionarias incrementan la diversidad de especies de hormigas y alteran los regímenes de abundancia de múltiples especies de insectos sociales. Diferencias en población y parámetros ecológicos para este depredador clave a lo largo de los neotrópicos pueden ayudar a explicar la gradiente latitudinal de biodiversidad de los insectos sociales en los trópicos.

De forma alternativa, ¿son estas diferencias un artefacto del estatus de IBC como una isla seca y montañosa en medio de las tierras bajas del neotrópico, con quizás una baja abundancia de insectos-presa anormal? O ¿Cocha Cashu tiene una relativamente alta abundancia de insectos-presa debido a su ubicación en bosques temporalmente inundables de la llanura aluvial? Muestras de insectos herbívoros de IBC (Willis, 1976; Levings & Windsor, 1982) indican una alta estacionalidad en la abundancia de insectos. El desecamiento del bosque en IBC debido a los efectos viento y el aislamiento puede causar una disminución general en la abundancia de los artrópodos herbívoros en el tiempo debido a la desecación (ver Levings & Windsor, 1982 para una discusión sobre los efectos de una severa temporada seca). Se

requiere de mediciones estandarizadas de artrópodos herbívoros en Cocha Cashu, ya que diferencias en técnicas de muestreo afectan las densidades estimadas (Levings & Windsor, 1982). Hoy en día, las densidades relativas de artrópodos herbívoros entre ambos sitios permanecen desconocidas.

## CONCLUSIÓN

Los parámetros presentados aquí para las hormigas legionarias de Cocha Cashu proveen un estudio que contrasta con el realizado en IBC, Panamá. Específicamente, encontramos que en el sitio de investigación de Cocha Cashu la densidad de las colonias es mayor, las migraciones son menos frecuentes y las colonias siguen un patrón de forrajeo ligeramente diferente que aquellas de IBC. Esto no debería sorprender si se considera que el ambiente de IBC ha experimentado los efectos del aislamiento, la sequedad y la pérdida de depredadores mayores, y puede no ser representativo para la mayoría de bosques neotropicales de tierras bajas (Willis, 1974; Glanz, 1982, 1990; Robinson, 1999, 2001; Condit *et al.*, 1996; Condit, 1998). Es importante contar con data sobre historia natural de las hormigas legionarias en múltiples sitios, de forma que los investigadores puedan mejorar su conocimiento de cómo las poblaciones de esta especie clave difieren a lo largo de diversas áreas geográficas, y las consecuencias que tienen estas diferencias tanto en las presas principales de las hormigas legionarias como en las aves que siempre siguen a estas hormigas (Willson, 2004). Conforme la fragmentación de los bosques en el neotrópico se hace más penetrante, conservacionistas y autoridades ambientales tomarán a especies como las hormigas legionarias, que son intolerantes a la fragmentación, como especies indicadoras de la salud de los bosques tropicales (Harper, 1989).

## AGRADECIMIENTOS

S. Willson desea agradecer a sus asistentes de campo, que son muy numerosos como para nombrarlos, por su dedicación y enorme esfuerzo para ayudar a recolectar estas data a lo largo de 11 años. Agradecimientos especiales a John Terborgh y el equipo de Cocha Cashu por hacer de la estación un hermoso lugar para vivir y trabajar. Rex Cocroft, Aaron Savit y Brad Baldwin proveyeron útiles comentarios y sugerencias a los primeros borradores de este manuscrito. Agradecemos a Nigel Franks y a un revisor anónimo por sus perspicaces comentarios realizados a un último borrador. Este estudio fue realizado con el apoyo de la beca Teagle Foundation, dos becas de Trans World Airlines (TWA), una beca de la Graduate Assistance in Areas of National Need (GAANN), una beca de Organización de Estados Americanos (OEA), una beca de Ford-Knight a través del Earlham College y una beca de Center for International and Intercultural Studies (CIIS) a través de la St. Lawrence University (todas obtenidas por S. Willson).

## LITERATURA

Akre R.D. & Rettenmeyer C.W. 1966. Behavior of Staphylinidae associated with army ants (Formicidae: Ecitonini). *J. Kans. Entomol. Soc.* 39: 745-782.

Berghoff S.M., Wurst E., Ebermann E., Sendova-Franks A.B., Rettenmeyer C.W., Franks N.R. 2009. Symbionts of societies that fission: mites as guests or parasites of army ants. *Ecol. Entomol.* 34: 684-695.

Blum M.S. & Portocarrero C.A. 1964. Chemical releasers of social behavior. IV. The hindgut as the source of the odor trail pheromone in the neotropical army ant genus *Eciton*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 57: 793-794.

Boswell G.P., Britton N.F., Franks N.R. 1998. Habitat fragmentation, percolation theory and the conservation of a keystone species. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 26: 1921-1925.

Boswell G.P., Franks N.R., Britton N.F. 2000. Habitat fragmentation and swarm raiding army ants. In: *Behavior and Conservation* (Gosling L.M. and Sutherland W.J., Eds). Cambridge University Press, Cambridge. pp 141-158.

Bradley J.V. 1968. *Distribution-free Statistical Tests*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. 450 pp

Britton N.F., Partridge L.W., Franks N.R. 1996. A mathematical model for the population dynamics of army ants. *Bull. Math. Biol.* 58: 471-492.

Condit R. 1998. Ecological implications of changes in drought patterns: Shifts in forest composition in Panama. *Climatic Change* 39: 413-427.

Condit R., Hubbell S.P., Foster R.B. 1996. Changes in tree species abundance in a neotropical forest: Impact of climate change. *J. Trop. Ecol.* 12: 231-256.

Couzin I.D. & Franks N.R. 2003. Self-organized lane formation and optimised traffic flow in army ants. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270: 139-146.

Emmons L.H. & Feer F. 1990. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. University of Chicago Press, Chicago. 281 pp.

Franks N.R. 1982a. A new method for censusing animal populations: The number of *Eciton burchellii* army ant colonies on Barro Colorado Island, Panama. *Oecologia* 52: 266-268.

Franks N.R. 1982b. Ecology and population regulation in the army ant *Eciton burchellii*. In: *The Ecology of a Tropical Forest* (Leigh Jr. E.G., Rand A.S. and Windsor D.M., Eds), Smithsonian Institution Press, Washington. pp 389-395.

Franks N.R. & Bossert W.H. 1983. The influence of swarm raiding army ants on the patchiness and diversity of a tropical leaf litter ant community. In: *Tropical Rain Forest: Ecology and Management* (Sutton S.L., Whitmore T.C., Chadwick A.C., Eds). Blackwell, Oxford. pp 151-163.

Franks N.R. & Fletcher C.R. 1983. Spatial patterns in army ant foraging and migration: *Eciton burchellii* on Barro Colorado Island, Panama. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 261-270.

Franks N.R., Gomez N., Goss S., Deneubourg J.L. 1991. The blind leading the blind in army ant raid patterns: testing a model of selforganization. *J. Insect Behav.* 4: 583-607.

Glanz W.E. 1982. The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado Island: censuses and long-term changes. In: *The Ecology of a Tropical Forest* (Leigh Jr. E.G., Rand A.S. and Windsor D.M., Eds). Smithsonian Inst. Press, Washington. pp 455-468.

Glanz W.E. 1990. Neotropical mammal densities: How unusual is the community on Barro Colorado Island, Panama? In: *Four Neotropical Forests* (Gentry A.H., Ed). Yale University Press, New Haven. pp 287-313.

Harper L.H. 1989. The persistence of ant-following birds in small Amazonian forest fragments. *Acta Amazônica* 19: 249-263.

Hölldobler B. & Wilson E.O. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge. 731 pp.

Hooge P.N. & Eichenlaub B. 1997. *Animal movement extension to Arcview*. Vers. 1.1. Alaska Science Center: Biological Science Office, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, U.S.A.

Kaspari M. & O'Donnell S. 2003. High rates of army ant raids in the Neotropics and implications for ant colony and community structure. *Evol. Ecol. Res.* 5: 933-939.

Leigh E.G. 1972. The golden section and spiral leaf arrangement. *Conn. Acad. Sci. Trans.* 44: 163-176.

Levings S.C. & Windsor D.M. 1982. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. In: *The Ecology of a Tropical Forest* (Leigh Jr. E.G., Rand A.S. y Windsor D.M., Eds). Smithsonian Inst. Press, Washington. pp 355-387.

Levings S.C. & Windsor D.M. 1984. Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 16:125-131.

O'Donnell S., Lattke J., Powell S. & Kaspari M. 2007. Army ants in four forests: geographic variation in raid rates and species composition. *J. Anim. Ecol.* 76: 580-589.

Pearson K. & Blakeman J. 1906. *Mathematical contributions to the theory of evolution. XV. A mathematical theory of random migration*. Drapers' Company Research Memoirs: Biometric Series III. Cambridge University Press, London.

R Development Core Team. 2009. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

Rettenmeyer C.W. 1962. The behavior of millipedes found with neotropical army ants. *J. Kans. Entomol. Soc.* 35: 377-384.

Rettenmeyer C.W. 1963a. Behavioral studies of army ants. *Univ. Kans. Sci. Bull.* 44: 281-465.

Rettenmeyer C.W. 1963b. The behavior of Thysanura found with army ants. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 56: 170-174.

- Richards L.A. & Windsor D.M. 2007. Seasonal variation of arthropod abundance in gaps and the understorey of a lowland moist forest in Panama. *J. Trop. Ecol.* 23: 169-176.
- Robinson W.D. 1999. Long-term changes in the avifauna of Barro Colorado Island, Panama, a tropical forest isolate. *Conserv. Biol.* 13: 85-97
- Robinson W.D. 2001. Changes in abundance of birds in a Neotropical forest fragment over 25 years: A review. *Anim. Biodiv. Conserv.* 24: 51-65.
- Schöning C., Washington M.N. & Franks N.R. 2005. Temporal and spatial patterns in the emigrations of the army ant *Dorylus (Anomma) molestus* in the montane forest of Mt. Kenya. *Ecol.Entomol.* 30: 532-540.
- Schneirla T.C. 1971. *Army Ants: A Study in Social Organization.* (Topoff H.R., Ed). W.H. Freeman and Co., San Francisco. 349 pp.
- Schneirla T.C. & Brown R.Z. 1950. Army-ant life and behavior under dry season conditions, 4: Further investigation of cyclic processes in behavioral and reproductive functions. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 95: 263-353.
- Swartz M.B. 1997. Behavioral and population ecology of the army ant *Eciton burchellii* and ant-following birds. Ph.D. thesis, Univ. Texas, Austin.
- Willis E.O. 1967. The behavior of bicolored antbirds. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 79: 1-132.
- Willis E.O. 1976. Seasonal changes in the invertebrate litter fauna on Barro Colorado Island, Panama. *Rev. Bras. Biol.* 36: 643-657.
- Willis E.O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol. Monogr.* 44: 153-169.
- Willson S.K. 2004. Obligate army-ant-following birds: A study of ecology, spatial movement patterns, and behavior in Amazonian Peru. *Ornithol. Monogr.* 55. 67 pp.
- Wrege P.H., Wikelski M., Mandel J.T., Rassweiler T., Couzin I.D. 2005. Antbirds parasitize foraging army ants. *Ecology* 86: 555-559.

# Dispersión de semillas por monos araña en la Estación Biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu, Perú\*

Ana Cristina Palma<sup>1,2,3</sup> & Pablo R. Stevenson<sup>1,2</sup>

## RESUMEN

Los monos araña (*Ateles spp.*) pueden dispersar semillas de muchas especies diferentes de plantas, pero aún son pocos los trabajos científicos cuantificando su papel como dispersores. En este trabajo nos propusimos cuantificar distancias de dispersión de semillas generadas por estos primates en la Estación Biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu, Perú. El propósito fue corroborar si los machos, que tienen distancias diarias recorridas más amplias, dispersan semillas más lejos que las hembras. Realizamos seguimientos dirigidos y utilizamos mapas y los datos colectados para estimar las distancias de dispersión. Adicionalmente, cuantificamos el comportamiento, la dieta y los patrones de dispersión de semillas. Encontramos que durante el periodo de estudio (enero-junio de 2006), los monos araña basaron su dieta en frutos maduros (ca. 90%) y no hubo diferencias estadísticas en dieta o actividades entre machos y hembras. De las 62 especies de plantas usadas, 47 fueron utilizadas por sus frutos y de 36 se encontraron semillas en las 89 muestras fecales recolectadas. Las especies para las cuales los monos manipularon más semillas en actividades de consumo fueron a su vez las más dispersadas. Únicamente especies con semillas muy grandes (> 5 gr) fueron consumidas por los monos y sus semillas dejadas debajo de los árboles parentales. Las distancias de dispersión fueron en promedio de 414 m; no se detectaron

1. Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología. Universidad de Los Andes Bogotá, Colombia.

2. Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena.

\* Este estudio fue publicado anteriormente en el libro: Primatología En Colombia: Avances al principio del milenio, editado por Victoria Pereira-Bengoa, Pablo R. Stevenson, Marta Lucía Bueno y Fernando Nassar-Montoya. Fundación Universitaria San Martín, 2010. Se publica nuevamente con autorización de los editores.

3. Centre for Tropical Environmental and Sustainability Science and School of Marine and Tropical Biology, James Cook University, Cairns, QLD 4878, Australia.

diferencias entre machos y hembras, posiblemente porque las rutas usadas por ellos son curvas. Estimamos que la población de monos araña estaría dispersando cerca de 400.000 semillas al día por km<sup>2</sup>; sin embargo, este valor puede estar subestimado. Los resultados de éste estudio ratifican el excelente papel que cumplen como dispersores de semillas los monos de la subfamilia Atelinae.

## ABSTRACT

Spider monkeys (*Ateles* spp.) have been reported to be efficient seed dispersers, but there are still few studies quantifying their dispersal roles. The main aim of this study was to estimate seed dispersal distances to test the hypothesis that males, which travel farther than females, disperse seeds at greater distance than females. We used focal animal sampling and maps and the data collected to estimate dispersal distances. Additionally, we recorded behavior, diet, and seed dispersal patterns for a population in Estación Biológica Cocha Cashu, Manu National Park, Peru. During the study (January-June 2006), we observed spider monkeys consuming mainly ripe fruits (ca. 90% of their feeding time), and we did not find statistical differences in diet and activity between males and females. Out of 62 plant species used during the study, 47 were consumed for their fruits and 36 of them were registered intact in fecal samples (N= 89). The species with high representation in the diet, in terms of the number of seeds manipulated, were also frequently dispersed. Only for few species with large seeds (> 5gr) the monkeys consumed the fruits and left the seeds under the parental plant. On average, dispersal distances were 414 m, and there were no differences between males and females, possibly because of the curved travel patterns in the forest. We estimate that the population of spider monkeys is dispersing about 400,000 seeds per day by km<sup>2</sup>; however, this value may be underestimated. The results of this study verified the excellent seed dispersal roles performed by Atelinae monkeys.

## INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es uno de los procesos iniciales que determina la distribución final de los individuos de plantas dentro de una población y permite la colonización de nuevos hábitats (Schupp, 1988; Sist, 1989; Nathan & Muller-Landau, 2000). Este proceso, además, afecta la estructura y el flujo genético de las poblaciones de plantas (Hamrick *et al.*, 1993; Martínez-Ramos & Soto-Castro, 1993). Los procesos de dispersión también se ven involucrados en las dinámicas de regeneración de los bosques, y por lo tanto en el mantenimiento a largo plazo de las comunidades de plantas (Lambert & Garber, 1998; Webb & Peart, 2001).

Los animales frugívoros tienen un papel muy importante en estos procesos de dispersión en los bosques húmedos tropicales. Por una parte, la gran mayoría

de especies de plantas en estos ambientes produce frutos carnosos para atraer dispersores (Howe & Smallwood, 1982; Chapman, 1995) y así, diseminar sus semillas. Adicionalmente, las plantas en estos ambientes se ven beneficiadas por los procesos de dispersión, debido a que su éxito reproductivo aumenta al colonizar lugares adecuados para su desarrollo y/o evitar procesos densodependientes negativos (Augspurger, 1983; Clark & Clark, 1984; Wills *et al.*, 1997; Terborgh *et al.*, 2002; Stevenson, 2006). En última instancia, el futuro de las semillas depende de la eficacia de los frugívoros que las dispersan (Schupp, 1993). Janzen (1970) y Connell (1971) sugieren que la alta densidad de semillas y plántulas bajo árboles parentales atrae depredadores, lo que disminuye la probabilidad de supervivencia de semillas y plántulas. Del mismo modo, según la teoría, bajo los parentales y conoespecíficos se puede presentar una mayor competencia intra-específica y una mayor probabilidad de contagio de patógenos entre plántulas (Connell, 1971; Augspurger, 1983). Esta alta mortalidad cerca de los parentales o conoespecíficos podría favorecer la alta diversidad de las comunidades vegetales ya que las semillas de especies poco abundantes tienen mayor probabilidad de regeneración lejos de conoespecíficos, que las semillas de especies abundantes, las cuales tendrán un reclutamiento más limitado puesto que la probabilidad de que queden lejos de un conoespecífico y puedan regenerar es menor (Schupp, 1992).

La relación entre una planta con frutos y los animales dispersores de sus semillas es un mutualismo dinámico. El animal usa la fruta como alimento, mientras la planta depende de los procesos de frugivoría para diseminar sus semillas (Howe, 1986). Los primates constituyen un gran componente de la biomasa de frugívoros en algunas comunidades tropicales (Terborgh, 1983) y consumen grandes cantidades de semillas con los frutos que ingieren, semillas que después de ser defecadas suelen seguir siendo viables (Chapman, 1989; Stevenson, 2000). La dispersión comienza una vez el primate manipula el fruto y sus semillas pueden ser destruidas, tiradas bajo el parental, escupidas o pueden ser tragadas y ser depositadas con las heces a cierta distancia del parental (Corlett & Lucas, 1990; Lambert, 1997).

En bosques neotropicales, Chapman (1989) y Julliot (1996) han reportado la importancia del papel de *Ateles geoffroyi*, *Alouatta palliata*, *A. seniculus* y *Cebus capucinus* como dispersores de semillas. Sin embargo, la mayor dificultad es saber qué tan efectivamente son dispersadas diferentes semillas, ya que la eficiencia de la dispersión depende de una serie de procesos como la calidad y la cantidad de dispersión (Schupp, 1993), que deberían ser evaluados sobre el éxito reproductivo de las plantas a largo plazo. La cantidad de la dispersión de semillas se refiere al número total de semillas removidas del árbol parental. La calidad de la dispersión

depende de dos factores principales: 1. El tratamiento que recibe la semilla, que puede afectar la capacidad de germinación después de pasar por el tracto digestivo y 2. La densidad de semillas en la deposición y otras características del sitio de deposición que deben ser adecuadas para el desarrollo de la plántula, como buenas condiciones de luz (Schupp, 1993). Diferentes trabajos han determinado que la gran mayoría de los primates neotropicales que ingieren intactas las semillas, ejercen un tratamiento benévolo sobre ellas y las dispersan usualmente a distancias mayores a 50 m (Stevenson, 2000), donde los procesos denso y distancio-dependientes negativos no operan (Hubbell *et al.*, 2001). Por lo tanto, la mayor diferencia que se puede encontrar en la eficiencia de dispersión por parte de estos primates, radica en la identidad de especies que dispersan y la cantidad de semillas diseminadas (Ramos, 2007).

Diferencias en el tamaño corporal de los primates, la dieta, los patrones de movimiento, la morfología oral y digestiva, resultan en diferentes patrones de distancia y distribución de las semillas (Lambert & Garber, 1998). Los Atelinos son dispersores de semillas muy efectivos en términos de cantidad de semillas dispersadas (Chapman, 1989 y 1995; Julliot, 1996; Stevenson, 2000). Los monos araña (*Ateles* spp.) son los frugívoros más especializados dentro de la subfamilia (Peres, 1994). En Cocha Cashu, Parque Nacional Manu, los monos araña emplean el 75 por ciento de su tiempo de alimentación consumiendo frutos (Symington, 1988). Andresen (1999) encontró que, de junio a noviembre, los monos araña en Cocha Cashu tragaron y dispersaron semillas de 71 especies de plantas y no observó ningún evento de depredación de semillas (e.g., destruidas al ser masticadas o consumidas inmaduras), lo que hace pensar que *Ateles belzebuth chamek* es un importante dispersor en esta comunidad. Sin embargo, en su estudio no se cuantificaron las distancias a las que fueron depositadas las semillas de los parentales, entonces, aunque se sabe que dispersaron gran cantidad de semillas, no se sabe qué tan efectiva fue la dispersión en términos de alejar las semillas del parental. Russo (2004) reporta patrones agregados de dispersión de estos *Ateles* en el sitio de estudio; sin embargo, este estudio se basó únicamente en una especie de planta (*Virola calophylla*). Por lo tanto, aún no se han respondido preguntas claves con respecto a la cantidad de semillas que los monos araña pueden dispersar y las distancias de dispersión que generan los monos en este lugar.

Como todos los monos araña, *Ateles belzebuth chamek* tiene un sistema social de fisión-fusión, donde los individuos viajan en sub grupos que pueden cambiar en composición de día a día o incluso de hora a hora (Symington, 1988). Es decir, el tamaño y la composición del subgrupo no están rígidamente estructurados. Adicionalmente, se ha encontrado que las hembras de *Ateles* tienen patrones

de movimiento diferentes a los machos. Las hembras minimizan sus gastos de búsqueda de alimento usando pocos árboles que brinden grandes cantidades de frutos, mientras los machos, que no se encuentran bajo las mismas restricciones fisiológicas (embarazo, lactancia o cuidado de las crías), pueden minimizar el tiempo empleado en cada árbol y recorren mayores distancias, incrementando así las oportunidades de encontrarse con diferentes hembras y de patrullar los límites del rango de hogar del grupo (Muskin & Fischgrund, 1981; Van Roosmalen & Klein, 1988). Chapman (1990) encontró que los machos de *Ateles geoffroyi* usan más territorio y lo usan más uniformemente que las hembras, quienes tienden a restringir su área de movimiento cuando tienen crías y evitan las fronteras del territorio. Así mismo, Shimooka (2005) encontró para *Ateles belzebuth* que los machos consumen más frutos y viajan mayores distancias entre árboles de alimentación que las hembras. En Cocha Cashu los patrones de uso de rango de hogar también difieren entre machos y hembras (Symington, 1988). Las hembras concentran la mayoría de sus movimientos en una reducida porción (20-33%) del área de hogar total del grupo. Los machos, por su parte, distribuyen sus movimientos sobre una mayor proporción del rango de hogar total.

De acuerdo a características como el tamaño de los animales, su comportamiento social, sus movimientos y uso del hábitat, las especies de primates difieren en sus patrones de defecación, afectando así la dispersión de semillas. Los *Ateles* en general, debido a su particular sistema social, representan un interesante grupo de estudio. Por medio de este trabajo se quiere, primero, cuantificar los patrones de dispersión de semillas de *Ateles belzebuth chamek* y segundo, determinar si las diferencias de movimientos y uso del espacio entre machos y hembras tienen repercusiones significativas en la distribución espacial de las semillas y en las distancias a las que estas son alejadas de los parentales.

Se ha documentado que puede haber diferencias intra-específicas en los papeles de dispersión de semillas. Por ejemplo, en los monos choros (*Lagothrix sp.*) se ha evidenciado que individuos juveniles, por su tamaño pequeño, dispersan semillas menos anchas que las que dispersan los adultos (Stevenson *et al.*, 2005). A partir de estas observaciones, se puede predecir que el patrón de dispersión no debe diferir entre machos y hembras de *Ateles*, dado que el grado de dimorfismo en tamaño corporal es muy bajo en monos araña (Peres, 1994). El objetivo general del trabajo fue estudiar la dispersión de semillas de *Ateles belzebuth chamek* en la Estación Biológica de Cocha Cashu, para responder tres preguntas principales: 1. ¿Cuántas semillas son dispersadas por los *Ateles*, de las diferentes especies de plantas que ellos usan para consumir frutos? 2. ¿Cuál es el efecto de estos monos en la calidad de la dispersión de semillas, en términos

de las distancias del parental a las que son depositadas las semillas, y qué tipo de especies sufren depredación de semillas? 3. ¿Hay diferencias significativas entre la dispersión de machos y hembras? Para este último interrogante se tendrán en cuenta tres variables: cantidad de semillas dispersadas, tamaño de semillas dispersadas y distancias de dispersión.

## ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en la Estación Biológica Cocha Cashu, Perú. La estación se encuentra ubicada en el Parque Nacional Manú, al sur este de Perú (11°51'S, 71°19'W), en la región de Madre de Dios. La estación está ubicada en una terraza alta dentro de un plano de inundación que soporta selva húmeda tropical. La precipitación anual es de aproximadamente 2.600 mm y presenta estaciones de lluvia marcadas (Terborgh, 1983).

## MÉTODOS

El estudio se realizó entre enero y junio de 2006, cubriendo la época de abundancia de frutos (enero-abril) (Symington, 1988). Se realizaron seguimientos de animales focales pertenecientes a un grupo de *Ateles* de la zona (Grupo del Lago 1) y se tomaron registros instantáneos cada 5 minutos donde se registró la actividad del animal focal y su posición espacial (Altmann, 1974). Cuando el animal focal entró a un árbol de alimentación se midió la totalidad del tiempo empleado en alimentación, se estimó la cantidad de frutos ingeridos y se anotó el tipo de alimento (frutos, hojas, flores o madera) y las partes consumidas. Cuando el animal focal consumió frutos, se hicieron observaciones sobre la manipulación del fruto y las semillas. Para los análisis de dispersión de semillas y de patrones de actividad sólo se usaron los días completos de seguimientos (5:30-18:30) o medios días; de este modo, se colectaron 215 horas de observaciones focales. En total, el tiempo de observación de machos fue de 137 horas y el de hembras de 78 horas.

Para cuantificar la dispersión de semillas se determinó la cantidad (biomasa) de frutos removidos y la cantidad de semillas dispersadas por día, a partir de las heces colectadas de los individuos focales. Las muestras fecales fueron lavadas y posteriormente se cuantificó el número de semillas de cada especie. Las semillas de más de 3 mm de tamaño fueron contadas individualmente y para las más pequeñas su número en las deposiciones fue estimado en categorías (Stevenson, 2000). Para comparar el número de semillas dispersadas con las manipuladas, se cuantificaron tasas de manipulación de frutos, contando la cantidad de frutos consumidos durante 30 segundos, y se pesaron frutos de cada especie consumida ( $n=5$ ) para tener un peso promedio y así estimar la biomasa de frutos ingeridos.

Se registraron las posiciones de los árboles de alimentación para poder determinar qué tan lejos fueron llevadas las semillas de los parentales. Las distancias rectas entre el árbol de alimentación y el lugar de deposición se calcularon sobre mapas hechos en *AutoCad*, las trochas, todos los árboles de alimentación y sitios de colecta de heces fueron mapeados. Para aceptar una distancia válida de dispersión se siguió el protocolo propuesto por Stevenson (2000), donde solo se tienen en cuenta casos en los que el individuo focal se alimenta solamente una vez de un individuo de la especie de planta determinada, cuando no han salido semillas de esa especie en las horas iniciales del muestreo de muestras fecales y cuando ya se llevan varias horas siguiendo al individuo focal (para saber su historia reciente de alimentación).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Para hembras y machos los frutos fueron el principal componente de la dieta, seguido por hojas jóvenes. Los patrones de actividad fueron muy similares entre machos y hembras (**Tabla 1**). No encontramos diferencias significativas en el tiempo empleado en el consumo de frutos entre sexos ( $F= 0.93$ ,  $p= 0.34$ ,  $N= 24$ ), o de los otros ítems (incluyendo hojas, tierra/madera y hongos) ( $F= 3.80$ ,  $p= 0.07$ ,  $N= 17$ ). Por lo tanto, estos resultados apoyan estudios anteriores donde se resalta la alta especificidad de los monos araña por frutos maduros (Terborgh, 1983; Van Roosmalen & Klein, 1988; Andresen, 1999). Sin embargo, vale la pena recalcar que el estudio se realizó durante épocas generales de abundancia de frutos y por lo tanto, los porcentajes presentados acá podrían variar si se hubiera tenido en cuenta un período más largo de muestreo (Stevenson, 2003).

Durante el período de estudio se observó el uso de 62 especies de plantas, de las cuales la gran mayoría (47) fue usada por sus frutos (**Apéndice 1**). Aunque algunos frutos sólo fueron registrados para machos y otros para hembras (**Tabla 2**), por fuera del muestreo se pudo observar que no hubo ninguna especie de fruto que fuera consumida exclusivamente por los machos o las hembras. Se cuantificó la cantidad de semillas dispersadas por los animales focales. Un total de 89 muestras fecales fueron lavadas y analizadas. En total, fueron dispersadas 20.952 semillas. La gran mayoría de estas semillas corresponde a semillas pequeñas, menores de 2.0 mm (3 especies de *Ficus*). Si no se incluyen estas especies, un total de 1.916 semillas relativamente grandes fueron dispersadas.

**Tabla 1** (página siguiente). Porcentaje de instantes en los que los individuos focales fueron observados en distintas actividades y porcentaje de tiempo empleado en alimentación y en los diferentes ítems, para hembras y machos de monos araña observados en la Estación Biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu.

Actividad/Dieta	Hembra	Macho	N
Movimiento	26.5 ± 10.1	20.7 ± 6.3	4
Descanso	46.0 ± 11.2	53.2 ± 9.0	4
Otras	0.5 ± 0.2	1.4 ± 1.4	4
Alimentación	27.0 ± 17.2	24.7 ± 14.6	4
Fruto	83.1 ± 9.2	90.2 ± 6.6	4
Hojas	8.1 ± 9.6	1.1 ± 2.2	4
Semillas	1.1 ± 2.3	0.0 ± 0.0	4
Madera/Hongos	7.7 ± 7.0	8.7 ± 8.0	4

**Tabla 2.** Principales especies de plantas consumidas por sus frutos, indicando su peso y la biomasa que se estimó que ingirieron machos y hembras de monos araña durante el periodo de estudio en la Estación Biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu.

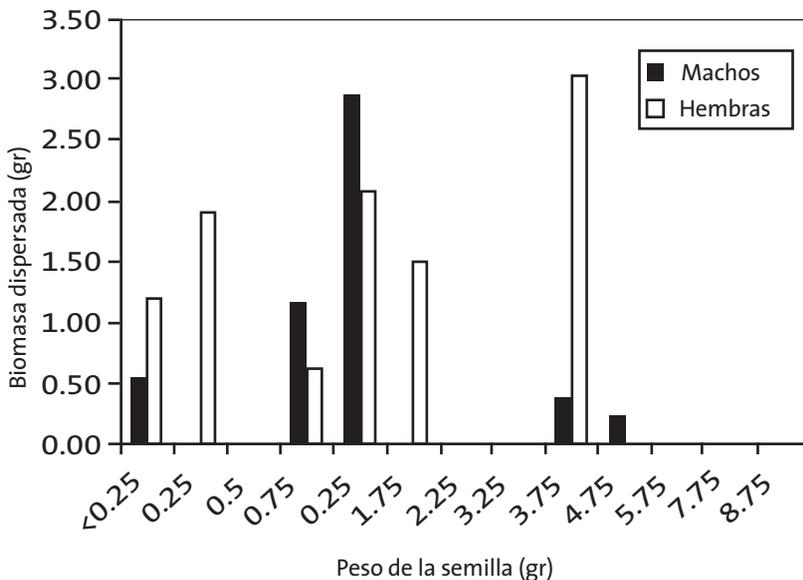
Especie	Peso (g)	Machos (kg)	Hembras	Total
<i>Matisia cordata</i>	87.1	2.3	14.8	17.1
<i>Jacaratia digitata</i>	73.4	4.7	6.6	11.3
<i>Micropholis melinoniana</i>	5.4	9.1	1.4	10.4
<i>Ficus killippi</i>	112.6	5.6	2.1	7.8
<i>Celtis iguanaeus</i>	0.9	3.5	2.5	6.0
<i>Sloanea obtusifolia</i>	1.7	2.7	2.3	5.0
<i>Casearia fasciculata</i>	4.9	4.3		4.3
<i>Iriartea deltoidea</i>	4.5	2.1	0.2	2.2
<i>Ziziphus cinamomum</i>	4.8	1.9		1.9
<i>Unonopsis mathewsii</i>	7.9	1.9		1.9
<i>Iryanthera jurensis</i>	66.0	0.8	0.6	1.4
<i>Ocatea longifolia</i>	3.0	0.5	0.8	1.3
<i>Passiflora nitida</i>	36.9	0.8	0.4	1.3
<i>Sorocea pileata</i>	1.7	1.0	0.3	1.3
<i>Agonandra brasiliensis</i>	8.8	1.2		1.2
<i>Rollinia centrantha</i>	16.3		1.2	1.2
<i>Heisteria nitida</i>	0.9	0.3	0.7	1.0
<i>Richeria grandis</i>	0.8	0.5	0.5	1.0
<i>Socratea exorrhiza</i>	5.2	0.9		0.9

No se encontraron diferencias significativas entre el número total de semillas dispersadas por machos y hembras ( $F= 0.44$ ,  $p= 0.50$ ,  $N= 50$ ). El número de semillas en las muestras varía mucho, dependiendo principalmente de la cantidad de semillas pequeñas (**Tabla 3**). Sin embargo, tampoco encontramos diferencias entre las semillas dispersadas mayores a 3.0 mm ( $F= 0.07$ ,  $p= 0.7$ ,  $N= 46$ ). Machos y hembras dispersaron semillas de diversos pesos y tamaños (**Figura 1**). Aunque para algunas categorías de peso de semilla hay diferencias en la biomasa dispersada, estas diferencias posiblemente se deben a diferencias en el uso de especies particulares que se registraron durante los muestreos y no necesariamente a preferencias particulares por machos y hembras.

**Tabla 3.** Número de semillas dispersadas por hembras y machos durante el periodo de estudio (promedio  $\pm$  desviación estándar).

Dispersión en números	Hembras	Machos	Total
Nº de semillas/muestra	217.5 $\pm$ 382.5	264.2 $\pm$ 391.8	248.8 $\pm$ 347
Semillas/muestra > 2.0	27.9 $\pm$ 17.3	18.5 $\pm$ 16.3	21.6 $\pm$ 17.2
Nº total spp	23	27	36
Promedio de spp por muestra	2.31	2.13	2.2
N	30	59	89

**Figura 1.** Variación de biomasa dispersada por monos araña según el sexo en la Estación Biológica Cosha Cashu, Parque Nacional Manu.



Usando el valor medio de las semillas encontradas en cada muestra fecal, se estimó que un solo individuo dispersa un promedio de 174.6 semillas ( $> 2.0$  mm) por día. Teniendo en cuenta la densidad de individuos ( $29.5 \text{ ind/km}^2$ , Symington 1988), se estima que son dispersadas 5.152 semillas ( $> 2.0$  mm) al día/ $\text{km}^2$ . Estos valores están calculados a partir de las semillas colectadas en las heces; sin embargo, la eficiencia de recolección no es óptima. Usando los factores de corrección que Stevenson (2007) propone para disminuir las fallas en la colecta, se encuentra que los *Ateles* en Cocha Cashu estarían dispersando cerca de 400,000 semillas al día/ $\text{km}^2$ . De estas, cerca de 12,000 corresponderían a semillas relativamente grandes ( $> 2.0$  mm).

Aunque estos estimativos de dispersión a nivel de la población parecen muy altos, en un estudio con una metodología similar, Stevenson (2007) encontró que una población de monos choros dispersa cerca de un millón de semillas al día/ $\text{km}^2$ . No descartamos que los estimados para Cocha Cashu puedan estar subvalorados debido a que se usaron correcciones de recuperación de semillas usadas en otro estudio. Es posible que la capacidad de recuperación de semillas en Cocha Cashu sea menor, debido a que el trabajo se realizó durante la época de lluvias. En ésta época una parte considerable de la zona se inunda y esto dificulta aún más el encuentro de las muestras fecales, causando una subestimación de las tasas de recuperación de semillas.

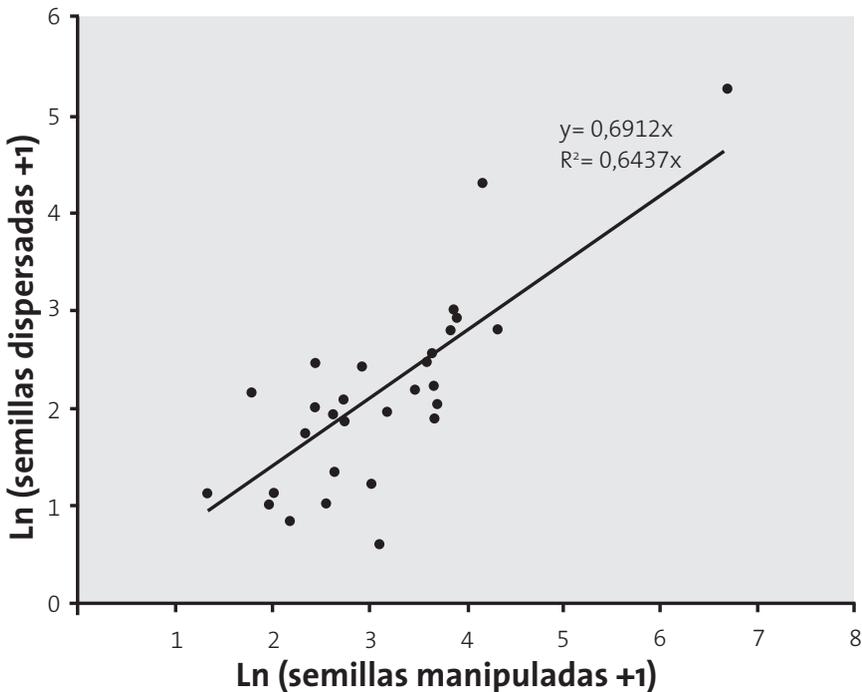
Las especies de plantas más dispersadas por los monos araña en términos de cantidad fueron siempre especies de semillas muy pequeñas del género *Ficus* (**Tabla 4**). Sin embargo, al cuantificar por biomasa de semillas dispersadas, se encontró un patrón muy diferente, en el cual las especies dispersadas más importantes concuerdan con las que fueron más ingeridas (**Tablas 2 y 4**).

Los frutos consumidos fueron en su mayoría ingeridos junto con las semillas; sólo en una especie de palma, *Attalea cephalotes*, en todas las ocasiones, fue consumida la pulpa sin la semilla probablemente por el gran tamaño de esta (8.4 de largo x 5.5 ancho en promedio,  $N= 5$ ). Para los casos de *Agonandra brasiliensis*, *Batocarpus amazonicus*, *Buchenavia grandis*, *Socratea exorrhiza* y *Zizyphus cinnamomum*, en algunas ocasiones escupían las semillas, pero en la mayoría de los casos eran tragadas. Sólo las semillas de *Brosimum alicastrum* pueden ser consideradas depredadas ya que en algunas ocasiones los monos mordieron algunos frutos verdes dejando caer la semilla inmadura al suelo. Al analizar las heces no se encontraron semillas dañadas, mordidas o en pedazos. De manera concordante con estas observaciones, encontramos una asociación positiva entre el número de semillas manipuladas y dispersadas por los monos

(Figura 2). En este caso, se encontró la pendiente de la recta, para predecir el número de semillas dispersadas a partir de las semillas manipuladas, con un valor de 0.69, muy similar al reportado para choros (Stevenson, 2007). Esto sugiere que cuantitativamente ambos géneros cumplen papeles similares en la dispersión. Cabe anotar que se ha reportado que los choros depredan más semillas que los monos araña (6% vs <1%). Sin embargo, este patrón también puede cambiar si se incluyeran épocas de escasez de frutos en el estudio, cuando los primates suelen aumentar el consumo de semillas (Stevenson *et al.*, 2000).

**Tabla 4.** Principales especies de plantas dispersadas por los monos araña durante el periodo de estudio, en términos de biomasa húmeda dispersada (gr) y número de semillas colectadas durante el muestreo.

**Figura 2.** Asociación entre semillas manipuladas y dispersadas por monos araña en la Estación biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu.



Cuando el animal focal fue seguido durante todo el día y se pudo estimar con certeza a que árbol pertenecían las semillas encontradas en las heces, se calcularon las distancias de dispersión. Se pudieron determinar las distancias de dispersión para 17 especies de fruto consumidas por machos y hembras (**Tabla 5**). El promedio de las distancias de dispersión calculadas fue de 414 m, similar al reportado por Link y Di Fiore (2006) para los *Ateles* de Yasuní (443 m). Aún calculando la distancia de dispersión para un reducido número de especies (17), se puede observar que los *Ateles* cumplen un papel importante en alejar las semillas de los parentales.

Realizamos una ANOVA para determinar si había diferencias entre las distancias de dispersión de machos y hembras y no encontramos diferencias significativas ( $F= 0.44$ ,  $p= 0.50$ ,  $N= 47$ ). La hipótesis planteada, relacionada con que los machos usan una mayor proporción del área de hogar y recorren mayores distancias, predecía mayores distancias de dispersión para machos que para hembras; sin embargo, esto probablemente no ocurrió por la interacción entre el tiempo de retención de las semillas en el tracto digestivo y los patrones espaciales de movimiento de los monos. Por ejemplo, Stevenson y García (2003), encontraron para monos choros que cuando los tiempos de retención son largos y la ruta de los monos en el espacio es curva, entonces no se esperaría una relación positiva entre distancia recorrida y distancia de dispersión. Posiblemente esto mismo este ocurriendo con los monos araña.

En el caso de este estudio encontramos que la mayoría de las semillas dispersadas es alejada considerablemente de los individuos parentales, lo que puede repercutir favorablemente en el reclutamiento de las plantas (Wills *et al.*, 1997; Terborgh *et al.*, 2002; Hubbell *et al.*, 2001). Este trabajo confirma estudios anteriores en los cuales se ha encontrado que la mayoría de los primates neotropicales es muy eficiente alejando las semillas dispersadas (Stevenson, 2000). En particular los monos araña parecen ser primates que logran grandes distancias de dispersión (ej. 1130 m), lo que se debe en parte a sus patrones de movimiento.

**Tabla 5.** Distancias de dispersión de semillas de diferentes especies de plantas, calculadas para machos y hembras de monos araña en la Estación Biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu, Perú.

Especie	Machos	N	Hembras	N
<i>Micropholis melinoniana</i>	282 ± 112	5		
<i>Matisia cordata</i>	406	1	910 ± 22	2
<i>Protium sp.</i>	119	1		
<i>Ocatea longifolia</i>	15	1	414 ± 80	2
<i>Jacaratia digitata</i>	579 ± 494	3	274 ± 248	2
<i>Ziziphus cinamomum</i>	99	1		
<i>Duguetia quitarensis</i>	519	1		
<i>Iryanthera juruensis</i>	229 ± 11	2		
<i>Passiflora nitida</i>	157	1		
<i>Ficus killipii</i>	231 ± 345	8	295 ± 41	2
<i>Allophylus scrobiculatus</i>	452	1	332	2
<i>Sloanea obtusifolia</i>	208	1	332 ± 38	2
<i>Inga edulis</i>			496	1
<i>Virola calophylla</i>			721	1
<i>Richeria grandis</i>			758	
<i>Celtis iguanaeus</i>			578 ± 43	2
<i>Allophylus divaricatus</i>			937 ± 86	5

**Apéndice 1.** Total de ítems consumidos por Ateles durante el periodo de estudio, incluyendo observaciones de ítems consumidos por otros dos grupos de Ateles en la Estación Biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu, Perú.  
 \*= fuera de muestreo, d= evidencia extra de dispersión.

ESPECIE	ITEM
<i>Agonandra brasiliensis</i>	Fruto
<i>Allophylus scrobiculatus</i>	Fruto
<i>Allophylus divaricatus</i>	Fruto
<i>Anamospermum chlorantum</i>	Fruto
<i>Annona neglectad</i>	Fruto
<i>Areacea</i>	Hojas
<i>Attalea cephalotes</i>	Fruto
<i>Brosimum cf. lactescens*</i>	Fruto
<i>Brosimum alicastrum</i>	Fruto
<i>Buchenavia grandis</i>	Fruto
<i>Ceiba saumama</i>	Hojas
<i>Celits iguanaeus</i>	Fruto
<i>Celtis schippii</i>	Fruto
<i>Clarisia racemosa*</i>	Fruto
<i>Coccoloba sp.</i>	Fruto
<i>Crematosperma leiophylla*</i>	Fruto
<i>Dipteryx micrantha*</i>	Fruto
<i>Duguetia quitarensis</i>	Fruto
<i>Euterpe precatoria</i>	Fruto
<i>Ficus erythrostieta*</i>	Fruto
<i>Ficus insipida</i>	Fruto
<i>Ficus killipii</i>	Fruto
<i>Ficus pertusa*</i>	Fruto
<i>Heisteria nitida</i>	Fruto
Indeterminado 1	Fruto
<i>Hyperbaena domingensis</i>	Fruto
<i>Inga edulis</i>	Fruto
<i>Inga sp.</i>	Fruto
<i>Iriartea deltoidea</i>	Fruto
<i>Iryanthera juruensis</i>	Fruto
<i>Jacaratia digitata</i>	Fruto

ESPECIE	ITEM
<i>Indeterminados 1 y 2</i>	Hojas
<i>Matayba sp.*</i>	Fruto
<i>Matisia cordata</i>	Fruto
<i>Micropholis melinoniana</i>	Fruto
<i>Myrcia sp.</i>	Fruto
<i>Ocotea longifolia</i>	Fruto
<i>Ocotea oblonga*, d</i>	Fruto
<i>Otoba parvifolia</i>	Fruto
<i>Oxandra acuminata</i>	Fruto
<i>Pacouria boliviensis</i>	Fruto
<i>Passiflora nitida</i>	Fruto
<i>Philodendron cf. panduriforme</i>	Hojas
<i>Poulsenia armata</i>	Hojas
<i>Protium sp.</i>	Fruto
<i>Richeria grandis</i>	Fruto
<i>Indeterminada R.v.</i>	Fruto
<i>Rollinia centrantha</i>	Fruto
<i>Sapium marmeiri</i>	Fruto
<i>Sapotaceae no. 3*</i>	Fruto
<i>Sloenea guianensis</i>	Fruto
<i>Sloanea obtusifolia</i>	Fruto
<i>Socratea exorrhiza</i>	Fruto
<i>Sorocea pileata</i>	Fruto
<i>Spondias mombin</i>	Fruto
<i>Theobroma cacao*</i>	Fruto
<i>Triplaris americana</i>	Hojas
<i>Unonopsis mathewsii</i>	Fruto
<i>Virola calophylla</i>	Fruto
<i>Xylopia ligustrifolia*, d</i>	Fruto
<i>Xylopia cuspidata</i>	Fruto
<i>Ziziphus cinamomum</i>	Fruto

## LITERATURA

- Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior* 49: 227-267.
- Andresen E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica* 31: 145-158.
- Augsburger CK. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- Chapman CA. 1989. Primate seed dispersal: The fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21: 148-154.
- Chapman CA. 1990. Association patterns of spider monkeys: the influence of ecology and sex on social organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 409-414.
- Chapman CA. 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology* 4: 74-82.
- Clark DA & Clark DB. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain-forest tree - Evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. p. 298-312. In: *Dynamics of numbers in populations* (eds. de Boer PJ. & Gradwell GR). PUDOC, Wageningen.
- Corlett RT. & Lucas PW. 1990. Alternative seed-handling strategies in primates: seed-spitting by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Oecologia* 82: 166-171.
- Hamrick JL, Murawski DA & Nason JD. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetics structure of tropical tree populations. *Vegetation* 107/108: 281-297.
- Howe HF. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. p. 123-190. In: *Seed Dispersal* (ed. Murray DR). Sydney Academic Press.
- Howe HF. & Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-218.
- Hubbell SP, Ahumada JA, Condit R. & Foster RB. 2001. Local neighborhood effects on long-term survival of individual trees in a neotropical forest. *Ecological Research* 16: 859-875.
- Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104: 501-527.
- Julliot C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana. *International Journal of Primatology* 17: 239-258.
- Lambert J. 1997. Digestive strategies, fruit processing, and seed dispersal in the chimpanzees (*Pan troglodytes*) and redtail monkeys (*Ceropithecus aescanius*) of Kibale, National Park, Uganda. Ph.D. dissertation, University of Illinois, Urbana-Champaign.
- Lambert J. & Garber P. 1998. Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. *American Journal of Primatology* 45: 9.28.
- Link A. & Fiore A. 2006. Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22: 235-246.

- Martínez-Ramos M. & Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108: 299-318.
- Muskin A. & Fischgrund AJ. 1981. Seed dispersal of *Stemmadenia* (Apocynaceae) and sexually dimorphic feeding strategies by *Ateles* in Tikal, Guatemala. *Biotropica* 13: 78-80.
- Nathan R. & Muller-Landau HC. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Peres CA. 1994. Diet and feeding ecology of gray woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha cana*) in Central Amazonia-Comparisons with other Atelines. *International Journal of Primatology* 15: 333-372.
- Ramos J. 2007. Comparación de la cantidad y el tipo de semillas dispersadas por *Cebus apella* y *Alouatta seniculus* en un bosque fragmentado, San Martín, Meta. Tesis de Pregrado. Departamento de Ciencias Biológicas. Universidad de Los Andes.
- Russo SE. 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7: 1058-1067.
- Shimooka Y. 2005. Sexual differences in ranging of *Ateles belzebuth belzebuth* at La Macarena, Colombia. *International Journal of Primatology* 26: 385-406.
- Shupp EW. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- Schupp EW. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *The American Naturalist* 140: 526-530.
- Shupp EW. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 108: 15-29.
- Sist P. 1989. Demography of *Astrocaryum sciophilum*, an understory palm of French Guiana. *Principes* 33: 142-151.
- Stevenson PR. 2000. Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia: dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *American Journal of Primatology* 50: 275-289.
- Stevenson PR. 2003. Como medir la dieta natural de un primate: variaciones interanuales en *Lagothrix lagothricha lugens*. p. 3-22. En: *Primatología del Nuevo Mundo* (eds. Pereira-Bengoa V, Nassar-Montoya F & Savage A). Bogotá. Centro de Primatología Araguatos.
- Stevenson PR. 2007. A test of the escape and colonization hypotheses for zoochorous tree species in a Western Amazonian forest. *Plant Ecology* 190: 245-258.
- Stevenson PR. 2007. Estimates of the number of seeds dispersed by a population of primates in a lowland forest in western Amazonia. p. 340-362. In: *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (eds. Dennis AJ, Schupp EW, Green RJ & Westcott DW). Wallingford. CAB International.
- Stevenson PR., Quiñones MJ. & Ahumada JA. 2000. Influence of fruit availability on ecological overlap among four neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica* 32: 533-544.

- Stevenson PR. & García C. 2003. Modelos para predecir las distancias de dispersión por micos churucos (*Lagothrix lagothricha*): Aportes de estudios en campo y en cautiverio. *Universitas Scientiarum* 8: 13-22.
- Stevenson PR., Pineda M. & Samper T. 2005. Influence of seed size on dispersal patterns of woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua Park, Colombia. *Oikos* 110: 435-440.
- Symington-McFarland M. 1988. Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru. *American Journal of Primatology* 15: 45-67.
- Terborgh J. 1983. *Five New World primates*. Princeton, NJ. Princeton University Press.
- Terborgh J., Pitman N., Silman M., Schicheter H. & Nuñez VP. 2002. Maintenance of tree diversity in tropical forests. p. 1-17. In: *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (eds. Levey DJ, Silva WR & Galetti M). UK. CAB International.
- Van Roosmalen MGM. & Klein LL. 1988. The spider monkey, Genus *Ateles* (eds. RA Mittermeir, AB Rylands, AB Coimbra-Filho and GAB Fonseca). *Ecology and behavior of neotropical primates*, vol. 2. World Wildlife Fund-US, Washington D.C.
- Webb CO. & Peart DR. 2001. High seed dispersal rates in faunally intact rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters* 4: 491-499
- Wills C., Condit R., Foster RB. & Hubbell SP. 1997. Strong density- and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94: 1252-1257.

# Hacia el este con el anochecer: La migración longitudinal del Ganso del Orinoco entre el Parque Nacional del Manú y los Llanos de Moxos, Bolivia\*

Lisa C. Davenport<sup>1</sup>, Inés Nole Bazán<sup>2</sup>, Nancy Carlo Erazo<sup>3</sup>,  
Mauricio Herrera Hurtado<sup>4</sup>

## RESUMEN

Reportamos un estudio de telemetría por satélite de la migración intra-amazónica de un par de gansos del Orinoco (*Neochen jubata*) en el Parque Nacional del Manú, Perú. El Ganso del Orinoco ha sido designado por la IUCN como Críticamente Amenazado en el Perú; el objetivo principal fue ayudar a la conservación de la única población peruana reproductiva basada en el conocimiento sobre su ubicación durante la estación húmeda. Capturamos una pareja el 27 de octubre de 2010 y se les instalaron GPS Microwave Telemetry, Inc./satélite Argos PTT para seguimiento de su migración. La pareja emigró ~655 kilómetros del Parque Nacional del Manú a los Llanos de Moxos, Bolivia, en una migración predominantemente longitudinal. Los movimientos importantes (>5 km por período de tiempo) eran casi exclusivamente por la noche y se llevaron a cabo con y sin luna. Las zonas de alimentación utilizadas en las estaciones o paradas en los Llanos de Moxos fueron notablemente limitadas, lo que sugiere la importancia del mayor valor nutritivo de los céspedes de pastoreo mantenidos

1. Centro para la Conservación Tropical, Duke University, Durham, NC EEUU

2. Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, PERU

3. Universidad Peruana Cayetano Heredia, Lima, PERU

4. Asociación Armonía, Santa Cruz de la Sierra, BOLIVIA

\*(adaptado de: Davenport, L. C., Nole Bazan, I., Carlos Erazo, N. 2012. East with the night: Longitudinal migration of the Orinoco Goose (*Neochen jubata*) between Manú National Park, Peru and the Llanos de Moxos, Bolivia)

por los gansos y otros herbívoros incluyendo a las vacas. Los gansos del Orinoco residen en los Llanos de Moxos, por lo que los gansos del Manú representan una migración parcial de la región de Bení. Nuestra hipótesis es que una limitada oferta de nidos explica la migración parcial de los gansos del Orinoco en los Llanos de Moxos.

## ABSTRACT

We report on the intra-Amazonian migration of a pair of Orinoco Geese (*Neochen jubata*) from Manú National Park, Peru. The species is Critically Endangered in Peru, so a major aim of the study was to aid conservation planning by learning the wet season location of the country's last known breeding population. We captured a breeding pair on October 27, 2010, and fitted the birds with Microwave Telemetry, Inc. GPS/Argos satellite PIT's. The pair migrated ~655 km from Manú National Park to the Llanos de Moxos, Bolivia (Department of Bení) in a predominantly longitudinal migration, reaching their final destination on December 23, 2010. Major movements (>5 km per time period) were almost exclusively at night and were undertaken with and without moonlight. Foraging areas used at stopovers in the Llanos de Moxos were remarkably limited, suggesting the importance of grazing lawns maintained by the geese and other herbivores, possibly including cattle. Orinoco Geese are resident in the Llanos de Moxos year-round, so the Manú geese represent a partial migration from the Bení region. We hypothesize that cavity nest limitation explains the partial migration of Orinoco Geese from the Llanos de Moxos.

## INTRODUCCIÓN

Los estudios de aves migratorias se han centrado generalmente en especies de latitudes templadas del norte, al pasar de zonas de reproducción del norte a las zonas de invernada del sur. Bastante menos estudiadas son las migraciones australes dentro de las latitudes meridionales (Jahn *et al.*, 2006.). Y menos comprendidas aún son las migraciones intra-tropicales (Sekercioglu, 2010). Aquí informamos, para la temporada húmeda, sobre la migración del ganso del Orinoco (*Neochen jubata*) dentro de la Amazonía a partir de sus zonas de reproducción en el Parque Nacional del Manú, Perú, hacia zonas de alimentación en los Llanos de Moxos, Bolivia. La fuerte estacionalidad con precipitaciones e inundaciones afecta a estos sitios, y aproximadamente el 12% (62/526) de las aves de Manú se observa que realizan movimientos estacionales o migraciones, de los cuales tal vez 25 (5%) se sospecha que pueden ser migrantes intra-tropicales o vagabundos regionales (J. Terborgh, observación personal). Aparte de las especies conocidas que crían en latitudes mayores en América del Norte o el sur de Sudamérica, casi todos los migrantes estacionales del Manú parten a destinos desconocidos.

El ganso del Orinoco ha sido designado por la IUCN como Críticamente Amenazado en el Perú y Casi Amenazado a nivel mundial. Una motivación importante para este estudio fue la preocupación por la especie en el Perú. La especie fue probablemente alguna vez común en las tierras bajas de los bosques amazónicos del Perú, pero ahora se conoce que es exclusivamente de la región de Madre de Dios (Schulenberg *et al.*, 2007). Era común en las playas del departamento de Loreto en 1768 (entonces conocido como la Provincia de Maynas), tal como informó Graz, un sacerdote jesuita (Veigl, 2006). El reporte de Graz también relata que las aves se observaron sólo en la estación seca y, por lo tanto, supone que son migratorias. Hoy en día la única población reproductiva conocida en el Perú se encuentra en Parque Nacional del Manú (J. O'Neill, comunicación personal), que comprende menos de 30 parejas reproductoras (LCD, observación personal). Casi todas las otras poblaciones mundiales parecen estar en declive como resultado de la fuerte presión de la caza y la deforestación, excepto, posiblemente aquellas de Beni, Bolivia, y el río Araguaia, Brasil, (véase el cuadro 5.1; Kriese, 2004).

Los gansos del Orinoco son miembros de la subfamilia Tadorninae. Son aves que anidan en cavidades que encuentran en la palmera *Iriartea deltoidea* (Venezuela) y otros árboles (Kriese, 2004). En Manú, los gansos del Orinoco se reproducen en la estación seca (mayo-octubre), pero desaparecen cada temporada de lluvias (noviembre-abril) alrededor de noviembre. Antes de este estudio, no se sabía donde migraban en la temporada de lluvias.

Con los avances en la miniaturización de las tecnologías de transmisor GPS que permiten el seguimiento por satélite de las aves, ahora es posible realizar un seguimiento en todo el mundo, con una precisión de <10 m en tiempo casi real (Bridge *et al.*, 2011). En este estudio, nuestro principal objetivo fue ayudar a la planificación de la conservación de la especie en la Amazonía occidental mediante el seguimiento de la ruta de migración durante la temporada de lluvias. Debido al alto costo de los transmisores y las consideraciones logísticas y éticas (incluida la rareza de las aves de Manu), este estudio incluyó sólo dos aves marcadas en el 2010.

## AREAS DE ESTUDIO

El Río Manú se encuentra en bosques húmedos tropicales (Gentry & Terborgh, 1990), con una elevación de 320 m en el lugar de captura. La Reserva Natural Barba Azul, en el Departamento de Beni, Bolivia se encuentra en tierras bajas (altitud 100-200 m), en sabana estacionalmente inundada, caracterizada por comunidades de parches de pastizales entremezcladas con bosques en diques elevados y bosques galería (Mayle *et al.*, 2007).

## MÉTODOS

### Estudio de la migración

Capturamos un par de gansos adultos en una playa de Río Manú (coordenadas GPS 11.96°S, 71.29°O) el 27 de octubre de 2010, utilizando un cañón de aire comprimido (*Waterfowl "Net-Blaster", Wildlife Control Supplies, Inc.*), que desplegó una red de 40' x 60' de malla de 1 1/4" construida de nylon de Diamond Braid # 147. Atrajimos a las aves silvestres a la zona de captura mediante la colocación de señuelos en una jaula en el centro de alcance de la red, aprovechando su comportamiento territorial. Los señuelos fueron polluelos de ganso del Orinoco mantenidos por nativos Matsigenka. Los observadores se escondieron en un lugar camuflado en la orilla del río cuando la red de cañones estaba lista para lanzamiento y se usó un control remoto para activar la red de cañón cuando los gansos se encontraban dentro de la zona de captura.

Las aves capturadas fueron equipadas con GPS Microwave Telemetry, Inc. (MTI)/satélite Argos PTT 100's ("PTT" = plataforma de terminal de transmisión), adheridos con mochilas de 0,33 pulgadas de cinta de teflón (*Bally Ribbon Mills, Bally*). Las mochilas tienen la medida exacta de cada ave, utilizando un protocolo de anudado siguiendo a Miller *et al.* (2005). Una característica clave del protocolo de anudado es el uso de una longitud de cinta de tamaño adecuado para cada ave.

Utilizamos dos modelos diferentes de GPS en el 2010, en parte debido a la incertidumbre en la forma como las aves reaccionarían a sus mochilas. En otros estudios de gansos equipados con transmisores de mochila, se observó que pueden ser muy destructivos con los arneses de la mochila y que también pueden colocar las plumas sobre los paneles solares de una unidad, causando pérdida de energía (Malecki *et al.*, 2011). Por lo tanto, utilizamos una con panel solar y otra con batería. El macho, más grande, llevó un MTI PTT a batería de 40 g que proporcionó una única ubicación diaria de GPS al mediodía. La hembra llevó un PTT de 30 g de energía solar que proporcionó varias ubicaciones durante el día, además de una ubicación a medianoche. El PTT con energía solar de la hembra se programó para proporcionar ubicaciones cada 2 horas durante el día (Ubicaciones a las 06:00, 08:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00 y 18:00) y un punto de referencia a la medianoche (00:00) durante el período de migración esperado (1 de noviembre a 1 de enero) y cada 3 horas (a partir de las 06:00), además de una ubicación a la medianoche después del período de migración esperado.

## Administración de datos

Los datos de localización se descargaron desde el sistema satelital ARGOS, analizados utilizando el MTI Argos-GPS de software de análisis (v. 2010Jul15), y mapeados utilizando los archivos de *Google Earth*. Los archivos DS y DIAG proporcionados por ARGOS se cargaron también a [www.movebank.org](http://www.movebank.org) (Wikelski *et al.*, 2012) para fines de archivo. Debido a que la pareja emigró junta a su destino final, sólo los datos de la hembra se incluyeron en los análisis y figuras para simplificar.

## Análisis estadístico

Todos los puntos GPS se importaron a *Biotas v 1.03* para calcular el 95% y 50% de polígonos convexos mínimos para subconjuntos de registros del movimiento diario de la hembra, incluso en el lugar de parada utilizado desde el 2 al 16 de diciembre (“Escala 1” en la **Figura 1**) y en el destino final (“Final” en la **Figura 1**). Se utilizó MCP debido a que algunos subconjuntos de datos tenían muy pocos puntos para calcular las estimaciones de densidad Kernel. Cuando los refugios nocturnos no eran contiguos a sitios de alimentación durante el día (es decir, en la Escala 1), calculamos el 95% de MCP para puntos nocturnos separados de puntos durante el día, así como el 95% de MCP para todos los puntos de la zona (día y noche combinados). En el destino final, los refugios diurnos y nocturnos eran contiguos, por lo que se calculó el 95% de MCP y el 50% de MCP de puntos combinados para indicar el uso total y subyacente, sin diferenciar entre los puntos durante el día y la noche.

Por último, se calculó la distancia ortodrómica entre todas las localizaciones de la hembra en el día (06:00 a 18:00) vs. los movimientos nocturnos (18:00 a 06:00) y trazamos los movimientos más importantes ( $> 5$  km en un período de tiempo) con el tiempo de salida y puesta de la luna en su fecha exacta y posición (**Figura 2**). El tiempo de salida y puesta de la luna utilizado en la **Figura 2** se obtuvo para cada lugar y fecha mediante el Utilitario de Información del Cielo de *Garmin Mapsource (6.13.7)*.

## RESULTADOS

### Ruta de migración

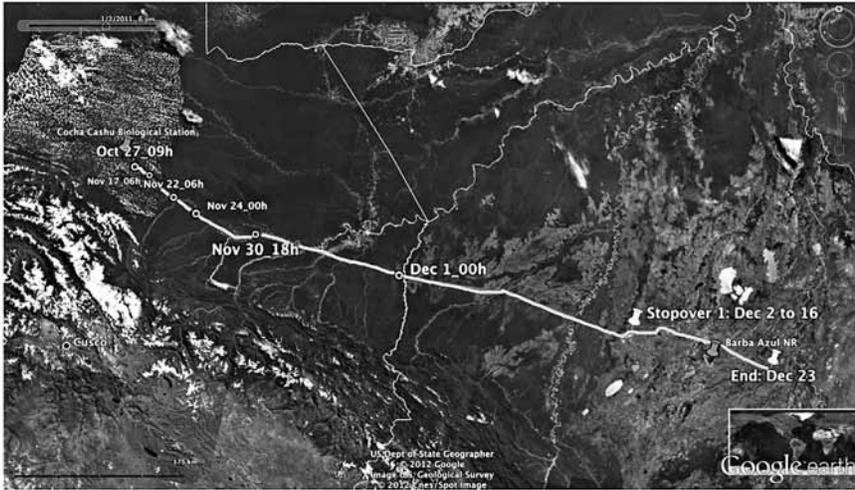
La pareja de gansos del Orinoco etiquetados migró ~655 kilómetros desde el Parque Nacional del Manú, Perú, a los Llanos de Moxos, Bolivia, en un modelo caracterizado por dos fases distintas (**Figura 1**). En primer lugar, los gansos descendieron lentamente el Río Manú y el Río Madre de Dios, deteniéndose en las playas de los ríos por un mes, hasta el 30 de

noviembre de 2010. En segundo lugar, al llegar a la confluencia del Río Madre de Dios y el Río Los Amigos, los gansos volaron por tierra a través de una línea casi recta en dirección este-sureste (rumbo  $106^\circ$ ) a los lagos de los Llanos de Moxos, Bolivia (Departamento de Beni). Alrededor del 60% de la migración total se llevó a cabo durante los dos primeros días de este movimiento (desde noviembre 30 hasta diciembre 02), tras lo cual pasaron unas semanas en varios puntos intermedios antes de llegar a su destino final el 23 de diciembre.

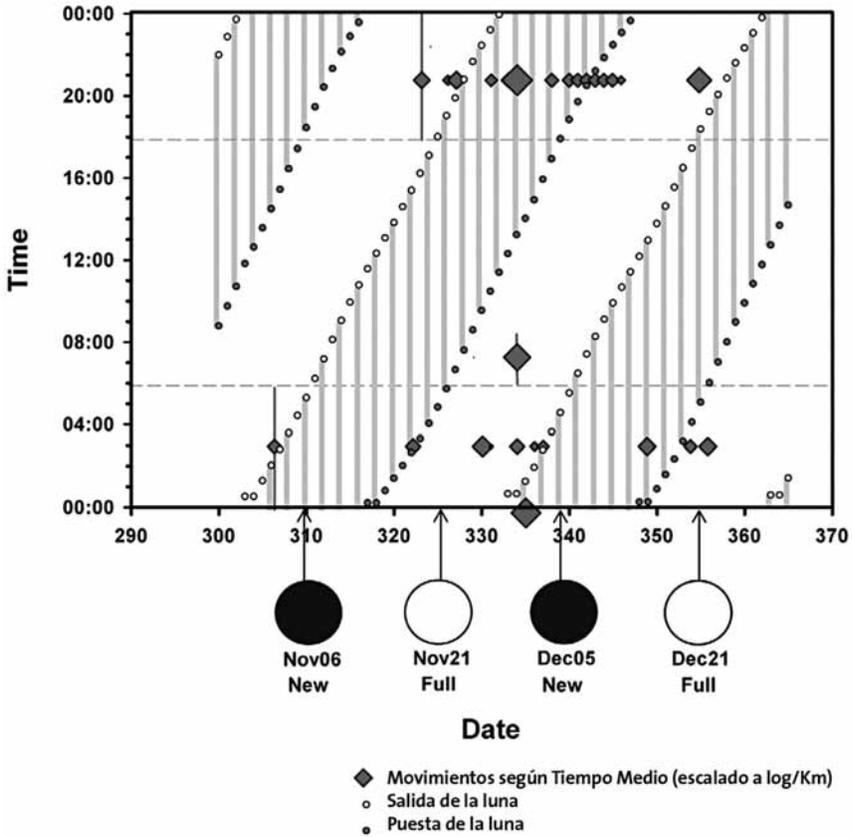
A diferencia de la mayoría de las migraciones de aves, la migración del ganso del Orinoco desde el Manú constituye un cambio mucho mayor a nivel longitudinal que latitudinal, con un cambio en la latitud de sólo cerca de  $1.86^\circ$  de latitud sur, y un cambio en la longitud de  $5.74^\circ$  al este. La migración más o menos siguió la curva de los Andes en la región (**Figura 1**). Relacionando el tiempo de los movimientos más importantes de la hembra (35 de 675 movimientos eran movimientos importantes) con la hora del día y la fase de la luna encontramos que todos, menos un movimiento importante, se produjeron en la noche (**Figura 2**). Los movimientos nocturnos también ocurrieron tanto durante los períodos con luna como sin luna. La pareja emigró junta a su destino final, a excepción de una separación de 5 días en torno a su primera escala.

La pareja pasó cerca de dos semanas (2 al 16 de diciembre) en un lago de parada intermedia en el norte del Lago Mamornadoas (“Escala 1” en la **Figura 1**) y se mantuvo de uno a 4 días en unas pocas localidades en los Llanos antes de llegar a su destino final en un pequeño lago al oeste del río Mamoré y sur de Santa Ana de Yacuma (“Fin” en la **Figura 1**, coordenadas  $13.83^\circ\text{S}$ ,  $65.54^\circ\text{O}$ ).

**Figura 1.** Mapa Google Earth de la migración completa del ganso del Orinoco hembra entre el Parque Nacional del Manú, Perú, y los Llanos de Moxos, Bolivia.



**Figura 2.** (Página siguiente). Movimientos importantes ( $>5$  km por período) por fecha, tiempo y fase juliana de la luna entre el 27 de octubre y 31 de diciembre de 2010. Para cada día, las áreas sombreadas son momentos en que la luna no es visible en el cielo en la ubicación del ganso. Los movimientos son diagramados por fecha y hora con diamantes rojos de tamaño en relación con el registro de la distancia recorrida (en km) durante ese período. Cada movimiento se coloca en el punto medio del período de tiempo durante el cual viajó el ganso, que suele estar dentro de un período de 6 horas entre las 6 pm y la medianoche o la medianoche y las 6 am. Las líneas verticales de color rojo en los puntos más alejados de izquierda y un punto anómalo a las 7 am demuestran estos diferenciales posibles en el tiempo.



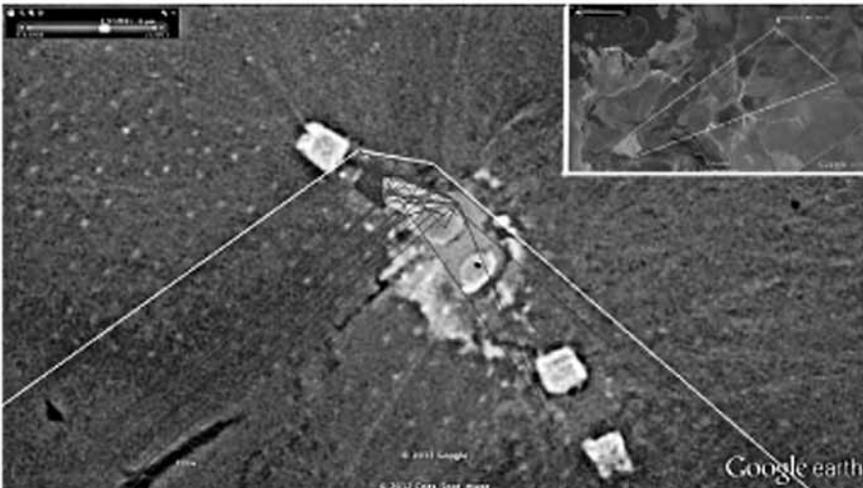
Los movimientos locales en torno a la Escala 1 y en su destino final se limitaron notablemente. Alrededor de la Escala 1, las ubicaciones durante el día mostraron un patrón de búsqueda de alimento en algunas localidades pequeñas de tierras altas que aparecen en *Google Earth* que son áreas perturbadas, posiblemente áreas de abrevadero de ganado (**Figura 3**). Cada noche los gansos se trasladaron 9,6 kilómetros a un sitio de descanso a orillas de un lago. Tanto en las áreas de refugio de forrajeo durante el día como de la noche, el 95% de MCP incluye 2,468 hectáreas, pero gran parte de esto incluye el corredor entre las ubicaciones durante el día y la noche. El 50% de cálculo de MCP de la zona de alimentación principal, sin contar los puntos de la noche, fue de sólo 0.4 hectáreas. Un 95% de polígono de MCP para los puntos nocturnos alrededor de la orilla del lago midieron 0.7 hectáreas.

En el destino final de la pareja, los gansos también utilizaron un refugio nocturno a lo largo de la orilla del lago y los sitios de alimentación durante el día eran adyacentes a este sitio (**Figura 4**). Al combinar los puntos del día y la noche, sus rangos cubrieron un 95% del área de MCP de sólo 11,3 hectáreas

entre el 23 de diciembre y 04 de febrero cuando la hembra inició una migración de retorno. El 50% del valor de MCP, una indicación de uso básico en el sitio, era sólo de 3,9 hectáreas durante este período.

El transmisor del macho dejó de proporcionar datos de ubicación el 31 de diciembre, después de proporcionar 65 ubicaciones GPS únicas, mientras que la hembra continuó transmitiendo hasta el 17 de febrero (677 únicas ubicaciones GPS) después de iniciar un viaje de regreso el 4 de febrero, a lo largo de su camino de venida. La razón de la pérdida de las transmisiones es desconocida. Entre el 4 de febrero y la última posición de la hembra el 17 de febrero, ella regresó a algunos de los mismos puntos de escala que utilizó en la migración de salida, generalmente rumbo oeste-suroeste. Su ubicación final (un punto de escala de corto plazo utilizado en el viaje desde el Manú) procedía de una carretera en un lugar luego visitado por nosotros y que resultó ser un estanque para ganado.

**Figura 3.** Escala 1, Área Principal de Forrajeo, MCP 50%. Área de forrajeo diurna usada por ganso de Orinoco en la Escala (o parada) 1, 2 de diciembre a 16 de diciembre. El mapa inserto muestra la localidad de forrajeo con respecto al típico sitio de descanso nocturno, a cerca de 10 Km de distancia y Polígono Mínimo Convexo (MCP) 95%, de las localizaciones diurnas y nocturnas. El polígono blanco subyacente representa el área principal de uso a 50% MCP. Acceso a Google Earth el 11 de abril 2012, coordenadas 13°28'23" S; 66°49'28.44". doi:10.1371/journal.pone.0046886.g003



**Figura 4.** Área de forrajeo en el Destino Final. El área de forrajeo utilizada por ganso del Orinoco en el destino final, 23 de diciembre a 4 de febrero. El polígono blanco es el Polígono Convexo Mínimo (MCP) 95% y el polígono blanco subyacente es el el área principal de uso a 50% MCP. Acceso a Google Earth el 11 de abril 2012, coordenadas 13° 9'39.56" S; 65°32'33.07". doi:10.1371/journal.pone.0046886.g003



## DISCUSIÓN

Este informe incluye la primera descripción de una ruta migratoria del ganso del Orinoco, una de las pocas de las aves migratorias de la Amazonía que se ha estudiado. Un par de aves marcadas cerca de la Estación Biológica Cocha Cashu en la lejana Amazonía occidental, siguió un camino en general paralelo a los Andes, terminando en los Llanos de Moxos, Bolivia, en una región de praderas de sabana, ríos pequeños y miles de lagos. Se sabía antes que el ganso del Orinoco se reproduce en los Llanos de Moxos, lo que indica que la migración representa una migración parcial de las aves fuera de los Llanos de Moxos hacia la selva del Perú.

La migración parcial es de interés para los biólogos evolucionistas, ya que puede ser fundamental para la evolución del comportamiento migratorio, proporcionando una transición entre el sedentarismo y la migración completa (Sekercioglu 2010). América del Sur es un laboratorio de primera para su estudio por el alto porcentaje de especies (~ 70% de los migrantes australes) que realizan algún tipo de migración parcial (Jahn *et al.* 2004). Se han propuesto una serie de explicaciones evolutivas para la migración parcial a partir de la escasez de alimentos, incluyendo la hipótesis de la dominación y la hipótesis

de tamaño del cuerpo, lo que sugiere que los animales dominantes pueden desplazar a animales de rango inferior. Sin embargo, en un estudio del Tirano Tropical (*Tyrannus melancholicus*) en Bolivia, Jahn *et al.* (2010) encontraron un fuerte apoyo para la migración parcial de las especies, pero poco apoyo tanto para la hipótesis de una posición dominante como para la hipótesis de tamaño del cuerpo, lo que sugiere en cambio que la escasez estacional de alimentos obligó a las aves de mayor tamaño a emigrar, dejando a las aves más pequeñas con menores requerimientos energéticos en los campos de crianza. Aunque la mayoría de los movimientos migratorios se consideran resultantes de la escasez estacional de alimentos (Kerlinger, 2009), consideramos que la limitación de alimentos no explicaría la obligación de migrar en los gansos, herbívoros en una región de sabana salpicada de lagos y ríos. Por lo tanto, tenemos hipótesis que la migración parcial del ganso del Orinoco puede ser una respuesta a limitaciones en la disponibilidad de nidos (cavidades en palmeras y árboles). Árboles grandes con cavidades de anidación adecuados son escasos en la sabana y los humedales de los Llanos de Moxos, pues están presentes sólo en parches a lo largo de las islas y bosques de galería que bordean los ríos (Mayle *et al.*, 2007).

Aunque este estudio está basado en un solo par de esta rara especie, la migración se caracteriza por un profundo cambio en la longitud (5,74° Este) en relación a la latitud (1,86° de latitud Sur). Las migraciones de otras especies de aves incluyen un gran cambio longitudinal, como en el cisne de la tundra (Petrie & Wilcox 2003), la aliblanca de Scoter (Kerlinger, 2009) y la collalba gris (Bairlein *et al.*, 2012); sin embargo, todas estas migraciones también contienen un importante componente latitudinal que la migración del ganso del Orinoco carece. Esta direccionalidad puede llegar a ser común para los migrantes intra-amazónicos del Parque del Manu, especialmente teniendo en cuenta su ubicación cerca de la base de los Andes; sin embargo, en este momento, se sabe muy poco acerca de otras especies migratorias para comentar sobre sus patrones regionales.

De los múltiples lugares durante el día (y un lugar de medianoche) proporcionados por el panel PIT solar de la hembra, nos enteramos de una serie de características de la migración de los gansos. En primer lugar, nos enteramos que los gansos emigran casi exclusivamente por la noche. El único gran movimiento diurno (86 km) entre las 06:00-08:00 el 1 de diciembre no había sido estrictamente independiente, tal como ocurrió como una extensión del primer salto grande desde el Río Manu el 30 de noviembre, en la que los gansos se trasladaron 146 km desde las 18:00 a la medianoche, y otros 12 km desde la medianoche hasta las 6:00 de la mañana del 1 de diciembre.

También hemos aprendido que los gansos emigran por la noche con y sin la luz de la luna, y, en general siguen una dirección de la brújula en línea recta de unos 106 ° durante el vuelo sobre tierra firme. Estas características de la migración indican que es probable que los gansos no sólo utilicen señales visuales, sino, posiblemente, también las señales celestiales (Emlen, 1967a y 1967b) y el campo magnético de la Tierra, aunque la orientación magnética puede ser difícil en esta región ecuatorial donde la inclinación y la intensidad del campo magnético son bajos (Wiltschko & Wiltschko, 1995).

Finalmente, los datos nos mostraron algo sobre los movimientos diarios de los individuos para la alimentación y el descanso nocturno. En los Llanos de Moxos, los gansos se alimentan en pequeños parches de hábitat, tal como indican los bajos valores de MCP. Estos resultados confirman los de Kriese (2004), quien demostró que los gansos del Orinoco en Venezuela son muy selectivos de los hábitats de alimento y prefieren el hábitat más raro en el paisaje, “cespitoso”, sobre todos los demás. El hábitat cespitoso es un área especializada de pastos y juncos adyacentes a los estanques dominados por plantas bajas, lisas, como *Paratheria prostrata*. En los llanos venezolanos, el hábitat cespitoso solamente abarca el 1,2% del paisaje, pero más del 90% de todas las observaciones de los gansos del Orinoco se hicieron en este hábitat. Kriese sugirió que los gansos y el ronsoco (*Hydrochaeris hydrochaeris*) pueden mantener los céspedes pequeños de pastoreo de mayor valor nutritivo por recorte repetido y fertilización (McNaughton, 1984). A pesar de que los gansos pueden ser capaces de crear el césped de pastoreo por su cuenta (Person *et al.*, 2003), una característica del uso del suelo que puede servir para el ganso del Orinoco en los Llanos de Moxos es la producción ganadera en la región, ya que la mayoría de las áreas de uso intensivo por los gansos del Manú estaba cerca de las zonas de residencia humana y áreas para beber del ganado.

El 17 de febrero de 2011, ambos animales habían dejado de transmitir nuevas ubicaciones, lo que puede deberse a muertes relacionadas a caza, teniendo en cuenta los lugares cercanos a las carreteras y los asentamientos humanos. Sin embargo, no está claro que esto sea probable, ya que las carreteras de la región se inundaron en ese tiempo y los locales afirman que los gansos del Orinoco no son perseguidos por los cazadores locales pues no les gusta su sabor. Por otra parte, los gansos pudieron morir por causas naturales o fueron depredados por caimanes u otros depredadores. También es posible que experimentaran problemas con el arnés de la mochila y se cayeron o murieron con ellos. A pesar de la incertidumbre sobre lo que causó la pérdida de los dos gansos del estudio después de llegar a los Llanos de Moxos, está claro que existen peligros en el comportamiento migratorio y, por

lo tanto, para la supervivencia de la población peruana de los gansos del Orinoco. Las migraciones de aves —de hecho en general muchas migraciones de grandes distancias de los animales— están amenazadas por la creciente pérdida de hábitat, la degradación en escalas importantes, los impedimentos humanos a la migración y el cambio climático (Wilcove, 2008; Wilcove & Wikelski, 2008). En el Río Madre de Dios, los gansos pasaron aproximadamente una semana a lo largo de tramos fluviales densamente poblados cerca de la confluencia del río Colorado, donde hay una aglomeración de mineros ilegales de oro y una grave degradación del medio ambiente y la contaminación (visible en la figura 1, al sur de los puntos de noviembre 24 y noviembre 30). La conservación de una población peruana de gansos del Orinoco requerirá un esfuerzo multinacional para proteger a las aves a lo largo de su ruta migratoria y en particular en sus escalas migratorias y de temporadas húmedas.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Martin Wikelski, quien proporcionó los fondos iniciales y la inspiración para este estudio a través de una subvención para la Cooperación Internacional (Instituto Max Planck para la Ornitología). Financiadores adicionales incluyen el Fondo de la Conservación Disney Mundial y la Fundación de Conservación, Alimentación y Salud. Bennett Hennessey de la Asociación Armonía (Santa Cruz, Bolivia) fue más allá del llamado del deber para ayudar a LCD para viajar a Bolivia, para intentar recuperar los transmisores perdidos, y en la supervisión del nuevo proyecto de voluntariado de gansos del Orinoco, tan pronto como era posible hacerlo. Damos las gracias a los voluntarios de la Reserva Natural de Barba Azul, en particular, Katharina Bading, para llevar a cabo la construcción y seguimiento de los nidos artificiales, y proporcionar un informe completo sobre los resultados. Sara-Sara Capeshi, del pueblo Matsigenka Maizal, asistió a los investigadores en la cría de gansos juveniles domésticos. Gracias también al Dr. John Takekawa (USGS) por compartir su video de entrenamiento sobre la colocación del PTT, y Mike Lubbock en el Parque de Aves Acuáticas Sylvan Heights, Scotland Neck, Carolina del Norte, por permitirnos la colocación del PTT con sus gansos del Orinoco cautivos. Dan Bouchard y Carol Oliver de Suministros de Control de la Vida Silvestre ofreció un amplio asesoramiento y asistencia en materia de logística y de solución de problemas del funcionamiento de la Net-Blaster. El trabajo no podría haberse completado sin la ayuda de Cathy Bykowsky y todos en Microwave Telemetry, Inc. en Columbia, MD, por responder a todas nuestras preguntas acerca de cómo iniciar nuestro primer estudio con un equipo de telemetría por satélite. El Dr. Antonio Brack, Ministro de Medio Ambiente, Perú, nos ayudó en el proceso de permiso con SERNANP, y el Sr. José Alvarez proporcionó la transcripción de los registros históricos de Neochen del Departamento de Loreto. Todos los métodos para la captación y

el aprovechamiento de las aves fueron aprobados por el Comité Institucional de Cuidado y Uso de la Universidad de Duke y el trabajo se llevó a cabo bajo permisos anuales del Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas del Perú (SERNANP). Por último, LCD agradece a su marido, el Dr. John Terborgh, por su apoyo y asesoramiento durante varias fases difíciles del proyecto, desde la espera en Lima en la aduana para liberar nuestros equipos, ayudándonos a analizar el comportamiento de las aves, y sugiriendo la incorporación de señuelos vivos, lo que condujo finalmente a nuestras capturas exitosas.

## LITERATURA

Bairlein, F., D.R. Norris, R. Nagel, M. Bulte, C.C. Voigt, J.W. Fox, D.J.T. Hussell, H. Schmaljohann. 2012. Cross-hemisphere migration of a 25 g songbird. *Biology Letters*. Publicado en línea el 15 de febrero, 2012, doi: 10.1098/rsbl.2011.1223.

Bridge, E.S., K. Thorup, M.S. Bowlin, P.B. Chilson, R.H. Diehl, R.W. Fléron, P. Hartl, R. Kays, J.F. Kelly, W.D. Robinson, M. Wikelski. 2011. Technology on the move: recent and forthcoming innovations for tracking migratory birds. *BioScience* 61: 689-698.

Brightsmith, D. 2000. Nest sites of wild parrots. *Bird Talk Magazine*, Febrero 2000.

Ecological Solutions Software. 2003. Biotas v. 1.03.1 Alpha. Ecological Solutions Software, Hegymagas, Hungary.

Emlen, S.T. 1967a. Migratory orientation in the indigo bunting, *Passerina cyanea*. Part I: evidence for use of celestial cues. *The Auk* 84: 309-342.

Emlen, S.T. 1967b. Migratory orientation in the indigo bunting, *Passerina cyanea*. Part II: mechanism of celestial orientation. *The Auk* 84: 463-489.

Garmin, Ltd. 2008. Garmin Mapsource 6.13.7. Garmin International, Inc. Olathe, KS.

Gentry, A. H., & J. Terborgh. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu mature floodplain forest, Peru. In: *Four Neotropical Rainforests*, ed. A. H. Gentry, 542-564. New Haven: Yale University Press.

Jahn, A.E., D. J. Levey, K. G. Smith. 2004. Reflections across hemispheres: a system-wide approach to New World bird migration. *The Auk* 121(4): 1005-1013.

Jahn, A.E., D.J. Levey, J.E. Johnson, A.M. Mamani, S.E. Davis. 2006. Towards a mechanistic interpretation of bird migration in South America. *El Hornero* 21: 99-108.

Jahn, A.E. D.L. Levey, J.A. Hostetler, A.M. Mamani. 2010. Determinants of partial migration in the Amazon Basin. *Journal of Animal Ecology*. 79: 983-992.

Kerlinger, P. 2009. How birds migrate. Stackpole Books: Mechanicsville, PA.

Kriese, K. D. 2004. Breeding ecology of the Orinoco Goose (*Neochen jubata*) in the Venezuelan Llanos: the paradox of a tropical grazer. PhD Dissertation, University of California, Davis. 180 pp.

Malecki, R. A., S. E. Sheaffer, A. Walsh, D. Stroud. 2011. Harnessing those pesky Anser species. *Goose Bulletin* 12: 19-24.

- Mayle, F.E., R.P. Langstroth, R.A. Fisher, P. Meir. 2007. Long-term forest-savannah dynamics in the Bolivian Amazon: implications for conservation. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362: 291-307.
- McNaughton, S.J. 1984. Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution. *The American Naturalist* 124: 863-886.
- Microwave Telemetry, Inc. 2010. MTI GPS Data Parser. v. 2010Jul15. Microwave Telemetry, Inc. Columbia, MD.
- Miller, R.M., J.Y. Takekawa, J.P. Fleskes, D.L. Orthmeyer, M.L. Casazza, W.M. Perry. 2005. Spring migration of Northern Pintails from California's Central Valley wintering area tracked with satellite telemetry: routes, timing, and destinations. *Can. J. Zool.* 83: 1314-1332.
- Person, B.T., M.P. Herzog, R.W. Ruess, J.S. Sedinger, R.M. Anthony, C.A. Babcock. 2003. Feedback dynamics of grazing lawns: coupling vegetation change with animal growth. *Oecologia* 135: 583-592.
- Petrie, S.A., & K.L. Wilcox. 2003. Migration chronology of eastern-population tundra swans. *Can. J. Zool.* 81: 861-870.
- Sekercioglu, C.H. 2010. Partial migration in tropical birds: the frontier of movement ecology. *Journal of Animal Ecology* 79: 933-936.
- Schulenberg, T.S., D.F. Stotz, D.F. Lane, J.P. O'Neill, T.A. Parker III. 2007. *Birds of Peru*. Princeton University Press: Princeton.
- Veigl, F. X. 2006. Noticias detalladas sobre el estado de la Provincia de Maynas en América Meridional hasta el año de 1768. Iquitos: CETA. Monumenta Amazónica B 11, pp. 203-204.
- Wikelski, M., and R. Kays. 2012. Movebank: archive, analysis and sharing of animal movement data. World Wide Web electronic publication. <http://www.movebank.org>, accessed on April 1, 2012.
- Wilcove, D. S. 2008. No way home: the decline of the world's great animal migrations. Washington, DC: Island Press.
- Wilcove, D. S., & M. Wikelski. 2008. Going, Going, Gone: Is animal migration disappearing? *PLoS Biology* 6(7): e188. doi:10.1371/journal.pbio.0060188.
- Wiltschko, R., & W. Wiltschko. 1995. *Magnetic orientation in animals*. Springer: Berlin.



# Diversidad de aves rapaces en áreas prístinas y áreas modificadas del bosque amazónico tropical en la Reserva de Biósfera del Manu, Perú

M. Ursula Valdez<sup>1</sup> & Martha J. Groom<sup>2</sup>

## RESUMEN

Muy poco es conocido acerca de la ecología y los efectos de las actividades humanas en las comunidades de aves rapaces en el Neotrópico. En este estudio observamos la composición, diversidad y abundancia relativa de las comunidades de aves rapaces diurnas (Falconiformes) en áreas prístinas y en áreas modificadas por actividades humanas del bosque tropical de tierras bajas de la Reserva de la Biósfera del Manu (RBM) en Perú. En la RBM realizamos censos de rapaces en dos localidades de bosque prístino y en dos de bosque modificado por actividades humanas. Realizamos censos en áreas abiertas, desde encima del dosel y censos con reproducciones de cantos de aves rapaces. Registramos un total de 31 de las 47 especies previamente reportadas en las tierras bajas de RBM. La composición de especies de aves rapaces fue diferente entre las cuatro localidades y encontramos porcentajes de similitud mayores entre bosques

---

<sup>1</sup> Environmental Sciences Program, IAS, University of Washington Tacoma, 1900 Commerce St Tacoma, WA 98402 USA.

<sup>2</sup> Interdisciplinary Arts and Sciences, UW-Bothell, 18115 Campus Way NE, Bothell WA 98011 USA.

prístinos y entre bosques modificados (85.1% y 85.8%, respectivamente). Registramos un mayor número de especies en localidades de bosque prístino (25 y 28) que en bosque modificado (19 y 14). Igualmente, la diversidad de especies fue mayor en localidades de bosque prístino ( $H' = 2.6$  y  $H' = 2.5$ ), que en las de bosque modificado ( $H' = 1.7$  y  $H' = 1.2$ ). En general, el número de avistamientos totales fue diferente en las cuatro localidades ( $X^2 = 24.08$ ,  $gl = 3$ ,  $P = 0.001$ ), con cantidades totales mas altas en localidades de bosque modificado. Encontramos diferencias en la tasa de detección y en la abundancia relativa de rapaces entre localidades de bosque prístino y modificado ( $X^2 = 24.08$ ,  $gl = 3$ ,  $P = 0.001$ ). Sugerimos que la caracterización de la composición de las comunidades de rapaces y los patrones de abundancia relativa en localidades con diferentes niveles de modificación humana pueden ser el primer paso para entender los mecanismos ecológicos de estas comunidades en el bosque amazónico del sureste peruano.

## ABSTRACT

Raptor communities in the Neotropics are scarcely studied and little is known about their ecology and the effects of human activities on them. We studied the composition, diversity and relative abundance of diurnal raptors in pristine and human-affected areas of lowland tropical rainforest of Manu Biosphere Reserve (RBM), Perú. In RBM, we surveyed for raptors in two sites with low human impact and two with higher human impact. Raptors were surveyed in open areas, from high points above the canopy, and with playbacks in the forest interior. We recorded a total of 31 out of the 47 species previously registered for the area. Species composition differed among the localities, but had higher percent similarity within pristine sites and within human-affected ones (85.1% and 85.8%, respectively). We recorded higher numbers of species in pristine sites (25 and 28) and lower numbers in human-affected areas (19 and 14). Species diversity was higher in pristine sites ( $H' = 2.6$ ,  $H' = 2.5$ ) than in human-affected ones ( $H' = 1.7$ ,  $H' = 1.2$ ). Overall, the number of sightings of all species differed among the four sites ( $X^2 = 24.08$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.001$ ), with greater total numbers found at human-affected areas. Raptor detection rates and relative abundance patterns differed among pristine and human-affected sites ( $X^2 = 24.08$ ,  $df = 3$ ,  $P = 0.001$ ). Characterizing the patterns of raptor community composition and relative abundance in sites with contrasting levels of human disturbance might be the first step in the understanding of raptor communities in the Peruvian rainforest.

## INTRODUCCIÓN

La rápida destrucción de los bosques en la Amazonía hace imprescindible entender la ecología de estos ecosistemas y diseñar las mejores estrategias para su conservación. Entre los muchos elementos importantes de estos ecosistemas, se encuentran las aves rapaces diurnas (Falconiformes), las cuales ocurren naturalmente en bajas densidades poblacionales y son muy vulnerables a la fragmentación y modificación de sus hábitats (Terborgh, 1985; Thiollay, 1985a). La disminución o desaparición de las poblaciones de aves rapaces parecen afectar a especies de los niveles inferiores de las cadenas tróficas, lo que desencadenaría impactos en docenas y cientos de especies animales y vegetales (Terborgh & Winter, 1980; Robinson & Wilcove, 1989; Terborgh & Wright, 1994; Whitacre, 1997). Por lo tanto, los estudios sobre aves rapaces pueden servir como indicadores de la calidad del hábitat y el ecosistema, haciéndolos útiles para el monitoreo de los cambios ambientales (Furness *et al.*, 1993). Las aves rapaces también se consideran “especie paraguas” porque un área suficientemente grande como para contener poblaciones viables de estas, alberga también a poblaciones de muchas otras especies. Así, algunos estudios anteriores han sugerido usar el área de actividad de algunas especies de aves rapaces para estimar tamaños mínimos de áreas protegidas (Burham *et al.*, 1994; Thiollay, 1994).

Desafortunadamente, las aves rapaces del bosque tropical son muy elusivas y difíciles de estudiar y, por tal razón, el conocimiento sobre la ecología de este grupo es muy limitado (Thiollay, 1985a). Menos de 20 de las 280 especies de aves rapaces que ocurren en las selvas neotropicales han sido estudiadas en detalle (Thiollay, 1985a, b, c; Thiollay, 1994; Bildstein *et al.*, 1997). Dada la rapidez con la que los bosques tropicales están desapareciendo o siendo fragmentados, es posible que muchas especies de rapaces que dependen de estos hábitats desaparecerán antes de tener la oportunidad de estudiarlos (Thiollay, 1985a; Bildstein *et al.*, 1997; Thiollay, 1994).

En la Amazonía del Perú, se sabe muy poco acerca de la ecología de estas aves y menos aún sobre el efecto de los impactos humanos sobre ellas. Como ha sucedido en el resto de la Amazonía, grandes cantidades de bosques primarios en Perú se están convirtiendo en pastizales, bosques secundarios y tierras erosionadas, con consecuencias desconocidas para las poblaciones de aves rapaces. En 1994, Robinson reportó de manera general sobre la diversidad de aves rapaces en el Parque Nacional Manu dentro de la Reserva de Biósfera del Manu (RBM), y también proporcionó información sobre los

hábitos de alimentación de aves rapaces y la distribución entre los diferentes hábitats del área de protección, pero su estudio no incluye evaluaciones dentro de áreas modificadas por actividades humanas.

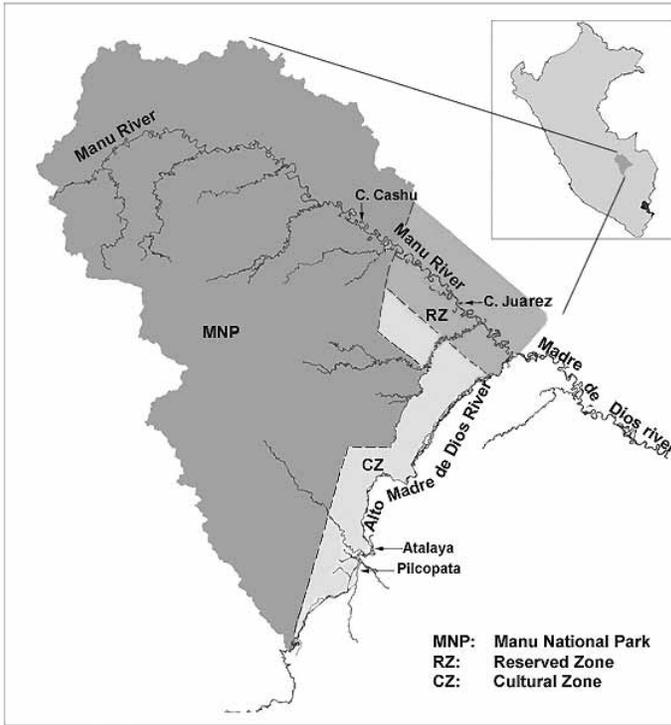
En el presente reporte, expandimos el trabajo de Robinson (1994) a través de un estudio de distribución de aves rapaces en áreas protegidas y en áreas afectadas por actividades humanas dentro de la RBM. Añadimos la evaluación de áreas modificadas dentro de la RBM, por su alta vulnerabilidad y mayor riesgo al incremento de actividades humanas, tales como uso indiscriminado de recursos y prácticas forestales no sostenibles (Macera, 1995).

El objetivo principal de nuestro estudio fue describir y comparar la composición, diversidad y abundancia relativa de las comunidades de aves rapaces diurnas en áreas prístinas y en aquellas afectadas por impactos humanos de la selva amazónica de la RBM en el sureste de Perú. Específicamente probamos las hipótesis de que (1) El número de especies de aves rapaces sensibles será mayor en áreas prístinas que en áreas modificadas y, por lo tanto, la composición de especies de las comunidades de aves rapaces variarán entre esas áreas, y (2) La riqueza de especies y diversidad de especies en áreas con considerable impacto humano debe ser inferior a la de las áreas prístinas. Adicionalmente, intentamos proporcionar información sobre la estructura de la comunidad de aves rapaces en la RBM.

## ÁREA DE ESTUDIO

La RBM consiste de aproximadamente 1,9 millones de hectáreas de selva amazónica en la cuenca del Río Madre de Dios (71°10'-72°25'W y 11°16'-13°S11) en el sureste de Perú (**Figura 1**). En la RBM, el rango de elevación va de 300 a 4000 msnm e incluye una gran diversidad de hábitats desde bosque lluvioso de tierras bajas hasta los pastizales andinos (Terborgh, 1990; Wilson & Sandoval, 1996). La RBM consta de tres áreas principales: (1) Zona núcleo o Parque Nacional del Manu (PNM), que está estrictamente protegido y donde solo está permitido el uso de recursos por las comunidades indígenas ancestrales, y el uso para investigación, (2) la zona buffer, que permite pequeños asentamientos indígenas y operación turística, y (3) la zona cultural (CZ), donde se establecen los asentamientos más grandes y los recursos son utilizados en baja a moderada intensidad a través de la agricultura de subsistencia o de pequeña ganadería (Yallico & Suárez de Freitas, 1995).

**Figura 1.** Reserva de la Biosfera del Manu en el sureste de Perú y las cuatro localidades evaluadas en este estudio (MNP-Parque Nacional del Manu, RZ-Zona Reservada, CZ-Zona Cultural).



Para comparar la composición de las comunidades de aves rapaces diurnas entre las áreas afectadas por actividades humanas y áreas prístinas, elegimos cuatro localidades en bosque lluvioso tropical de tierras bajas dentro de RBM: Estación Biológica de Cocha Cashu y Cocha Juárez en áreas más protegidas y Atalaya y Pilcopata en la zona cultural. Los dos primeros lugares se consideran hábitats prístinos o no perturbados, porque la presencia de investigadores y visitantes no parece haber creado efectos adversos en el área, y porque escasa actividad humana está permitida. En cambio, en los asentamientos de Atalaya y Pilcopata, es posible encontrar bosques muy modificados por las actividades humanas, principalmente debido a la extensa tala y quema (Vásquez & Barrena, 1990). Para este estudio, definimos a Cocha Cashu y Cocha Juárez como **áreas prístinas**, y Atalaya y Pilcopata como **áreas modificadas** (mayor detalle en Valdez, 1999).

## MÉTODOS

Nuestro estudio considera únicamente a las aves rapaces diurnas (de aquí en adelante “rapaces”) del Orden Falconiformes, incluyendo a las familias Accipitridae, Pandionidae y Falconidae, así como también la familia Cathartidae (buitres del Neotrópico). A pesar de la nueva clasificación taxonómica que considera a Cathartidae en el Orden Ciconiformes, hemos incluido esta familia, ya que tradicionalmente se la considera parte de las comunidades de rapaces, debido a sus similitudes con otros miembros de las Falconiformes, tanto en sus hábitos como en las respuestas a los cambios del hábitat (Thiollay, 1985c; Julien & Thiollay, 1996; Whitacre *et al.*, 1997).

### Censos de rapaces en RBM

De mayo a octubre de 1998, realizamos censos de rapaces usando métodos descritos por Turley (1989), Whitacre (1991), Jones y Sutter (1992) y Whitacre *et al.* (1992), los que adaptamos para nuestra área de estudio. Para lograr una evaluación completa de la diversidad de la comunidad de rapaces realizamos censos de tres tipos, censos con reproducciones de las llamadas de las aves, así como censos desde áreas abiertas y desde encima del dosel del bosque (Valdez, 1999).

### Censos con reproducción de llamadas (“*Playbacks*”)

Establecimos 12 puntos de conteo en las cuatro localidades de estudio y en los que llevamos a cabo censos de rapaces usando *playbacks*. Establecimos 4 puntos de conteo en Cocha Cashu y Cocha Juárez, mientras que en Pilcopata y Atalaya, sólo 2 puntos, ya que no había acceso por senderos en el bosque de colina. Los censos se realizaron 6 veces en cada uno de los puntos de conteo de Cocha Cashu y Cocha Juárez y entre mayo y octubre. Censamos cada punto en Atalaya y Pilcopata un total de 4 veces entre agosto y noviembre. Durante estos censos, se registraron las especies de rapaces detectadas ya sea por avistamiento o por identificación del canto.

### Censos desde áreas abiertas

En Cocha Cashu, censamos desde la orilla de dos cochas y un pantano de palmeras, y en Cocha Juárez desde la orilla de una cocha y desde la margen del río. Censamos cada uno de estos puntos de observación, tanto en Cocha Cashu como en Cocha Juárez 6 veces desde mayo a noviembre. No se encontró puntos de observación similares en Atalaya o Pilcopata. Las zonas abiertas en estas localidades son numerosas, pero todas eran pequeños claros rodeados por vegetación secundaria. La vista de estos claros era demasiado limitada para realizar censos estandarizados similares a las de los sitios de bosques prístinos.

## Censos desde puntos altos

Evalúamos desde puntos por encima del dosel para detectar las especies que prefieren el dosel alto. Tanto en Cocha Cashu como en Cocha Juárez, establecimos dos puntos altos y en cada localidad uno de estos puntos fue la copa de una Ceiba (*Ceiba pentandra*, Bombacaceae) y la segunda desde la cima de una colina. En Atalaya y Pilcopata se establecieron 2 puntos altos, los cuales fueron cimas de colinas. En las 4 zonas de estudio, se definieron parcelas en forma de cuña, las cuales tuvieron un ángulo de observación de  $170^\circ$  y un límite de distancia de aproximadamente 1 km que se delimitó con la ayuda de las características topográficas del paisaje. Detectamos las rapaces por avistamientos, y los registros se documentaron cada 10 minutos y durante 3 horas en la mañana. Además de la identidad de la especie, estimamos la dirección de vuelo, la distancia y altura de cada individuo avistado. Cada punto alto fue examinado 6 veces en Cashu y Juárez, de mayo a noviembre. Los puntos altos en Atalaya y Pilcopata se censaron 10 veces desde julio a noviembre. Todos los censos fueron realizados por una pareja de observadores con binoculares 10x40 y un telescopio de 60x. Se calibró el proceso frecuentemente para reducir las diferencias entre los observadores.

## Análisis de los datos

Ya que los individuos podían ser registrados más de una vez en los censos y, por lo tanto, sobreestimado el número total, para todos los análisis utilizamos únicamente el número máximo de individuos de una especie detectada en un mismo momento.

Para cada localidad, calculamos la riqueza de especies como el número total de especies de aves rapaces detectadas en esa localidad. Estimamos la diversidad de especies mediante el índice de Shannon-Wiener. Se utilizó este índice, ya que es relativamente insensible a tamaños pequeños de muestra (Spellerberg, 1991), y porque da peso a especies raras en mayor medida que muchos otros índices de diversidad (Peet, 1974). También comparamos la riqueza de especies y la diversidad local de los puntos de muestreo en cada sitio.

Caracterizamos la composición de la comunidad de rapaces con base en la presencia/ausencia de especies en cada localidad, y también determinamos las diferencias en abundancia relativa de rapaces entre los sitios. Calculamos la abundancia relativa de las tasas de detección, las que fueron expresadas como la proporción de veces que una especie se detectó en los censos (usando el arcoseno de los datos para los análisis).

Para evaluar la similitud de composición de la comunidad de rapaces entre los sitios, utilizamos el índice de Sorensen. Este índice se basa únicamente en el número de especies y no en su abundancia (Krebs, 1989; Spellerberg, 1991).

Usamos el test de t-student pareado para determinar las diferencias entre las tasas de detección entre las áreas prístinas y modificadas. Comparamos la abundancia de 8 especies focales que fueron detectadas en todos los sitios usando una prueba de Kruskal-Wallis. Adicionalmente, realizamos una prueba de Cochran-Mantel-Haenszel para buscar diferencias en la media del número de individuos de cada una de las 8 especies entre las áreas prístinas y modificadas.

## RESULTADOS

De las 47 especies reportadas para RBM detectamos 31 especies o 67% del total, combinando los datos de todos los métodos y todos los sitios (**Tabla 1**). En 86 censos de rapaces en zonas abiertas y por encima del dosel, se registraron 28 especies en 1486 avistamientos de aves rapaces para todos los sitios de estudio. En el interior del bosque, se registraron 18 especies de aves rapaces dentro de 90 detecciones (por vocalizaciones o avistamientos) durante un total de 124 censos de playback en las 4 localidades de estudio. Las especies registradas en el interior del bosque fueron detectadas en cantidades extremadamente bajas, sólo 2-3 individuos/especie/censo, en algunos casos, sólo un individuo/especie dentro de todo el estudio (i.e., *Morphnus guianensis*). El número máximo de especies detectadas/censo de playback en las áreas prístinas fue de 8, en comparación con un máximo de 3 especies en las áreas modificadas. Las tasas de detección calculadas para censos desde zonas abiertas y censos desde puntos altos no mostraron diferencias significativas ( $t = 0,995$ ,  $df = 28$ ,  $P = 0,28$ ). Por esta razón, combinamos los datos de estas dos técnicas en los análisis posteriores.

### Comunidades de aves rapaces en áreas prístinas y modificadas

Durante todo el estudio, registramos 25 especies en Cocha Cashu, 28 en Cocha Juárez, 19 en Atalaya y 14 en Pilcopata (**Tabla 1**). Seis especies se registraron únicamente en una de las localidades, 10 en dos localidades, 5 en tres localidades y 10 en las cuatro localidades. Casi todas las especies que detectamos en áreas modificadas, fueron también detectadas en áreas prístinas, *Leucopternis albicollis*, *Spizaetus tyrannus* y *Cathartes aura*. Siete especies, tales como *Harpia harpyja*, *Morphnus guianensis*, *Spizaetus ornatus*, *Accipiter bicolor*, *Leucopternis schistacea*, *Spizastur melanoleucus* y *Busarellus nigricollis* sólo se detectaron durante las evaluaciones en áreas prístinas.

Encontramos los valores más altos de similitud de especies de rapaces entre las localidades de áreas modificadas y entre las localidades de áreas prístinas (Índice

de Sorensen 85,8% y 85,2% respectivamente). Los valores de similitud más bajos fueron entre Cocha Cashu y Pilcopata y entre Cocha Juárez y Pilcopata (Índice de Sorensen de 52,3% y 61,9% respectivamente).

**Tabla 1.** Especies de rapaces diurnas registradas en las tierras bajas de la Reserva de Biosfera de Manu (compilado de: Terborgh *et al.*, 1984; Robinson, 1994; Arvin, observación personal; Stotz *et al.*, observación personal.) y el número total de avistamientos de especies detectadas en este estudio en cuatro localidades de RBM.

ESPECIES	NÚMERO TOTAL DE OBSERVACIONES DURANTE LOS CENSOS DE RAPACES EN CADA LOCALIDAD			
	Cocha Cashu	Cocha Juarez	Atalaya	Pilcopata
King Vulture, <i>Sarcorampus papa</i>	63	22	6	2
Black Vulture, <i>Coragyps atratus</i>	87	66	45	63
Turkey Vulture, <i>Cathartes aura</i>	–	–	70	134
Greater Yellow-headed Vulture, <i>C. melambrotus</i>	243	196	41	35
Osprey, <i>Pandion haliaetus</i>	15	12	1	–
Pearl Kite, <i>Gampsonyx swainsonii</i>	–	–	–	–
Swallow-tailed Kite, <i>Elanoides forficatus</i>	92	73	19	245
Grey-headed Kite, <i>Leptodon cayanensis</i>	9	6	1	–
Hook-billed Kite, <i>Chondrohierax uncinatus</i>	–	1	–	–
Double-toothed Kite, <i>Harpagus bidentatus</i>	–	1	1	–
Plumbeous Kite, <i>Ictinia plumbea</i>	104	86	265	335
Mississippi Kite, <i>Ictinia mississippiensis</i>	–	–	–	–
Snail Kite, <i>Rosthramus sociabilis</i>	2	1	–	–
Slender-billed Kite, <i>Helicolestes hamatus</i>	–	–	–	–
Sharp-shinned Hawk, <i>Accipiter striatus</i>	–	–	–	–
Bicolored Hawk, <i>Accipiter bicolor</i>	4	1	–	–

ESPECIES	NÚMERO TOTAL DE OBSERVACIONES DURANTE LOS CENSOS DE RAPACES EN CADA LOCALIDAD			
	Cocha Cashu	Cocha Juarez	Atalaya	Pilcopata
Plumbeous Kite, <i>Ictinia plumbea</i>	104	86	265	335
Mississippi Kite, <i>Ictinia mississippiensis</i>	–	–	–	–
Snail Kite, <i>Rosthramus sociabilis</i>	2	1	–	–
Slender-billed Kite, <i>Helicolestes hamatus</i>	–	–	–	–
Sharp-shinned Hawk, <i>Accipiter striatus</i>	–	–	–	–
Bicolored Hawk, <i>Accipiter bicolor</i>	4	1	–	–
Grey-bellied Hawk, <i>Accipiter poliogaster</i>	–	–	–	–
Tiny Hawk, <i>Accipiter superciliosus</i>	–	–	–	–
Zone-tailed Hawk, <i>Buteo albonotatus</i>	2	3	1	2
Swainson's Hawk, <i>Buteo swainsonii</i>	–	–	–	–
Broad-winged Hawk, <i>Buteo platypterus</i>	–	–	–	–
Short-tailed Hawk, <i>Buteo brachyurus</i>	–	1	–	1
Roadside Hawk, <i>Buteo magnirostris</i>	19	18	22	25
Gray Hawk, <i>Buteo nitidus</i>	5	–	–	–
Slate-colored Hawk, <i>Leucopternis schistacea</i>	12	6	–	–
White-browed Hawk, <i>Leucopternis kuhli</i>	–	–	–	–
White Hawk, <i>Leucopternis albicollis</i>	–	–	3	–
Black-collared Hawk, <i>Busarellus nigricollis</i>	8	3	–	–
Great-Black Hawk, <i>Buteogallus urubitinga</i>	8	7	6	–
Solitary Eagle, <i>Harpyhalietus solitarius</i>	–	–	–	–
Crested Eagle, <i>Morphnus guianensis</i>	–	1	–	–
Harpy Eagle, <i>Harpia harpyja</i>	1	1	–	–

ESPECIES	NÚMERO TOTAL DE OBSERVACIONES DURANTE LOS CENSOS DE RAPACES EN CADA LOCALIDAD			
	Cocha Cashu	Cocha Juarez	Atalaya	Pilcopata
Black and White Hawk-eagle, <i>Spizastur melanoleucus</i>	7	2	–	–
Ornate Hawk-eagle, <i>Spizaetus ornatus</i>	5	9	–	–
Black Hawk-Eagle, <i>Spizaetus tyranus</i>	–	–	5	6
Crane Hawk, <i>Geranospiza caerulescens</i>	3	–	–	–
Laughing Falcon, <i>Herpethotes cachinnans</i>	8	10	1	–
Collared Forest-falcon, <i>Micrastur semitorquatus</i>	13	4	–	1
Barred Forest-falcon, <i>Micrastur ruficollis</i>	8	1	1	–
Lined Forest-falcon, <i>Micrastur gilvicollis</i>	–	–	–	–
Slaty-backed Forest-falcon, <i>Micrastur mirandollei</i>	–	–	–	–
Buckey's Forest-falcon, <i>Micrastur buckleyi</i>	–	–	–	–
Black Caracara, <i>Daptrius ater</i>	24	12	4	9
Red-throated Caracara, <i>Daptrius americanus</i>	9	17	12	15
Peregrine Falcon, <i>Falco peregrinus</i>	–	–	–	–
Orange-breasted Falcon, <i>Falco deiroleucus</i>	–	–	–	–
Bat Falcon, <i>Falco rufigularis</i>	37	6	5	3

ESPECIES	NÚMERO TOTAL DE OBSERVACIONES DURANTE LOS CENSOS DE RAPACES EN CADA LOCALIDAD			
	Cocha Cashu	Cocha Juarez	Atalaya	Pilcopata
Black-collared Hawk, <i>Busarellus nigricollis</i>	8	3	–	–
Great-Black Hawk, <i>Buteogallus urubitinga</i>	8	7	6	–
Solitary Eagle, <i>Harpyhalietus solitarius</i>	–	–	–	–
Crested Eagle, <i>Morphnus guianensis</i>	–	1	–	–
Harpy Eagle, <i>Harpia harpyja</i>	1	1	–	–
Black and White Hawk-eagle, <i>Spizaetus melanoleucus</i>	7	2	–	–
Ornate Hawk-eagle, <i>Spizaetus ornatus</i>	5	9	–	–
Black Hawk-Eagle, <i>Spizaetus tyrannus</i>	–	–	5	6
Crane Hawk, <i>Geranospiza caerulescens</i>	3	–	–	–
Laughing Falcon, <i>Herpethotes cachinnans</i>	8	10	1	–
Collared Forest-falcon, <i>Micrastur semitorquatus</i>	13	4	–	1
Barred Forest-falcon, <i>Micrastur ruficollis</i>	8	1	1	–
Lined Forest-falcon, <i>Micrastur gilvicollis</i>	–	–	–	–
Slaty-backed Forest-falcon, <i>Micrastur mirandollei</i>	–	–	–	–
Buckley's Forest-falcon, <i>Micrastur buckleyi</i>	–	–	–	–
Black Caracara, <i>Daptrius ater</i>	24	12	4	9
Red-throated Caracara, <i>Daptrius americanus</i>	9	17	12	15
Peregrine Falcon, <i>Falco peregrinus</i>	–	–	–	–
Orange-breasted Falcon, <i>Falco deiroleucus</i>	–	–	–	–
Bat Falcon, <i>Falco ruficularis</i>	37	6	5	3

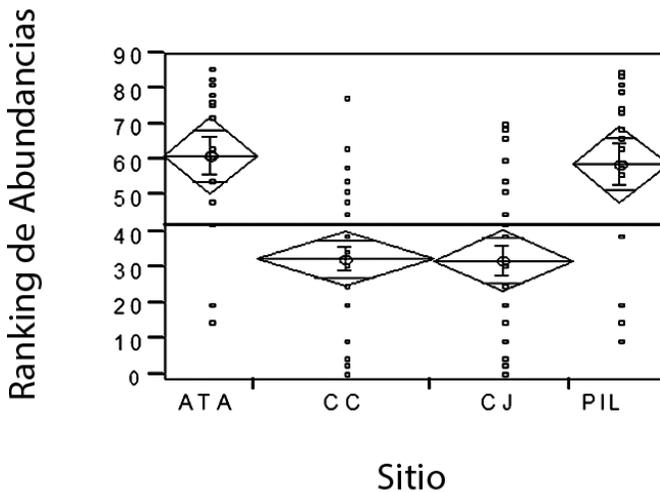
### Diversidad de especies.

La diversidad de rapaces fue mayor en los hábitats prístinos que en los modificados. Los valores del índice de Shannon-Wiener de Cocha Cashu y Cocha Juárez fueron  $H' = 2,6$  y  $H' = 2,5$ , respectivamente, mientras que los de Atalaya y Pilcopata fueron más bajos ( $H' = 1,7$  y  $H' = 1,2$ , respectivamente). En general, la diversidad de especies por punto de muestreo fue mayor en las áreas prístinas que en las áreas modificadas ( $t = 4,67$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0,01$ ).

### Abundancia relativa.

En general, encontramos que el número de avistamientos de todas las especies fue diferente entre los 4 sitios ( $X^2 = 24,08$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0,001$ ), con un mayor número total de detecciones en Atalaya y Pilcopata que en Cocha Cashu y Juárez Cocha (**Figura 2**).

**Figura 2.** Ranking de abundancia de 8 especies de aves rapaces focales detectadas en todas las localidades y durante censos desde área abierta y puntos altos (se muestran los promedios y barras de error estándar).



Las tasas de detección fueron más similares entre Cocha Cashu y Cocha Juárez ( $t = 0,86$ ,  $P = 0,393$ ,  $n = 28$ ) y entre Atalaya y Pilcopata ( $t = 1,10$ ,  $P = 0,277$ ,  $n = 28$ ). Nuestro análisis de las tasas de detección de especies desde zonas abiertas y desde puntos altos, demostró que la abundancia relativa difirió para ciertas especies entre los sitios prístinos y los modificados. Con base en la proporción de censos en los que se detectó una especie, se encontró que dichas especies fueron consistentemente más comunes o más raras en cada uno de estos sitios.

**Tabla 2.** Frecuencia de detección de especies de aves rapaces expresado como el porcentaje del número total de encuestas(n) en el que la especie fue detectada en cada localidad.

ESPECIES	COCHA CASHU (n = 30)	COCHA JUÁREZ (n = 20)	ATALAYA (n = 20)	PILCOPATA (n = 20)
<i>Greater Yellow-headed Vulture</i>	100	100	63	38
<i>Black Vulture</i>	60	67	50	81
<i>Swallow-tailed Kite</i>	60	13	56	75
<i>Plumbeous Kite</i>	57	67	94	88
<i>Bat Falcon</i>	53	42	25	0
<i>Black-Collared Hawk</i>	53	17	0	0
<i>King Vulture</i>	43	58	38	13
<i>Osprey</i>	40	33	0	0
<i>Collared Forest-falcon</i>	40	13	6	0
<i>Roadside Hawk</i>	37	54	44	56
<i>Great Black Hawk</i>	30	25	25	0
<i>Red-throated Caracara</i>	30	29	31	13
<i>Black Caracara</i>	23	33	6	13
<i>Grey-headed Kite</i>	17	17	6	0
<i>Black-and-white Hawk-eagle</i>	13	8	0	0
<i>Gray Hawk</i>	10	0	0	0
<i>Bicolored Hawk</i>	10	4	0	0
<i>Slate-colored Hawk</i>	10	8	0	0
<i>Zone-tailed Hawk</i>	7	13	6	6
<i>Ornate Hawk-eagle</i>	7	13	0	0
<i>Crane Hawk</i>	7	0	0	0
<i>Snail Kite</i>	3	4	0	0
<i>Laughing Falcon</i>	3	13	6	0
<i>Short-tailed Hawk</i>	0	4	0	6
<i>Turkey Vulture</i>	0	0	81	100
<i>Black Hawk-Eagle</i>	0	0	31	31
<i>White Hawk</i>	0	0	13	0
<i>Double-toothed Kite</i>	0	4	6	0

En Cocha Cashu, las especies que observamos más frecuentemente fueron *C. melambrotus*, *C. atratus*, *Elanoides forficatus*, *Ictinia plumbea* y *Falco rufigularis*. Por el contrario, detectamos con menos frecuencia a *Geranospiza caerulescens*, *Buteo albonotatus* y *Rostbramus sociabilis*.

En Cocha Juárez los resultados fueron similares, con mayor número de detecciones de *C. melambrotus*, *C. atratus*, *I. plumbea*, *S. papa* y *Buteo magnirostris*. Las especies detectadas con menos frecuencia en esta localidad incluyen a *S. ornatus*, *S. melanoleucus* y *Buteo brachyurus*.

En Atalaya, nuestras detecciones más frecuentes fueron de *I. plumbea*, *C. aura* y *E. forficatus*, mientras que *L. albicollis*, *Daptrius americanus* y *Herpetotheres cachinnans* se encontraron entre las especies menos detectadas.

En Pilcopata, nuestras detecciones más abundantes fueron de *C. aura*, *C. atratus*, y especialmente *I. plumbea* y *E. forficatus*. En esta localidad, *Daptrius americanus*, *D. americanus* y *S. papa* se detectaron con la menor frecuencia.

Posteriormente realizamos un análisis focalizado en 8 especies detectadas con mayor frecuencia relativa: *B. magnirostris*, *C. melambrotus*, *C. atratus*, *S. papa*, *E. forficatus*, *I. plumbea*, *D. ater* y *D. americanus*. Encontramos que el número de individuos observados difirió significativamente entre las localidades para cuatro especies. Encontramos mayor número promedio de individuos de *E. forficatus* ( $X^2 = 19,83$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0,002$ ), *I. plumbea* ( $X^2 = 22,83$ ,  $df = 3$ ,  $S. papa$  ( $X^2 = 8,07$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0,044$ ) y *C. melambrotus* ( $X^2 = 17,88$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0,0005$ ) fueron mayores en áreas prístinas. No se encontraron diferencias significadas para las otras cuatro especies, *B. magnirostris* ( $X^2 = 4,43$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0,218$ ), *C. atratus* ( $X^2 = 5,42$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0,143$ ), *D. americanus* ( $X^2 = 4,709$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0,194$ ) y *D. ater* ( $X^2 = 3,73$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0,291$ ).

## DISCUSIÓN

El bosque lluvioso de la RBM es conocido por albergar una de las comunidades de aves más diversas del mundo (Terborgh *et al.*, 1984; Robinson y Terborgh, 1997). Nuestros resultados totales para el número de especies de aves rapaces en RBM parecen apoyar los reportes anteriores. Al comparar nuestros resultados de los censos entre las localidades evaluadas, se encontraron diferencias en la composición de las comunidades de aves rapaces en las distintas áreas de RBM. La diversidad de rapaces fue mayor en los hábitats prístinos que en los modificados. Además, un mayor número de especies sensibles se detectaron en

los sitios prístinos. La similitud en la composición de especies de rapaces fue más alta entre las dos localidades prístinas y entre las dos localidades modificadas. Se sabe que las actividades humanas intensivas en los bosques tropicales tienden a disminuir la diversidad de hábitats y la complejidad de las interacciones entre especies (Lugo, 1988; Myers, 1988; Terborgh, 1992). Cuando la alteración y fragmentación de hábitats son extensas, las poblaciones de rapaces parecen estar muy afectadas (Thiollay, 1985d). Nuestros resultados en el gradiente de uso de la RBM, son consistentes con un aumento de la actividad humana causando una disminución en la diversidad de rapaces (Panasci & Whitacre, 2001).

A pesar de los esfuerzos de conservación, la alteración de los bosques y la pérdida de hábitat están aumentando a lo largo de la zona cultural de RBM (Vásquez & Barrena, 1990; Macera, 1995; Yallico & Suárez de Freitas, 1995). De las conversaciones con la gente local, nos enteramos que muchas especies de aves y mamíferos típicos de áreas prístinas una vez fueron comunes en localidades como Pilcopata y Atalaya. En el pasado, estas áreas contenían largas extensiones de bosques maduros con especies de árboles que ahora son extremadamente raros (Vásquez & Barrena, 1990). De hecho, la colonización humana de estas áreas y la alteración del hábitat creciente motivó la creación del Parque Nacional del Manu en 1973 (Yallico & Suárez de Freitas, 1995). En nuestro estudio, hemos sido testigos de frecuente actividad de tala y quema en Atalaya y Pilcopata. Tierras de cultivo, localmente llamadas “chacras”, se establecieron entre agosto y noviembre de 1998, en sustitución de bosque que estuvo en las colinas de estas localidades. En el presente, prácticamente toda la zona adyacente a Atalaya y Pilcopata se compone de pequeñas parcelas de tierras de cultivo rodeadas de bosques secundarios jóvenes. Nuestros resultados de menores diversidades de rapaces en estas localidades, pueden que estén relacionados con la alteración constante del paisaje y la pérdida de los bosques primarios en ellas.

Thiollay (1985c) fue pionero en el estudio de las comunidades de aves rapaces en un gradiente de bosques primarios a hábitats secundarios en 5 localidades de bosques tropicales. Se encontró que las especies neotropicales como *Harpia harpyja*, *Morphnus guianensis* y *Micrastur mirandollei* son muy sensibles a la disminución de áreas forestales, así como a persecución directa por parte de las personas. En el mismo estudio, también se informó que algunas otras especies, como *S. tyrannus*, *G. caeruleus*, *Buteogallus urubitinga* y *Milvago chimachima*, al parecer pueden ampliar sus actividades a claros amplios o áreas con actividad humana. Los estudios sobre aves rapaces realizados en otras localidades neotropicales, mostraron tendencias similares, las distribuciones de especies de

rapaces en el bosque van cambiando los hábitats a medida que son modificados para dedicarlos a actividades agrícolas (Anderson, 1998; Jones & Sutter, 1992; Jullien & Thiollay, 1996; Whitacre *et al.*, 1997). Nuestros resultados sobre la ausencia de la mayoría de especies sensibles en las áreas modificadas de RBM son consistentes con los resultados de esos estudios. Así, la mayoría de las especies que se encuentran en las áreas modificadas de RBM son tolerantes a la perturbación en al menos algún grado. Por ejemplo, dos de las tres especies que detectamos en el interior del bosque en las áreas modificadas (*M. semitorquatus* y *M. ruficollis*) han sido reportadas como adaptables a hábitats secundarios en otras localidades tropicales (Schulze, 1992; Bierregard, 1994; Whitacre *et al.*, 1997). Además, encontramos que la mayoría de las especies que ocurrieron en las áreas modificadas también ocurrieron en los sitios prístinos, lo que implicaría que la diversidad regional de rapaces no es favorecida en estas áreas modificadas.

En nuestro estudio encontramos *C. aura* sólo en las áreas modificadas de RBM. Otros informes han demostrado que esta especie se beneficia de la presencia de espacios abiertos, tierras de cultivo y los asentamientos humanos (Thiollay, 1985b; Hilty & Brown, 1986; Houston, 1988; Whitacre *et al.*, 1997). En cuanto a *C. melambrotus*, se conoce por ser una especie común a bastante común en áreas boscosas extensas y, aunque está presente en áreas abiertas, su abundancia es menor en ellas (Thiollay, 1985b; Hilty & Brown, 1986). Estudios anteriores reportaron que esta especie es menos abundante en áreas modificadas, ya que es sustituida por *C. aura* en áreas más abiertas y con menos bosque (Brown & Amadon, 1968; Thiollay, 1985b; Hilty & Brown, 1986). Nuestros resultados son similares en RBM, donde *C. aura* fue más abundante que *C. melambrotus* en las áreas modificadas (aunque no en la total exclusión de este último). Además, *C. melambrotus* fue más comúnmente detectado en las localidades prístinas que en las modificadas.

Una especie comúnmente detectada en áreas prístinas fue *S. papa*, que fue mucho menos común en las áreas modificadas de la RBM. Nuestros resultados son similares a los que reportan que *S. papa* es común en extensas zonas boscosas y menos común cerca de los asentamientos humanos (Hilty & Brown, 1986; Houston, 1988; Reid, 1989; Whitacre *et al.*, 1997). La pérdida de áreas boscosas parece afectar a la abundancia de esta especie, aunque la cantidad de hábitat requerido para mantener una población viable de esta especie es desconocida (Rappole & Morton, 1985).

Nuestros resultados muestran que en general las aves rapaces verdaderas (halcones, águilas, aguiluchos), no fueron abundantes en ninguna de las

localidades evaluadas. Sólo tres especies de rapaces verdaderas, *B. magnirostris*, *I. plumbea* y *E. forficatus* fueron abundantes. *B. magnirostris* es probablemente la especie de rapaz de distribución más extendida en los trópicos (Brown & Amadon, 1968; Hilty & Brown, 1986; Panasci & Whitacre, 2002), aunque existe evidencia de variación geográfica en el uso de los hábitats de esta especie (Whitacre *et al.*, 1997). En la Amazonia brasileña y en Honduras, *B. magnirostris* ocupa hábitats modificados y rara vez se encuentra en el bosque maduro (Bierregard, 1994; Anderson, 2001). Sin embargo, en Guatemala esta especie ocupa tanto áreas agrícolas como bosques primarios (Jones & Sutter, 1992; Whitacre *et al.*, 1997). Nuestros resultados para RBM son similares a aquellos en los que se encuentra *B. magnirostris* en varios tipos de hábitat. Encontramos que esta especie fue común en todas las áreas de RBM y, en contraste con lo reportado por Robinson (1994), también la encontramos frecuentemente en los bordes de cochas en Cocha Cashu y Cocha Juárez.

Nuestros resultados mostraron que *E. forficatus* e *I. plumbea* fueron abundantes tanto en hábitats prístinos como en los modificados de la RBM. Ambas son especies gregarias, migratorias que vuelan en grupos y son comunes en los paisajes abiertos en otras localidades tropicales (Whitacre *et al.*, 1997; Anderson, 2001). En nuestro estudio, estas especies fueron más abundantes en las localidades modificadas. Sin embargo, existe la posibilidad que nuestros resultados pudieran estar más asociados a la topografía de uno de los sitios de estudio (presencia de colinas en Pilcopata) y los hábitos migratorios de estas especies, que con los niveles de perturbación humana.

Las únicas especies raras que registramos en las localidades modificadas fueron *L. albicollis* y *S. tyrannus*. Se ha reportado que *S. tyrannus* habita en bosques transitorios y bosques menos densos en otras localidades tropicales (Thiollay, 1985c; Hilty y Brown, 1986; Stiles *et al.*, 1989; Anderson, 1998). En nuestro estudio, esta especie fue registrada en tierras de cultivo rodeadas de bosque secundario en las proximidades de Atalaya y Pilcopata. Aunque esta especie no es abundante, parece estar adaptada a los hábitats modificados de RBM. Incluso en una observación ocasional en los alrededores de una parcela agrícola, observamos una pareja de adultos con un juvenil volando cerca de un nido.

Algunas especies de rapaces de bosque que son poco frecuentes, como *M. guianensis* y *H. harpyja*, se habían reportado anteriormente en las proximidades de Atalaya y Pilcopata (Stotz *et al.*, observación personal), no fueron detectadas durante nuestro estudio en estas localidades. Es posible que estas especies sean afectadas por la baja abundancia de primates y otros mamíferos arborícolas (un

componente importante de su dieta) en las zonas adyacentes a los asentamientos humanos. Se sabe que los primates grandes y medianos son especialmente favorecidos como fuente de proteínas para los pueblos amazónicos y son los primeros en desaparecer de áreas con asentamientos humanos (Robinson & Redford, 1991; Bennett *et al.*, 2001). Esta escasez, y el hecho que estos primates son parte importante de la dieta de especies tales como *H. harpyja* y *M. guianensis* pudiera estar relacionada con que estas rapaces ya no se encuentren en los alrededores de Atalaya y Pilcopata, como es el caso de otras localidades de la selva peruana (Bodmer *et al.*, 1997; Naughton *et al.*, 2003).

Sin embargo, la distribución de algunas especies de rapaces en RBM puede también relacionarse con factores abióticos. Por ejemplo, Atalaya y Pilcopata se encuentran a una altura ligeramente mayor a las localidades prístinas, y las pequeñas diferencias de altura pueden influir en la composición de las comunidades de rapaces. Por ejemplo, *L. albicollis* se distribuye a lo largo de un rango altitudinal de 600-1400 m, y nunca ha sido reportada en el río Manu (J. Terborgh, J. Arvin, com. pers.). Si bien, en América Central, esta especie se ha encontrado con mayor frecuencia en el bosque primario alto (Draheim, 1985; Whitacre *et al.*, 1997; Anderson 2001), en nuestro estudio detectamos esta especie sólo cerca de las localidades modificadas. Es posible que la presencia de esta especie en aquellas áreas de RBM puede estar más influenciada por la elevación que por el nivel de perturbación. Además, la diversidad de hábitats está estrechamente relacionada con la dinámica fluvial (Terborgh, 1990). Por lo tanto, puede haber diferencias importantes en la frecuencia de las perturbaciones naturales, y en la creación de hábitats a lo largo de la cuenca del río Manu (donde Cocha Cashu y Cocha Juárez se encuentran), y en la cuenca del río Alto Madre de Dios (donde están Atalaya y Pilcopata). Por lo tanto, las diferencias en la composición de especies entre localidades prístinas y modificadas pueden también ser causadas por otros factores además del nivel de modificación del hábitat por actividades humanas.

Debido a que muchas especies de aves rapaces son extremadamente raras o difíciles de detectar, y su ecología es poco conocida, es difícil de evaluar sus requerimientos de hábitat con confianza. La rareza de una especie puede estar influenciada por varios factores, incluyendo la competencia, los límites de tolerancia a un factor ambiental, la disponibilidad de presas y áreas de distribución. Así, es difícil discernir si la presencia de una especie está determinada únicamente por la calidad del hábitat.

## **Implicancias para la conservación**

La creciente actividad humana en la zona cultural de la RBM, está causando una alteración intensa de los hábitats en esta región. Las tasas de deforestación en esas áreas, especialmente las que sufren mayor presión humana están aumentando a pesar de los esfuerzos de conservación y programas de reforestación (Terborgh, 1999). El estrés económico de los pueblos cercanos a RBM está incrementando la colonización de nuevas tierras. Como resultado de ello, las prácticas de roza y quema están aumentando dramáticamente.

Aunque el problema es claro, no hay un programa intensivo de monitoreo de la biodiversidad en estas áreas. Organizaciones no gubernamentales que trabajan en la RBM han puesto en marcha programas experimentales de conservación en las comunidades campesinas y nativas. Sin embargo, no existe un programa específico dedicado a controlar los efectos de las perturbaciones humanas sobre la fauna y la flora de localidades en la Zona Cultural. Los estudios sobre las plantas y los animales se llevan a cabo con mayor frecuencia en las zonas más protegidas del RBM.

A pesar que en general las especies de rapaces en la RBM no ocurren en gran abundancia, aquellas que son sensibles a la pérdida de hábitat casi han desaparecido de la zona cultural, lo que enfatiza la importancia de las áreas de protección. Ciertamente se necesitan más datos para caracterizar completamente las respuestas de estas aves a los cambios del hábitat. Esperamos que los patrones de abundancia y composición de la comunidad de rapaces que describimos para la Reserva de Biosfera del Manu sirvan como un primer paso para profundizar en el conocimiento de las comunidades de estas en la selva peruana. Igualmente, esperamos que esta información puede ser utilizada como una herramienta de conservación para las especies de rapaces de la Amazonía peruana.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos a INRENA y al Parque Nacional del Manu por la autorización para llevar a cabo esta investigación. K. Bildstein, J. Collazo, P. Doer, M. Foster, D. Whitacre y J. Terborgh compartieron conocimientos y valiosas sugerencias para este estudio. Gracias a R. Borgesa, R. Kaler, K. Searcy y H. Wilson por su apoyo en el trabajo de campo. Agradecemos al personal de Manu Lodge por su hospitalidad y Manu Nature Tours por el apoyo logístico. El financiamiento para esta investigación fue proporcionado por el Departamento de Zoología de NCSU, Hawk Mountain Sanctuary Award-Zeiss, Sigma-Xi, AFO Bergstrom Award, World Wildlife Fund y al program de residentes naturalistas de Manu Nature Tours.

## LITERATURA

Anderson, D. L. 2001. Landscape heterogeneity and diurnal raptor diversity in Honduras: the role of indigenous shifting cultivation. *Biotropica* 33(3): 511-519.

Anderson, D.L. 1998. Avian Diversity in the Rio Platano Biosphere Reserve, Honduras: the influence of indigenous agricultural practices. M. Sc. thesis, Boise State University. Boise, Idaho.

Bennett, C. L., S. Leonard, S. Carter. 2001. Abundance, diversity, and patterns of distribution of primates on the Tapiche River in Amazonian Peru. *American Journal of Primatology* 54 (2): 119-126.

Bierregard, R. O. Jr. 1994. Neotropical raptor species accounts. En: *Handbook of the Birds of the World. Vol 2* (J. Del Hoyo, A. Elliot and J. Sargatal, Eds.), Lynx Editions, Barcelona, Spain.

Bildstein, K. L., W. Schelsky, J. Zalles, S. Ellis. 1998. Conservation status of tropical raptors. *Journal of Raptor Research* 32: 3-18.

Bodmer, R. E., J. F. Eisenberg, K. H. Redford. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology* 11 (2): 460-466.

Brown, L. & D. Amadon. 1968. *Eagles, Hawks and Falcons of the World*. Country Life Books, Feltham, England.

Burham, W. A., D. F. Whitacre, J. P. Jenny. 1994. The Maya Project: use of raptors as tools for conservation and ecological monitoring of biological diversity. Pages 257-264 *in* *Raptor Conservation Today* (B. U. Meyburg, and R.D. Chancellor, eds.). WWGBP/The Pica press.

Draheim, G. 1985. Breeding biology and habitat requirements of the White Hawk (*Leucopternis albicollis*) in Guatemala. M. Sc. Thesis, Boise State University, Boise, Idaho.

Furness, R. W., J. J. D. Greenwood, P. J. Jarvis. 1993. Can birds be used to monitor the environment?. Pages 1-41 *in* *Birds as Monitors of Environmental Change* (R.W. Furness and J. J. D. Greenwood, eds.). Chapman and Hall, Kent, Great Britain.

Hilty, S. L. & W. L. Brown. 1986. *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Houston, D. C. 1988. Competition for food between neotropical vultures in forest. *Ibis* 130: 402-417.

Jones, L. & J. Sutter. 1992. Results and comparisons of two years of census efforts at three units of the Maya Biosphere Reserve. Calakmul Biosphere Reserve Complex. Pages 63-80 in *Maya Project Progress Report V* (D.F. Whitacre and R.K. Thorstrom, eds.). The Peregrine Fund, Boise, ID.

Julien, M. & J. M. Thiollay. 1996. Effects of rain forest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human-made gradients in French Guiana. *Journal of Biogeography* 23: 7-25.

Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers, New York.

Lugo, A. E. 1988. Estimating reductions in the diversity of tropical forest species. Pages 58-70 *in* *Biodiversity* (E. O. Wilson and F. M. Peter, eds.). National Academy Press, Washington D.C.

- Macera, C. 1995. Metodología para establecer una base de datos georeferenciados en el Parque Nacional del Manu. B. Sc. Thesis, Universidad Nacional Agraria La Molina., Lima, Perú.
- Myers, N. 1988. Tropical forest and their species. Going, going...? Páginas 28-35, En Biodiversity (E. O. Wilson and F. M. Peter, eds.). National Academy Press. Washington D.C.
- Naughton-Treves, L., J. L. Mena, A. Treves, N. Alvarez, C. Radeloff-Volker. 2003. Wildlife survival beyond park boundaries: The impact of slash-and-burn agriculture and hunting on mammals in Tambopata, Peru. *Conservation Biology* 17 (4): 1106-1117.
- Panasci, T. A. & D. F. Whitacre. 2002. Roadside Hawk breeding ecology in forest and farming landscapes. *Wilson Bulletin* 114(1): 114-121.
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 285-307.
- Rappole, J. H. & E. S. Morton. 1985. Effects of habitat alteration on tropical avian forest community. Pages 1013-1021, in: *Neotropical Ornithology* (P. A. Buckley, M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely and F.G. Buckley, eds.). *Ornithological Monographs* No. 36. AOU, Washington D.C.
- Reid, S. B. 1989. Flying behaviour and habitat preferences of the King Vulture *Sarcoramphus papa* in the western Orinoco basin of Venezuela. *Ibis* 131: 301-303.
- Robinson, S. K. 1994. Habitat selection and foraging ecology of raptors in Amazonian Peru. *Biotropica* 26(4):443-458.
- Robinson, G. J. & K. H. Redford (eds.). 1991. *Neotropical Wildlife Use and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Robinson, S. K. & J. Terborgh. 1997. Bird community dynamics along primary successional gradients of an Amazonian whitewater river. Páginas 641-672, En: *Studies in Neotropical Ornithology Honoring Ted Parker* (J.V. Remsen, ed.). *Ornithological Monographs* No. 48. AOU, Washington D.C.
- Robinson, S. K. & D. S. Wilcove. 1989. Conserving tropical raptors and game birds. *Conservation Biology* 3: 192-193.
- Schulze, M. D. 1992. A preliminary description of woody plants communities of Tikal National Park. Pages 53-62 In: *The Maya Project Progress Report V* (D. Whitacre and R. Thorstrom, eds.). The Peregrine Fund, Boise, Idaho.
- Spellerberg, I. F. 1991. *Monitoring Ecological Change*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Stiles, F. G., A. F. Skutch and D. Gardner. 1989. *A Guide to the Birds of Costa Rica*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Terborgh, J. 1985. Habitat selection in Amazonian birds. Páginas 311-338, En *Habitat Selection in Birds* (M. L. Cody, ed.). Academic Press Inc. London.
- Terborgh, J. 1990. An overview of research at Cocha Cashu Biological Station. Páginas 48-59 En *Four Neotropical Rainforests* (A.H. Gentry, ed.). Yale University Press. New Haven, Connecticut.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forest. *Biotropica* 24: 283-292.

- Terborgh, J. 1999. *Requiem for Nature*. Island Press, Washington D. C.
- Terborgh, J. & B. Winter. 1980. Some causes of extinction. Páginas 119-134 En: Soule, Conservation Biology. An Evolutionary-ecological perspective (M. and B. Wilcox, eds.). Sinauer Ass. Sunderland, MA.
- Terborgh, J. W., J. W. Fitzpatrick, L. Emmons. 1984. Annotated checklist of bird and mammal species of Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. Fieldiana, Zoology. New Series No. 21. Field Museum of Natural History.
- Terborgh, J. & S. J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. *Ecology* 75: 1829-1833.
- Thiollay, J. M. 1985a. Falconiformes of tropical rainforest: a review. Páginas 155-165 En: Conservation Studies on Raptors (I. Newton and R. D. Chancellor, eds.), ICBP Technical Publication No. 5.
- Thiollay, J. M. 1985b. Species diversity and comparative ecology of rainforest Falconiformes of three continents. Páginas 167-179 En: Conservation Studies on Raptors (I. Newton and R. D. Chancellor, eds.), ICBP Technical Publication No. 5.
- Thiollay, J. M. 1985c. The tropical rainforest raptors: state of knowledge, world situation and conservation strategy. Páginas 223-225 En: Conservation Studies on Raptors (I. Newton and R. D. Chancellor, eds.). ICBP Technical Publication No. 5.
- Thiollay, J. M. 1985d. Composition of Falconiformes communities along successional gradients from primary rainforest to secondary habitats. Páginas 181-190 En: Conservation Studies on Raptors (I. Newton and R. D. Chancellor, eds.), ICBP Technical Publication No. 5.
- Thiollay, J. M. 1994. A world review of tropical forest raptors. Current trends, research objectives and Conservation Strategy. Páginas 231-239 En: Raptor Conservation Today (B. U. Meyburg and R. D. Chancellor, eds.). WWGBP/ The Pica Press.
- Turley, C. W. 1989. Evaluation of raptor survey techniques. Páginas 21-32 En: The Maya Project Progress Report II (W. A. Burham, J.P. Jenny and C.W. Turley, eds.). The Peregrine Fund, Boise, Idaho.
- Valdez, M. U. 1999. Raptor communities in disturbed and non-disturbed areas of Manu Biosphere Reserve, southeastern Peru. M. Sc. Thesis, North Carolina State University. Raleigh, North Carolina.
- Vásquez, P. & V. Barrena. 1990. Diseño de una Metodología para el Monitoreo del Impacto de las Actividades Humanas en Areas Protegidas de la Amazonia Peruana. Centro de Datos para la Conservación-Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú.
- Wilson, D.E & A. Sandoval (eds.).1996. Manu. The biodiversity of southeastern Peru. Smithsonian Institution. Washington D. C.
- Whitacre, D. 1991. Censos de aves rapaces y de otras aves en el bosque tropical. Mejoras hechas a la metodología. Páginas 71-90 En Proyecto Maya Reporte de Avance IV (D. Whitacre, W. A. Burham and J. P. Jenny, eds.). The Peregrine Fund, Boise, Idaho.
- Whitacre, D. 1997. An Ecological Monitoring Program for the Maya Biosphere Reserve. A Report to the USAID and Consejo Nacional de Areas Protegidas de Guatemala. The Peregrine Fund, Boise Idaho.

Whitacre D. F., L. E. Jones, J. Sutter. 1992. Censo de aves rapaces y otras aves en el bosque tropical: mejoras hechas a la metodología. Pages 43-56 *in* Proyecto Maya. Reporte de Avance V (D. F. Whitacre and R. K. Thorstrom, Eds.). The Peregrine Fund, Boise, Idaho.

Whitacre, D. F., C. W. Turley, A. Estuardo, P. M. Harris, I. Cordova. 1997. Prospects for conservation of forest raptors in Mesoamerican shifting cultivation/pasture mosaic landscapes. The Peregrine Fund. Boise, Idaho.

Yallico, L. and G. Suarez de Freitas. 1995. The Manu Biosphere Reserve (Perú). Working Paper No. 8, UNESCO. Lima, Peru.

# Factores que influyen en la selección del sitio de anidación y éxito de eclosión en seis especies de aves que anidan en playas de la Reserva de Biósfera del Manu, Perú\*

Martha J. Groom<sup>1</sup>

## RESUMEN

El grupo de especies que anidan en las playas del río Manu es familiar para los viajeros que entran en el Parque Nacional; pero los factores que llevan a decidir cómo seleccionar sus sitios de anidación y en última instancia, el éxito de anidación, no se han estudiado en profundidad. Este estudio, llevado a cabo en 1987 y 1988, caracterizó las diferencias entre las playas seleccionadas para anidación y los sitios dentro de las playas donde los huevos fueron puestos. El estudio incluyó 6 especies, *Rynchops niger*, *Phaetusa simplex*, *Sternula superciliaris*, *Chordeiles rupestris*, *Vanellus cayanus* y *Charadrius collaris*. En general, la mayoría de las especies seleccionó sitios que reducen el riesgo de depredación, y donde las condiciones de anidamiento son mejores de alguna manera adicional (tal como una mejor temperatura ambiental o un menor riesgo de inundación). Los patrones son complejos y el estudio se limita

---

<sup>1</sup> School of Interdisciplinary Arts & Sciences, University of Washington Bothell, Bothell, WA 98011 & College of the Environment, University of Washington, Seattle, WA 98195 USA.

en su mayoría a análisis de correlaciones; sin embargo, espero que inspire a más personas para estudiar estas especies.

## ABSTRACT

The group of species that nest along the beaches of the Manu River are familiar to travelers entering the park, but the factors that drive their nest-site choices and ultimately, their nesting success have not been studied in depth. This study, undertaken in 1987 and 1988, begins to characterize the differences among beaches selected for nesting, and the sites within beaches where eggs are laid for 6 species, *Rynchops niger*, *Phaetusa simplex*, *Sternula superciliaris*, *Chordeleis rupestris*, *Vanellus cayanus* and *Charadrius collaris*. Overall, most of the species select sites that reduce the risk of predation, while also improving conditions in some additional way (such as ameliorating the thermal environment or reducing the risk of flooding). The patterns are complex, and the study is limited to mostly correlative evidence, but hopefully it will inspire more people to study these species.

## INTRODUCCIÓN

La ubicación de los sitios de anidación puede influir fuertemente en el éxito reproductivo de las aves. En consecuencia, la selección de sitios de anidación se cree que está influenciada por muchos factores, incluyendo el riesgo de depredación y la proximidad a los recursos alimenticios, así como variables ambientales (Ricklefs, 1969; Cody, 1985; Gochfeld, 1985; Martin, 1995; Tielman *et al.*, 2007). Las aves que anidan en las playas tienen algunos desafíos particulares, incluyendo el riesgo de inundación, microclimas, temperaturas extremadamente altas y fuerte presión de depredación (Buckley & Buckley, 1980). La disponibilidad de alimentos también puede limitar e influir las decisiones sobre dónde ubicar el nido, a pesar de que la depredación es la principal causa del fracaso de los nidos en la mayoría de las especies de aves (Ricklefs, 1969; Martin, 1995). En ambientes con temperaturas extremas, las aves deben seleccionar sitios de anidación que reduzcan el estrés térmico, pero que a la vez reduzcan el

---

1 Los nombres de las especies siguen las revisiones aprobadas por el Comité de Clasificación Sudamericana de la Unión de Ornitólogos Americanos (Remsen *et al.* 2012). Nota: muchos estudios se refieren a *Sternula superciliaris* como *Sterna superciliaris* y *Vanellus cayanus* como *Hoploxypterus cayanus* (incluyendo Groom, 1992). Aunque *Vanellus* está en uso en la actualidad, existe cierto interés en resucitar el antiguo género monotípico *Hoploxypterus* dadas las diferencias entre *Vanellus cayanus* y otras especies del género. Aquí sigo el uso de SACC del 12 Noviembre 2012.

riesgo de depredación (Amat & Masero, 2004). De hecho, las diferentes presiones selectivas sobre las aves pueden estar en conflicto al seleccionar el sitio de anidación.

Durante 1986-1988, estudié la ecología de anidación de seis especies de aves que anidan en playas a lo largo del río Manu en la Amazonía peruana. Este documento se refiere a las variables físicas y bióticas que influyen en la selección del sitio de nidación y éxito de eclosión, principalmente para cuatro especies (dos Laridae: “Yellow-billed Tern” o “Gaviota pequeña”, *Sternula superciliaris*<sup>1</sup>; “Large-billed Tern” o “Gaviota blanca”, *Phaetusa simplex*, una Rynchopidae: “Black Skimmer” o “Rayador”, *Rynchops niger* y una Caprimulgidae: “Sand-colored Nighthawk” o “Paparo”, *Chordeiles rupestris*), con alguna información adicional para dos especies más (Charadriidae: “Pied Lapwing” o “Marinero”, *Vanellus cayanus*<sup>1</sup> y “Collared Plover” o “Playerito”, *Charadrius collaris*). Aunque este conjunto de especies se encuentra en toda la cuenca del Amazonas (Magno, 1973; Hilty & Brown, 1986), este fue el primer estudio detallado de la ecología de anidación de estas especies.

El Manu, como la mayoría de los ríos, tiene cochas que pueden funcionar como fuentes localizadas de abundantes recursos alimenticios. Por tanto, las playas cercanas a estas cochas pueden ser preferidas por especies piscívoras que anidan en playas (como *P. simplex*, *S. superciliaris* y *R. niger*), y probablemente también por el insectívoro *C. rupestris*. Sin embargo, ya que tanto *C. collaris* como *V. cayanus* forrajea predominantemente en el margen del río, la disponibilidad de cochas puede no influir en sus preferencias de anidación. El Parque Nacional del Manu mantiene bosque tropical de tierras húmedas, con poca influencia humana y, por tanto, presenta aún el conjunto completo de depredadores originales de la zona. Por consiguiente, es probable que las aves que anidan en la playa del Manu sean objeto de depredación por parte de una amplia variedad de especies y es probable que las variables bióticas y abióticas que pueden reducir el riesgo de depredación sean importantes para selección del sitio de anidación.

En este estudio evaluaré las siguientes hipótesis sobre las opciones de anidación: (1) Todas las especies deben anidar en playas que están muy por encima del nivel freático, tanto porque son menos susceptibles a las inundaciones, como porque están expuestas por un mayor período de tiempo, durante la temporada de anidación, (2) Zonas en una playa con microclimas más frescos deben ser preferidas, (3) Cada especie se distribuye uniformemente entre las playas a lo largo del río para reducir la competencia intraespecífica por alimento, (4) Las especies piscívoras alcanzarán densidades más altas alrededor de las cochas, (5) Todas las especies deben anidar en playas que son muy amplias y en la

parte más ancha de la playa, ya que los nidos se localizarían en los sitios más alejados de la vegetación, donde se esconden los depredadores y, por último. (6) *C. rupestris*, que no tiene un comportamiento defensivo, aparte de ser críptico, debe anidar preferentemente con parejas de *P. simplex*, *S. superciliosus* y *R. niger*, que defienden agresivamente sus nidos de los depredadores; por el contrario, las tres especies agresivas deben anidar juntas para aumentar la eficacia de sus tácticas contra depredadores, pero evitando a *C. rupestris* (la especie no agresiva) (Groom, 1992).

En este trabajo también evalué si los sitios de anidación ubicados en ciertos lugares tenían más éxito que sitios ubicados en zonas diferentes. En concreto, evalué si (1) los nidos ubicados más arriba (con respecto al nivel del agua), en una playa eran menos susceptibles a pérdidas debido a inundaciones, (2) las nidadas en sustratos menos calientes tuvieron mayor éxito que las localizadas en sustratos más calientes, (3) los nidos de *C. rupestris* cerca de palos que proveen sombra tuvieron mayor éxito que los estuvieron localizados lejos de dichos palos, (4) los nidos más cercanos a la vegetación o a troncos muertos fueron más a menudo presa de depredadores, comparados con los nidos localizados más lejos de éstos. En un estudio previo (Groom, 1992), encontré que el éxito de eclosión de las especies con defensa agresiva del nido (*P. simplex*, *S. superciliosus* y *R. niger*), se correlacionó positivamente con el número de pares de estas especies y negativamente con el número de *C. rupestris* que anidan en estas mismas playas.

## ÁREA DE ESTUDIOS

### Especies

Este estudio se llevó a cabo en la Reserva de Biósfera del Manu, Departamento de Madre de Dios, Perú (11°51'S, 71°19'W). La región recibe aproximadamente 2,5 metros de lluvia al año, el 85-90% de los cuales cae entre octubre y abril (Terborgh 1983). El Manu, un río de aguas blancas, tiene una corriente moderadamente fuerte y una carga de sedimentos pesados. Durante la estación seca, el nivel del río baja 10 a 15 m dejando al descubierto una serie de playas de arena que se encuentran en las curvas interiores de los meandros. La mayoría de las playas está compuesta de arena fina, con parches de mezclas de arcilla o arena arcillosa. Hacia la desembocadura del río, muchas playas fueron parcial o totalmente cubiertas por piedras pequeñas, lo que las hace inadecuadas para anidación de aves. Las playas variaron desde 1 hasta 7 m de altura máxima sobre el agua. La zona de playas osciló entre 125-75,000 m<sup>2</sup>. Casi todas las playas están cerca del bosque continuo.

La posición de las playas cambia continuamente puesto que éstas se forman inicialmente en el borde interior de las curvas del río y posteriormente migran, a medida que el río cambia lentamente su curso. Durante este estudio, las playas más grandes cambiaron relativamente poco, con posiciones muy similares a las observadas por J. Fitzpatrick y colegas en 1976-1979. Las playas pequeñas cambiaron más rápidamente, desde 10 hasta 100 metros río abajo en cada temporada. Algunas playas aparecieron o desaparecieron en el intervalo entre nuestros estudios. Muchas de las playas tuvieron poco o ningún residuo vegetal (pequeñas ramas y ramitas), y no se observaron grandes árboles muertos. Otras playas fueron cubiertas por residuos grandes de madera y por troncos, disminuyendo notoriamente el espacio disponible para la anidación. Después de que el río baja por lo menos 5 metros, algunas islas pequeñas fueron descubiertas; éstas normalmente presentaron un alto contenido de arcilla y estuvieron totalmente exentas de cualquier tipo de residuo vegetal. Dichas islas rara vez se exponen más de 3 m por encima del nivel del agua. Unas pocas playas se formaron en islas muy grandes, las cuales presentaron extensiones de bosque sucesional en etapas tempranas y tardías.

## MÉTODOS

Este estudio se centró en seis especies de aves que comúnmente utilizan las playas del Río Manu como áreas de anidación: *R. niger* (41-46 cm), *P. simplex* (38 cm), *S. superciliaris* (25 cm), *V. cayanus* (23 cm), *C. rupestris* (22 cm) y *C. collaris* (14-15 cm: Hilty y Brown 1986). Estas especies migran hacia el parque nacional en abril o mayo y emigran durante septiembre y noviembre. *P. simplex*, *S. superciliaris* y *R. niger* son piscívoros, aunque *S. superciliaris* regularmente captura también insectos. *C. rupestris* se alimenta solamente de insectos. Los nidos de todas las especies se localizaron dentro de la arena o arena / barro en las zonas de playa.

*P. simplex*, *S. superciliaris* y *R. niger* presentan un comportamiento anti-depredador extremadamente vigoroso y eficaz. Por el contrario, *C. rupestris* es física y conductualmente incapaz de defender sus nidos de los depredadores; sin embargo, cuando depredadores potenciales se encuentran en la playa, esta especie presenta un vuelo turbulento y éste vuelo puede ser interpretado como una estrategia para crear confusión y reducir el riesgo de depredación (véase Groom, 1989; 1992). *C. collaris* exhibe conductas de distracción si los humanos se acercan a sus nidos, pero no tiene otra forma de defender sus nidos (Groom, datos sin publicar). *V. cayanus* muestra un comportamiento antidepredador vigoroso, volando rápida y horizontalmente hacia los depredadores potenciales si se acercan demasiado a sus sitios de nidación (Groom, datos sin publicar). Además, *V. cayanus* entierra sus huevos e incluso sus pichones recién nacidos –

de 1 día después de la eclosión - cuando abandona el nido, lo que puede reducir las tasas de depredación y también puede reducir el estrés térmico en los huevos en desarrollo (Groom, datos sin publicar).

### Patrones de uso de las playas de anidación

En 1987 y 1988, seleccioné como área de estudio, la sección del río que está por encima del Río Pinquén hasta la Collpa de Guacamayos, para determinar la ubicación y la composición de los grupos de anidación. Esto corresponde a las playas 27-110 según lo señalado por J. Fitzpatrick en 1976-1979, con dos playas (78 y 87) que no estuvieron presentes durante mis estudios. Las observaciones comenzaron antes de la anidación y concluyeron alrededor de un mes después de que los polluelos aprendieron a volar. Con la ayuda de A. Tovar (1987), U. Valdez (1988) y E. Huamán (los dos años), realizamos búsquedas de nidos y polluelos en las 81 playas seleccionadas, para determinar si hubo anidación y mapear los nidos encontrados. Utilicé los datos de los censos de playa como base de los análisis para la selección de sitios de anidación entre y dentro de las playas. Sin embargo, para estimar la abundancia total de cada especie, utilicé el número máximo de parejas observadas por playa durante los censos y, si fuere el caso, añadí el número de individuos en estado no reproductivo.

En un estudio previo, caractericé la tendencia de *C. rupestris* a anidar con tres especies agresivas, *P. simplex*, *S. superciliaris* y *R. niger*, y encontré que *C. rupestris* sólo comienza a anidar si en la playa se encuentran nidos de al menos una de estas tres especies agresivas. *C. rupestris* anida en mayor cantidad en las playas que presentaron un mayor número de pares de dichas especies (Groom, 1992). En contraste, gaviotas y rayadores generalmente comenzaron a anidar en playas donde *C. rupestris* no se encontraba (Groom, 1992). Para el presente estudio, examiné los patrones de asociación entre las otras cinco especies, mediante un análisis de correlación no paramétrico. Evalué si las especies estaban espaciadas uniformemente a lo largo del río, analizando evidencias de asociación entre pares de playas adyacentes, de acuerdo a la presencia / ausencia de cada especie de ave. El análisis lo desarrollé a través de una prueba de verosimilitud logarítmica ("*log-likelihood*"), comparando los datos observados y los esperados bajo la hipótesis nula de no asociación.

La fidelidad a las playas de anidación es común en muchas especies y por tanto, examiné si las seis especies de aves estudiadas presentaron fidelidad a sus playas. Con tal fin, estimé el número de parejas de cada especie que fueron encontradas en una misma playa durante los dos años del estudio y, por medio de la prueba de verosimilitud logarítmica "*log-likelihood*", correlacioné los

datos observados y los esperados bajo la hipótesis nula de no fidelidad. Comparé dichos patrones, entre los dos años de mi estudio (1987 y 1988) y con datos de la década anterior, provenientes del estudio realizado en 1977 por J. Fitzpatrick y colegas.

Para examinar la posible importancia de algunas variables abióticas en la selección de las playas de anidación, con la ayuda de A. Tovar y E. Huamán, estimé el ancho y alto de cada playa en 1987. La altura de la playa se estimó empleando un clinómetro de mano. El valor más alto (altura máxima) para cada playa se utilizó en los análisis y se tomó como una medida de vulnerabilidad a inundaciones. El ancho máximo de cada playa se utilizó como una medida de la susceptibilidad a la depredación y se midió como la distancia desde la zona de vegetación hasta el agua. Con este fin, se analizaron fotografías aéreas de cada playa tomadas a una altura de 16,000 pies el 29 de julio de 1987 (Nota: el tamaño de cada playa se calibró con un conjunto de marcadores de 5 m de largo colocados en la playa antes del sobrevuelo y se corrigió de acuerdo a la variación en la altura del vuelo según fuera necesario). Clasifiqué la distancia de cada playa a la cocha más cercana por medio de fotografías aéreas Landsat tomadas en 1980. Las playas fueron clasificados como distantes  $<1$  km, 1-5 km, 6-10 km y  $>10$  km de una cocha. Las relaciones entre las variables abióticas y los patrones de ocupación de playa por cada especie se examinaron en primer lugar mediante un análisis no paramétrico de correlación. Posteriormente, para evaluar mejor las variables que se asociaron más fuertemente con la selección de las playas de anidación, realicé un análisis de regresión por pasos para cada especie, incluyendo altura y ancho de playa, distancia a una cocha (categoría), y el número de parejas de las otras especies que anidaron allí. Como variable independiente utilicé el número de parejas que anidaron en cada playa en 1987.

### **Caracterización de los sitios de anidación en playas**

Para caracterizar la selección de sitios de anidación y el éxito de las nidadas en cada playa, medí la distancia desde el nido hasta un punto conspicuo de referencia ("*landmark*"), y ubiqué cada nido sobre un mapa de toda la playa. Cuando fueron encontrados más de 10 nidos, éstos fueron localizados dentro de un cuadrante. Los límites del cuadrante fueron ubicados con respecto a puntos visibles, tal como fue ya explicado. Cada cuadrante constaba de transectos lineales que corría paralelos a la orilla de la playa y estaban separados por 5 a 10 m. Se midió la distancia perpendicular de cada nido al transecto más cercano y la distancia desde el nido hasta el inicio del transecto. Fue registrada también la presencia o ausencia de palos lo suficientemente grandes como para proporcionar sombra parcial a un nido. Estos datos descriptivos

no se utilizaron para la selección de sitios de anidación, ya que no obtuve una buena muestra de “sitios al azar” para poder realizar las comparaciones.

En 1988, caractericé las temperaturas en diferentes microhábitats de las playas utilizando termómetros Taylor Max-Min con una precisión de  $\pm 1^\circ\text{C}$ , colocados sobre la superficie del sustrato. Las mediciones se repitieron durante 6 días, cada uno en un subgrupo de 8 playas, en un conjunto de microhábitats con las siguientes características: arena húmeda y barro a la orilla de la playa, arena seca y barro seco en las partes altas de la playa (típica zona de anidación), junto a palos pequeños en la zona de arena seca y en la parte posterior de la playa, cerca de troncos y residuos dejados durante la temporada de inundaciones. Además, utilicé una termocupla para medir la temperatura de los nidos de cada especie en estas mismas playas. Muestreé un subconjunto de 10 nidos de *C. rupestris* por playa y de 1 a 3 nidos de las otras cinco especies por playa. Los datos se tomaron un mínimo de 3 veces /playa. A partir de estas mediciones, calculé las temperaturas medias en cada sustrato y en los nidos de cada especie, y los comparé con un análisis de varianza ANOVA.

Como una medida aproximada de la presión de depredación a lo largo de una playa, en 1988 coloqué una línea de 12 huevos de codorniz (los cuales son muy similares a los de *S. superciliaris*), en pequeñas depresiones, separado por 10 m de distancia, en cada una de tres áreas: a) a 15 m de la vegetación en la parte de atrás de la playa, b) aproximadamente el centro de la playa  $\sim 70\text{m}$  de la vegetación, y c) a 15 metros de la orilla del río. Este experimento fue repetido en 4 playas que carecían de nidos. Revisé los huevos una vez por día hasta que todos desaparecieron o hasta que hubieron pasado 5 días (lo que ocurriera primero). Analicé estos datos mediante un ANOVA de Kruskal Wallis.

Todos los nidos encontrados fueron seguidos hasta su eclosión o hasta que el nido fracasara. Se registraron cinco categorías de fracaso de los nidos: depredación, fracaso por inundación, fracaso por abandono, fracaso de los polluelos al eclosionar y desaparición inexplicada. La mayoría de los depredadores fueron identificados por huellas dejadas cerca de los nidos y, en estos casos, el tipo de depredador también fue registrado. Si grupos de turistas utilizaron una de las playas de anidación, este hecho fue registrado, puesto que gaviotas y rayadores siempre abandonan las playas ocupadas por turistas. Los mapas de las playas fueron utilizados para calcular la proporción de nidos exitosos y no exitosos. Estos nidos se registraron a

diferentes alturas, distancias de la vegetación, y en el caso de *C. rupestris*, de acuerdo a la presencia o ausencia de palos que proporcionan sombra. Dado que, tanto la distancia desde la zona de vegetación como la porción de la playa cubierta por restos de madera, podrían estar relacionados con la presión de depredación, comparé dichas distancias entre nidos exitosos vs no exitosos utilizando pruebas de *t*. La misma prueba fue utilizada para examinar la relación entre la altura del nido o la presencia / ausencia de palos que proveen sombra y el éxito de eclosión.

## RESULTADOS

### Características generales de la ocurrencia de nidos en playas

*Chordeiles rupestris* fue mucho más numerosa que las otras especies. Cerca de 2800 individuos de *C. rupestris* estuvieron presentes a lo largo del río Manu entre Boca Manu y la Collpa de Guacamayos durante la estación seca, en 1987 y 1988. *R. niger* fue la siguiente especie en abundancia con ~ 250 individuos presentes. *V. cayanus* y *C. collaris* también fueron relativamente numerosas, con ~ 160 individuos de *V. cayanus* y ~ 110 de *C. collaris* observados cada año, mientras que alrededor de 100 individuos de *S. superciliaris* y ~ 70 de *P. simplex* fueron registrados en dicho período.

En conjunto, las seis especies focales ocuparon aproximadamente el 65% de las playas, con una pequeña variación de un año a otro en el uso de una playa determinada. Asociaciones de anidación entre *P. simplex*, *S. superciliaris*, *R. niger* y *C. rupestris* fueron encontrados en ~ 40% de las playas (38% en 1987 y 41% en 1988), mientras que playas con cualquier combinación de *P. simplex*, *S. superciliaris* y *R. niger* sin *C. rupestris* fueron menos comunes (16% en 1987 y 12% en 1988). En conjunto, el número promedio de parejas de *P. simplex*, *S. superciliaris* y *R. niger* durante 1987 y 1988 fue de 4,7 por playa ocupada, 1-2 parejas de *P. simplex*, 1 a 3 parejas de *S. superciliaris* y 1 a 12 parejas de *R. niger*. Las densidades de *C. rupestris* oscilaron entre 2 y 180 parejas con una media de 50,9 por playa ocupada. Estas especies tendieron a anidar a una distancia menor a 50 m entre ellas.

Por el contrario, *V. cayanus* y *C. collaris* fueron comúnmente encontradas en playas de anidación con las otras especies, pero anidaron a distancias superiores a los 50 metros entre ellas. *V. cayanus* fue encontrado anidando también con grandes asociaciones de las otras especies. *V. cayanus* fue registrado en más playas en comparación con las otras especie (63% en cada año), frecuentemente una sola pareja por playa. También fue registrada una sola pareja por playa para *C. collaris* y, cuando dos parejas se encontraron en una playa, éstas se encontraban muy distantes una de otra.

### Factores que influyen en la ocurrencia de nidos en las playas

Hubo una fuerte correlación positiva entre pares de parejas de *P. simplex*, *S. superciliaris* y *R. niger* en las playas (**Tabla 1**). *C. rupestris* estaba también fuertemente asociado con cada una de estas tres especies, lo que confirma los resultados análogos registrados en Groom (1992). *V. cayanus* y *C. collaris* estaban fuertemente asociadas entre sí, pero débilmente con las demás especies (**Tabla 1**). Sin embargo, todas las especies tuvieron una distribución más o menos uniforme a lo largo del río tanto en 1987 como en 1988, con excepción de *S. superciliaris* en 1988 (verosimilitud logarítmica de la presencia / ausencia en parejas adyacentes por playa = 2,26,  $p = 0,05$ ). Un examen más detallado de los datos mostró una mayor probabilidad de que *S. superciliaris* se encontrara en playas adyacentes, en la parte central del río (cerca de Cocha Otorongo - Cocha Salvador).

**Tabla 1.** Coeficientes de correlación (Tau de Kendall) entre el número de pares de cada combinación de parejas por especie en 1987. Las correlaciones significativas se indican con \*. Rn=R. *niger*, Ss=S. *superciliaris*, Ps=P. *simplex*, Cr=C. *rupestris*, Vc=V. *cayanus*, Cc=C. *collaris*.

	Ss	Ps	Cr	Vc	Cc
Rn	.320*	.298*	.393*	.195	.109
Ss	--	.388*	.325*	.204	.101
Ps	--	--	.366*	.158	.113
Cr	--	--	--	.121	.106
Vc	--	--	--	--	.277*

Aunque las especies varían en el uso de las playas de un año a otro, en general se encontró una fuerte fidelidad a las playas entre los dos años (**Tabla 2**). Las playas utilizadas por sólo 1 a 2 parejas no fueron usadas de forma consistente en los dos años. En general, playas angostas sin zonas de arena seca o cubiertas por piedras y pedazos de madera fueron evitadas por todas las especies, con excepciones ocasionales de *C. collaris*. Casi todas las playas que presentaron las mayores agregaciones en 1987, fueron utilizadas de nuevo por grandes grupos en 1988. La comparación de los datos de 1987 con los estudios realizados por J. Fitzpatrick y sus colegas en 1977 puso de manifiesto que muchas de las playas fueron utilizadas una década más tarde, pero en general, se registró menor fidelidad en comparación con el intervalo de un año entre 1987 y 1988.

**Tabla 2.** Diferencia de verosimilitud logarítmica “Log-Likelihood” entre años, para cada especie, de acuerdo a su presencia / ausencia en una playa dada. Los valores positivos  $> 2,24$  indican tendencias a ocupar las mismas playas en censos en diferentes años.

	1987-1988	1977-1987
<i>R. niger</i>	16.15	5.62
<i>S. superciliaris</i>	11.31	4.89
<i>P. simplex</i>	11.64	4.71
<i>C. rupestris</i>	21.87	5.98
<i>V. cayanus</i>	24.18	3.80
<i>C. collaris</i>	17.73	3.65

El número de parejas con nidos, por playa, para cada especie se correlacionó fuertemente con las variables abióticas: altura máxima, ancho máximo (**Tabla 3**), y proximidad a una cocha. Para *P. simplex* y *S. superciliaris*, el uso de las playas de anidación se correlacionó débilmente con la proximidad a una cocha. Para *V. cayanus* y *C. collaris*, dos especies que se alimentan principalmente en la margen del río y no en cochas, no se encontró una correlación con la proximidad a las mismas (*V. cayanus*:  $r^2 = -0,09$ ; *C. collaris*:  $r^2 = -0,15$ ). La correlación entre la altura y el ancho de la playa fue extremadamente alta ( $r^2 = 0,728$ ); sin embargo, ninguna de estas dos variables se correlacionó con la distancia a una cocha ( $r^2 = 0,21$  y  $0,164$ , respectivamente).

La regresión por pasos mostró que la distribución de *C. rupestris* en playas disponibles para anidar estuvo fuertemente asociada con la presencia de las tres especies agresivas, *P. simplex* ( $r^2 = 0,561$ ), *S. superciliaris* ( $r^2 = 0,329$ ) y *R. niger* ( $r^2 = 0,581$ ). La distribución de *C. rupestris* también estuvo fuertemente asociada con la proximidad a una cocha ( $r^2 = 0,521$ ) y la altura de playa ( $r^2 = 0,472$ ). *S. superciliaris* mostró una mayor asociación con las otras dos especies agresivas (con *R. niger*,  $r^2 = 0,452$  y *P. simplex*,  $r^2 = 0,320$ ), mientras que *P. simplex* sólo mostró asociación con *S. superciliaris* ( $r^2 = 0,320$ ). La distribución de *R. niger* entre las playas estuvo relacionada con el ancho de playa ( $r^2 = 0,415$ ).

**Tabla 3** (página siguiente). Valores promedio  $\pm 1$  DS para altura y de ancho de playa con y sin parejas anidando, para cada especie en 1987. Tamaño de la muestra entre paréntesis (# de playas con parejas anidando, por especie). Se indica con \* las diferencias significativas entre los promedios de todas las playas y playas sin parejas anidando o playas usadas por una sola especie.

	Ancho de Playa (m)	Altura de Playa (m)
Todos las Playas (81)	116.44 ± 18.48	3.32 ± 0.36
Playas sin Aves (43)	94.53 ± 8.73*	2.78 ± 0.16*
<i>R. niger</i> (37)	146.97 ± 13.52*	3.90 ± 0.27*
<i>S. superciliaris</i> (37)	148.26 ± 13.66*	3.74 ± 0.26*
<i>P. simplex</i> (30)	153.93 ± 15.17*	3.77 ± 0.30*
<i>C. rupestris</i> (34)	155.66 ± 13.07*	3.86 ± 0.27*
<i>V. cayanus</i> (54)	116.22 ± 9.86	3.35 ± 0.18
<i>C. collaris</i> (45)	122.07 ± 14.63	3.22 ± 0.27

### Características generales de los nidos que influyen en la selección de los sitios de anidación

Durante los dos años de búsqueda de nidos, encontré un total de 3006 nidos de *C. rupestris*, 165 de *R. niger*, 64 de *P. simplex*, 93 de *S. superciliaris*, 114 de *V. cayanus* y 101 de *C. collaris*. El tamaño de la nidada fue más grande para *R. niger* (3,48), seguido por *V. cayanus* (2,91), *S. superciliaris* (2,85), *C. collaris* (2,84) *P. simplex* (2,71), mientras que *C. rupestris* tuvo en promedio 1,89 huevos por nido. Todas las especies empezaron a incubar / sombrear o cubrir el nido, después de colocar el primer huevo. La mayoría de los nidos de las especies que anidan en playa fue localizada en pequeños huecos en la arena seca. La excepción fue *C. collaris*, cuyos huevos se encontraron en barro seco rodeado por un anillo de rollitos de lodo recubriendo el borde del nido y huevos cuyo color coincidió con la coloración del sustrato. *V. cayanus* siempre anidó en arena seca, posiblemente porque esta especie entierra sus huevos. Las otras cuatro especies de vez en cuando colocaron sus huevos en barro seco, particularmente *C. rupestris* (9% de los nidos), mientras que *R. niger*, *S. superciliaris* y *P. simplex* ubicaron un 12 a 14% de sus nidos en arena húmeda o en sustratos de barro y arena. El sustrato más caliente fue generalmente arena seca ( $42,40 \pm 6,5^{\circ}\text{C}$ ), seguido por lodo seco ( $38,13 \pm 4,6^{\circ}\text{C}$ ), y por arena húmeda y barro húmedo ( $33,73 \pm 2,2^{\circ}\text{C}$  y  $33,24 \pm 3,7^{\circ}\text{C}$ , respectivamente).

La única especie que ubicó sus nido debajo de palos que proveen sombra, fue *C. rupestris*. Típicamente, cualquier palo pequeño a unos ~30 m de distancia de alguna de las especies agresivas, fue utilizado como un sitio de anidación por *C. rupestris*; mientras que palos grandes y aquellos lejos de la zona de anidación de las especies agresivas no fueron utilizados. Los sitios bajo palos que proveen sombra presentaron en promedio una temperatura de  $4,0 \pm 3,6^{\circ}\text{C}$  más fría

que los de arena a sol abierto. Del mismo modo, los sitios próximos a grandes troncos o adyacentes a la porción con vegetación, fueron más fríos que la arena a sol abierto, típicamente  $35,76 \pm 5,5^{\circ}\text{C}$ ; sin embargo ninguna de las seis especies anidó cerca de dichos sitios.

En la mayoría de los casos, gaviotas y rayadores iniciaron sus nidos cerca de la orilla del río; a medida que la estación seca avanzaba, la altura de los nidos sobre el río aumentó entre 1 a 2 m. *R. niger* inició sus nidos cerca de la orilla del río y, junto con *S. superciliaris* y *P. simplex*, ubicaron sus nidos a unos  $\sim 0,5$  m o un poco más arriba del nivel del agua (**Tabla 4**). Por el contrario, *C. rupestris* y *V. cayanus* localizaron sus nidos a alturas mayores (**Tabla 4**). Mientras que *C. collaris* ubicó sus nidos mucho más abajo, donde típicamente se encuentran los sustratos más lodosos.

La mayoría de los nidos de las gaviotas y rayadores fue ubicada en los puntos más anchos o más amplios de la playa. En contraste, *V. cayanus* y especialmente *C. collaris*, generalmente localizaron sus nidos lejos del centro de la playa, a menudo donde ésta era más angosta, pero siempre lejos de la zona con vegetación. De esta forma, los nidos de gaviotas y rayadores siempre fueron localizados en los puntos más alejados (o cerca de estos puntos) de la vegetación y de los residuos de madera de la parte posterior de la playa (**Tabla 4**).

**Tabla 4.** Características de los sitios de anidación. Se presenta para cada especie los valores promedio  $\pm 1$  DS para altura sobre el nivel del río al momento de iniciar la anidación, distancia a la porción de playa con vegetación o con restos de madera y troncos de gran tamaño (parte posterior de la playa) y para temperatura en el nido.

	Altura de Nido (m)	Distancia a la Vegetación (m)	Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ )
<i>R. niger</i>	$0.47 \pm 0.16$	$96.24 \pm 12.54$	$38.77 \pm 2.4$
<i>S. superciliaris</i>	$0.52 \pm 0.20$	$85.79 \pm 10.88$	$38.22 \pm 1.5$
<i>P. simplex</i>	$0.60 \pm 0.21$	$92.68 \pm 12.78$	$38.90 \pm 2.1$
<i>C. rupestris</i>	$0.88 \pm 0.25$	$93.91 \pm 11.93$	$39.16 \pm 3.9$
<i>V. cayanus</i>	$0.81 \pm 0.17$	$80.50 \pm 11.87$	$35.03 \pm 2.3$
<i>C. collaris</i>	$0.33 \pm 0.21$	$74.88 \pm 12.51$	$37.46 \pm 3.3$

## Factores que influyen en el éxito de eclosión

El éxito de eclosión fue en general alto para todas las especies en 1987, variando desde un 62% para *C. rupestris*, 67% para *R. niger* y un máximo de 94% para *V. cayanus*. *P. simplex* presentó un éxito de eclosión del 70% y *S. superciliaris* y *C. collaris* tuvieron un 75% ambos. En 1987, la mayoría de las pérdidas de nidos se debieron a depredación (> 87%), mientras que en 1988 la mayoría de las pérdidas se debieron a inundaciones (51,3%), seguido por depredación (48,6%: Groom, 1992). Debido a las pérdidas mayores causadas por las inundaciones, el éxito de eclosión fue menor en 1988, de solamente un 41% para *C. rupestris*, 55% para *V. cayanus*, 52% para *R. niger*, 51% para *S. superciliaris*, 48% para *P. simplex* y 46% para *C. collaris* (vale la pena resaltar esto último, puesto que se presentaron altas pérdidas de nidos durante la inundaciones, pero las parejas anidaron más de una vez).

Los experimentos de depredación de los huevos de codorniz mostraron una mayor tasa de depredación (> 75%) en la parte posterior de la playa, a 15 m de la zona con vegetación o con abundantes residuos de madera. Mientras que solo se presentó un 26% de depredación en el centro de la playa y 14% para los tratamientos cerca de la orilla del río. Tanto aves rapaces como mamíferos y reptiles (identificados a partir de huellas), depredaron la mayoría de huevos de codorniz localizados a 15 m de la zona con vegetación. Los nidos de *R. niger* y *C. rupestris* ubicados cerca de la parte con vegetación sufrieron mayores tasas de depredación en comparación con aquellos situados lejos de dicha zona (*R. niger*:  $t = 3,424$ ,  $p < 0,001$ ,  $N = 79$ ; *C. rupestris*:  $t = 5,947$ ,  $p < 0,001$ ,  $N = 1,284$ ). Para las demás especies, no se encontró ninguna relación entre la depredación y la proximidad a la zona con vegetación. La presencia de palos que proveen sombra no influyó en el éxito de eclosión de *C. rupestris* ( $t = 1,05$ ).

Para otros lugares, los nidos de *C. rupestris* situados cerca de especies agresivas, presentaron mayor éxito de eclosión en comparación a los nidos ubicados lejos de éstas. Estos resultados se explican por las diferencias en las tasas de depredación. Los nidos de las especies agresivas tuvieron un menor éxito de eclosión al anidar entre grupos numerosos de *C. rupestris* (Groom, 1992).

Los nidos localizados en 5 playas utilizadas por grupos de turistas en 1987, fueron abandonados por *R. niger*, *P. simplex* y *S. superciliaris* y todos los nidos de *C. rupestris* que permanecieron en dichas playas, fueron rápidamente depredados (principalmente por el caracara negro "Black Caracara", *Daptrius ater*). Sin embargo, *V. cayanus* y *C. collaris* no abandonaron sus nidos ante la presencia de turistas y estos nidos fueron todos exitosos. Informé a los guardaparques acerca de las consecuencias de la

actividad turística; y como respuesta, las playas importantes de anidación fueron marcadas. Este aviso previno a los turistas de perturbar dichas playas en 1988, por lo que en dicho año solo dos nidos fracasaron.

En 1987, los nidos de *R. niger*, *P. simplex* y *S. superviliaris* situado a una menor altura sobre el nivel del agua, presentaron marginalmente un mayor éxito de eclosión ( $t = 1,87$ ,  $p = 0,05$ ). Por el contrario, en 1988, el éxito de eclosión fue marcadamente menor ( $t = 4,75$ ,  $p < 0,001$ ), debido a fuertes inundaciones que barrieron con todos los nidos localizados a bajas alturas. La mayoría de los nidos de *C. collaris* también se perdieron durante las inundaciones. Para todas las especies, la mayoría de las aves volvieron a anidar una vez las inundaciones cesaron.

Además de las pérdidas de nidos, hubo varios incidentes de depredación de aves adultas durante el estudio. En repetidas ocasiones, plumas y rastros dejados en nidos de *C. rufestris* sugieren que las hembras fueron depredadas mientras estaban en el nido. La mayoría de los casos parecen haber sido debido a felinos pequeños y serpientes. Coatíes (*Nasua nasua*) y tayras (*Eira barbara*) posiblemente depredaron adultos de *C. rufestris* y, sin duda, consumieron sus huevos. Huellas de tigrillo (*Leopardus pardalis*) se encontraron junto a un nido de *C. collaris*, donde se observaron plumas y cáscaras de los huevos. También fueron encontrados rastros de jaguar (*Panthera onca*) cerca de un nido de *R. niger* y se observaron evidencias de lucha de acuerdo a los patrones que presentaron las alas encontradas en la arena. Un individuo de *Falco ruficularis* ("Bat Falcon") fue observado capturando una hembra de *C. rufestris* que había volado de su nido ante la alarma de avistamiento de depredador. Por último, un adulto *P. simplex* fue devorado por un caimán negro (*Melanosuchus niger*) que se encontraba en la orilla de la playa de anidación. Estas presiones de depredación fueron substanciales tanto para adultos, como para sus huevos y juveniles.

## DISCUSIÓN

El patrón de uso de las playas por las especies estudiadas en el Manu es complejo. Tal como se ha reportado para otras asociaciones de anidación de aves de playa (e.g. Erwin, 1979), sólo una pequeña proporción del hábitat disponible fue utilizado: las aves en el Manu, ocuparon menos de la mitad de las playas disponibles; y cuando ocuparon una, solo usaron menos de un cuarto de la superficie de ésta. Las playas que no fueron utilizadas durante un año, pudieron ser utilizadas con frecuencia en el año siguiente, a pesar de que las características de la playa (por ejemplo, estado sucesional, altura, ancho de la misma), no cambiaron significativamente entre años. En una misma temporada de anidación, fueron observados desplazamientos de los grupos o de parejas, ya fuera entre playas o a diferentes zonas de una

misma playa. Estas observaciones proporcionan evidencia adicional de que los sitios de anidación no estuvieron limitados. Sin embargo, también se encontraron evidencias de que algunas playas son utilizadas durante varios años, lo que sugiere que algunas características de las playas las hacen particularmente atractivas para anidar. De hecho, pueden señalarse algunos patrones consistentes como el que todas las especies evitan playas angostas y bajas, que pueden tener un riesgo particularmente alto de inundación y de depredación. Por el contrario, las playas grandes y por lo general más altas, tuvieron las mayores agregaciones de aves. Otras variables, como la presencia de otras especies, la proximidad a cochas, tipo de sustrato y la disponibilidad de los palos que proveen sombra, parecen influir la selección de los sitios de anidación, de una manera diferente para cada especie.

Las tres especies piscívoras mostraron una fuerte asociación entre sí, lo que sugiere que estas especies son atraídas por los mismos tipos de playas, pero también que se sienten atraídas a anidar con las otras especies. El que las aves tengan una alta fidelidad a una playa en dos años diferentes sugiere que una playa particular puede ser simplemente una buena zona de anidación, por lo que la asociación entre especies se da por la atracción a una misma playa. En contraste, datos de un estudio previo mostraron que *C. rupestris* son atraídos a playas con presencia de *P. simplex*, *S. superciliaris* o *R. niger*. Estas últimas nunca se establecieron en playas con un gran número de *C. rupestris*, sugiriendo una atracción negativa a *C. rupestris* (Groom, 1989; 1992). Las asociaciones entre *C. rupestris* y las otras tres especies parecen surgir por la selección de playas por parte de *C. rupestris*, donde al menos una de las otras tres especies habían empezado a anidar. Teniendo en cuenta este análisis, podemos afirmar que las especies se asocian, pero no se puede distinguir si *P. simplex*, *S. superciliaris* y *R. niger* activamente eligen anidar juntas, o simplemente se asocian debido a preferencias comunes por ciertos tipos de playas. Es interesante observar que *C. collaris* y, en menor medida *V. cayanus*, pueden co-ocurrir en playas con estas cuatro especies, pero típicamente anidan lejos de ellas. Esto sugiere que estas aves playeras son atraídas a la playa por otras razones, aunque es posible que obtengan algún beneficio de la vigilancia adicional de las otras especies.

Sólo *C. rupestris* y *R. niger* mostraron una fuerte asociación a anidar en playas cercanas a cochas, las otras especies no presentaron esta asociación, a pesar de que *S. superciliaris* y *P. simplex* utilizaron frecuentemente las cochas para forrajear. Las cochas sin duda pueden incrementar las oportunidades de forrajeo de estas cuatro especies; sin embargo, puede ser que las oportunidades sean también suficientes a lo largo del río, de manera que las cochas no son necesarias para el éxito de la anidación. No se encontraron evidencias claras que demuestren si estas especies se encuentran compitiendo entre sí. Dado que estas especies ubican sus nidos en

playas, la mayoría invierte gran cantidad de su tiempo molestando a individuos, tanto de su misma especie como de otras. Es posible que este comportamiento reduzca las densidades de aves que pueden anidar en una misma playa. De hecho, hay una tendencia a que las especies se dispersen más o menos uniformemente a lo largo de las playas del río, lo que podría sugerir que están respondiendo a presión por competencia y formando algo similar a una distribución ideal libre (*sensu* Fretwell, 1979). Sin embargo, estas aves se observaron frecuentemente formando agregaciones mixtas de varias especies, mientras que fue raro observarlas por separado. Estos resultados contradicen el argumento de que la competencia puede estar determinando la selección de los sitios de anidación.

Las cuatro especies que anidan en asociación también mostraron una fuerte correlación con la altura de la playa, encontrándose más parejas anidando en las playas altas. En contraste, gaviotas y rayadores anidaron en las zonas más bajas de las playas. Esto sugiere que estas especies anidaron bajo riesgo de inundación, posiblemente a cambio de algún beneficio, como podría ser una menor temperatura (ya que estos sitios son más fríos que los ubicados a mayores alturas; sin embargo, a medida que avanza el año, esta diferencia térmica desaparece). Esta estrategia conllevó algunos riesgos, puesto que muchas parejas perdieron sus nidos durante una inundación tardía en 1988 y no todas fueron capaces de tener una segunda nidada con éxito. Puede ser que las especies se arriesguen a perder los nidos por inundación, a cambio de un ambiente térmico más favorable y que además les permite fácil acceso al río para refrescarse. También es posible que las gaviotas y rayadores estuvieran buscando los mejores sitios disponibles, pero a la vez, ansiosos por comenzar a anidar tan temprano como sea posible en la temporada. Estas especies tienen una ventana temporal bastante corta para que sus polluelos eclosionen y aprendan a volar, especialmente porque las tres tienen períodos prolongados de entrenamiento a los polluelos para que aprendan a capturar peces de forma independiente. El esperar hasta que el nivel del agua baje aún más podría reducir substancialmente el tiempo disponible para criar a sus polluelos y, por lo tanto, estas comienzan a anidar en sitios con una mayor vulnerabilidad a las inundaciones.

Otra alternativa es que la relación con la altura se presente por la selección de playas que son particularmente anchas (dado que altura y ancho de la playa están fuertemente correlacionados). Las playas más anchas ofrecen beneficios, puesto que permiten a las aves ubicar sus nidos lejos de donde se ocultan los depredadores (es decir, lejos de la porción de la playa con vegetación). De hecho, la correlación observada entre el ancho de la playa y

el número de gaviotas, rayadores y paparos puede ser mejor explicado como una estrategia para reducir el riesgo de depredación. Los experimentos realizados con huevos de codorniz (que imitan los huevos de *S. superciliaris*), mostraron que el riesgo de depredación fue mayor cerca de la porción de la playa con vegetación y, de hecho, tanto para *R. niger* y *C. rupestris*, los nidos situados más cerca de la vegetación o de los restos de madera fueron más propensos a ser presa de depredadores, en comparación con los nidos situados más lejos. Este patrón no se observó para las otras especies, aunque en el caso de *P. simplex*, una tendencia similar puede no haberse detectado debido al tamaño pequeño de la muestra.

El evitar playas angostas pudo deberse a los mismos factores que influyeron en la selección de playas amplias y altas, aunque otro factor adicional pudo ser la falta de arena seca, puesto que fue el sustrato más utilizado por todas las especies, excepto *C. collaris*. De hecho, fue interesante que la única especie que anidó en la parte más estrecha y lodosa de las playas fue *C. collaris*. Esta especie podría preferir el sustrato puesto que es relativamente más fresco y proporciona un excelente camuflaje para sus huevos.

En varios estudios se ha postulado que es común que las especies sacrifiquen algunos beneficios al seleccionar el lugar para anidar, particularmente cuando están expuestas a temperaturas extremas (Martín, 1995; Amat & Masero, 2004; Tieleman *et al.*, 2008). Las especies que anidan en la playa Manu tienen que contender con temperaturas peligrosamente altas, ya que éstas frecuentemente superan los 45 a 50°C en la playa. Los huevos expuestos a temperaturas mayores a 43-44°C no sobreviven (Webb 1987, Tieleman *et al.*, 2008), y las especies expuestas regularmente a temperaturas ambientales por encima de este umbral tienen que evitar el sobrecalentamiento de alguna forma. Aves que anidan en la playa, mojan sus plumas durante el período más caliente del día. Los Rayadores sumergen el pecho en el agua durante su característico vuelo (“skimming”), mientras que todas las demás especies mojan las plumas vadeando. Una vez mojados, los adultos regresan y humedecen nido y huevos. Aunque no tenemos ninguna medida de cómo el mojar los nidos afecta la temperatura de éstos, observamos arena húmeda durante unas cuantas revisiones a nidos. La presencia de arena húmeda fue más común en nidos de *V. cayanus*. No está claro si estas conductas se llevan a cabo para enfriar el nido o si son necesarias para evitar la muerte del adulto por estrés térmico (véase Tielmeman *et al.*, 2008). Todas las especies también utilizan aleteo gular para refrescarse durante las horas más calurosas, pero este comportamiento probablemente no es suficiente para regular la temperatura corporal, ya que la temperatura ambiental sube por encima de 45 a 50°C. Sin embargo, ninguna de las especies utilizó todos los micrositos más

frescos disponibles para la anidación - por ejemplo, los sitios bajo grandes troncos o cerca de la vegetación no fueron utilizados por las especies a pesar de ser más frescos. Aquí, las especies parecen preferir sitios con riesgos de depredación más bajos frente a aquellos con un ambiente térmico más favorable.

*V. cayanus* parece disfrutar de un éxito de anidación extremadamente alto, lo que puede atribuirse a varios comportamientos que ayudan a ocultar los nidos de los depredadores y a moderar la temperatura. Aunque *V. cayanus* anida en el sustrato más caluroso - arena seca - su comportamiento de cubrir el nido, junto con frecuentes inmersiones en el agua para mojar sus plumas - particularmente durante el período más caliente del día - puede servir para mantener sus nidos significativamente menos caliente que los de las otras especies. Sus huevos también quedan ocultos de los depredadores cuando se cubren y esto, junto con su comportamiento anti-depredador agresivo, parece limitar las pérdidas de nidos por depredadores. El comportamiento de cubrir los nidos se ha observado con mayor frecuencia en especies de Charadrii que viven en ambientes calurosos, pero la función de este comportamiento no ha sido bien estudiado. Un estudio reciente de *Charadrius alexandrinus* ("Kentish Plovers") ha demostrado experimentalmente que este comportamiento sirve tanto para mantener los huevos en un ambiente caluroso y árido, como para reducir el riesgo de depredación (Amat *et al.*, 2012). Es posible que ambas funciones ocurran también con los nidos cubiertos de *V. cayanus*.

Los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren que una variedad de factores influyen en la selección de sitios de anidación de estas especies. Idealmente, los sitios preferidos deberían minimizar el riesgo de depredación, de elevadas temperaturas, de inundaciones y aumentar el acceso a recursos alimenticios. En general, las especies estudiadas parecen buscar sitios preferiblemente donde se reduzca al mínimo el riesgo de depredación y, si es posible, donde obtengan otros beneficios.

## AGRADECIMIENTOS

Estoy profundamente agradecida a Antonio Tovar, Ursula Valdez y Esteban Huamán por su ayuda con los censos en las playas. Mi investigación no habría sido posible sin el permiso y apoyo de la Dirección General Forestal y de Fauna Silvestre (Ministerio de Agricultura del Perú) y la Corporación para el Desarrollo del Madre de Dios. Estoy especialmente en deuda con los guardaparques del Parque Nacional Manu y con Ada Castillo, Boris Gómez, Pete Feinsinger, Charlie Munn, Gustavo Ruiz, John Terborgh y Luis Yallico por su apoyo logístico. John Fitzpatrick con amabilidad ha compartido sus datos sobre las apariciones de estas especies en las playas ente 1976-1979. El apoyo financiero fue proporcionado

por la Sigma-Xi, el fondo Frank H. Chapman del Museo Americano de Historia Natural, del Departamento de Zoología de la Universidad de Florida, el One-Pass programa de viajero frecuente y una beca del US National Science Foundation.

## LITERATURA

Amat, J.A. & J.A. Masero. 2004. Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover. *Animal Behaviour* 67: 293–300.

Buckley, F.G. & P.A. Buckley. 1980. Habitat selection in marine birds. In: Burger J (ed) *Behavior of marine animals*, vol 4. Plenum Press, New York, pp 69–112.

Burger, J. 1981. A model for the evolution of mixed- species colonies of Ciconiiformes. *Quarterly Review of Biology* 56: 143–167.

Cody, M.L. 1985. An introduction to habitat selection in birds. In: Cody ML (ed) *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York, pp 3–56.

Erwin, R.M. 1979. Species interactions in a mixed colony of common terns (*Sterna hirundo*) and black skimmers (*Rynchops niger*). *Animal Behavior* 27: 1054–1062.

Gochfeld, M. 1985. Predation and coloniality in seabirds. Pages 882–891 in V.D. Ilyichev, and V.M. Gavrilov, editors, *Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici*. Nauka, Moscow.

Groom, M.J. 1989. Sand-colored nighthawks parasitize the anti-predator behavior of three tropical beach-nesting bird species. University of Florida, Gainesville, FL. Tesis de Maestría.

Groom, M.J. 1992. Sand-colored nighthawks parasitize the anti-predator behavior of three nesting bird species. *Ecology* 73(3): 785–793.

Hilty, S.L., & W.L. Brown. 1986. *A guide to the birds of Colombia*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.

Magno, S. 1973. Avifauna argentina, Familia Laridae, Subfamilia Sterninae, Gaviotines. *Hornero* 11(3): 145–168.

Martin, T.E. 1995. Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs* 65: 101–127.

Remsen, J.V., Jr., C.D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M.B. Robbins, F.G. Stiles, D.F. Stotz, K.J. Zimmer. Version 12, November 2012. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html>

Ricklefs, R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds. *Smithsonian Contrib. Zoology* 9: 1–48.

Terborgh, J. 1983. *Five New World Primates: a study in comparative ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Tieleman, B.I., H.J. Van Noordwijk, & J.B. Williams. 2008. Nest site selection in a hot desert: trade-off between microclimate and predation risk. *Condor* 110: 116–124.

Webb, D.R. 1987. Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89: 874–898.

# El combate, el nido y el asesino: la importancia de las observaciones de la historia natural

Fiona A. Wilkinson

## RESUMEN

La cuenca del Madre de Dios en Perú es una de las zonas con mayor biodiversidad del planeta, y posee un número sin precedentes de especies de flora y fauna. La mayoría de estas no ha sido suficientemente estudiada e incluso descubierta. Sin embargo, esta área sigue siendo un punto de acceso para la investigación científica, y con más de 800 artículos publicados en revistas de biología (Pitman *et al.*, 2011), la investigación realizada en la Estación Biológica Cocha Cashu (EBCC) ha contribuido en gran medida a esto. Sin embargo, la mayoría de los investigadores de iniciar la investigación en la Estación con metas específicas en mente. Sus estudios se planifican con antelación y generalmente desmerecen la importancia de aquellos que comienzan a partir de observaciones inesperadas.

Debido a que nuestro conocimiento de la historia natural y la ecología de muchas especies de animales y plantas sigue siendo deficiente, las observaciones aleatorias pueden servir de inspiración para nuevos estudios y contribuir significativamente a nuestro conocimiento de la historia natural de las especies. Las tres historias siguientes, basadas en las observaciones que he realizado en la EBCC, ilustran la forma en que han contribuido a la historia natural de las especies representadas.

## ABSTRACT

Peru's Madre de Dios watershed is one of the world's renowned areas for biodiversity and harbors an unprecedented number of animal and plant species, most of which have not been adequately studied or, perhaps, even discovered. Despite this, this area continues to be a hotspot for scientific research, and with more than 800 articles published in peer-reviewed biology journals (Pitman *et. al.*, 2011), research conducted at Cocha Cashu Biological Station (CCBS) has greatly contributed to this. However, the majority of investigators initiate research at the Station with particular goals in mind. Their studies are planned in advance and generally overshadow the importance of those that begin from unexpected observations.

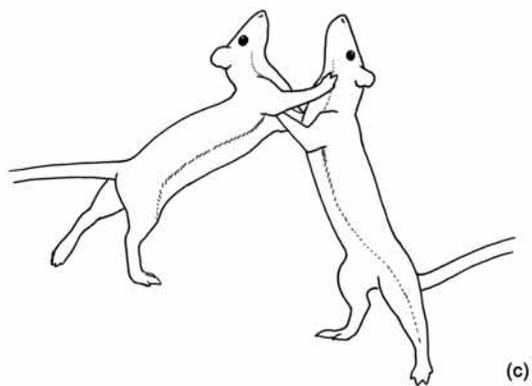
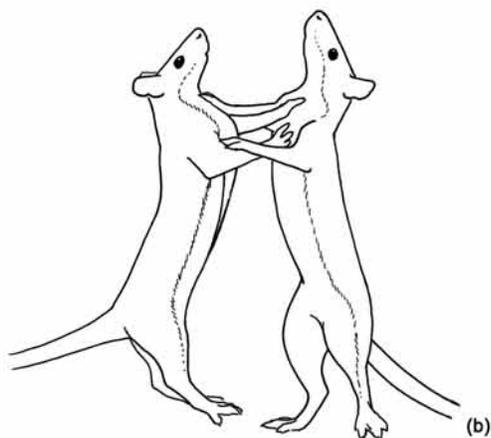
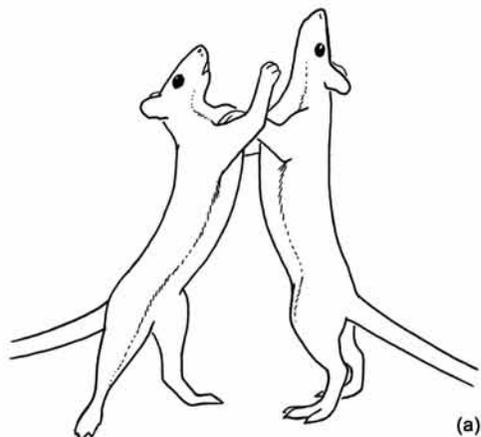
Because our knowledge of the natural history and ecology of many animal (and plant) species remain deficient, random observations can provide inspiration for new studies and significantly contribute our knowledge of the natural history of the given species. The three accounts below, based on observations I have made at CCBS, illustrate how they have contributed to the natural history of the represented species.

## EL COMBATE

Muy temprano (~ 05:15 am), el 29 de septiembre de 1993, observé y grabé en video un combate entre dos ratas espinosas hembras (tentativamente identificadas por L.E. Emmons como *Proechimys simonsi*) en un pequeño parche de tierra en el borde de Cocha Cashu. Ambas hembras se golpearon, empujaron y tiraron de sus cabezas (Wilkinson, 2002). Esto fue raro de observar, y el análisis posterior del video reveló una espectacular exhibición de comportamiento.

A lo largo de esta agresiva interacción, las ratas: (1) se mantenían erguidas sobre sus patas traseras, con la cabeza y el hocico apuntando verticalmente y sus pechos hinchados pero sin tocarse una a la otra; (2) se lanzaron una contra otra mientras saltaban hacia un lado; (3) una pata delantera cerrada mientras la otra era libre para golpear o empujar al contrincante (**Figura 1a**), o ambas patas delanteras cerradas mientras se empujaban o golpeaban (**Figura 1b**); y (4) con las dos patas delanteras cerradas y juntas se tiraban o volteaban entre sí. Este último comportamiento fue el más usado. Una rata (la agresora) se lanzó hacia la otra (la víctima) hasta que esta se encontró completamente vertical (**Figura 1c**).

Figura 1.



El volteo ocurrió cuando ambas ratas estaban erguidas y con las patas delanteras cerradas; el agresor empujó a la víctima hacia atrás y se lanzó hacia ella. Con las patas delanteras todavía cerradas, la víctima se levantó y dio la vuelta al agresor activamente sobre la cabeza, haciendo que el agresor diera un salto mortal en el aire, y aterrizara sobre su espalda. El video de este combate se pueden ver en el canal YouTube del Museo Nacional Smithsonian de Historia Natural (Wilkinson, 2008). Después de 10 minutos, la pelea terminó cuando un fuerte ruido asustó a las ratas. Ambas corrieron hasta la orilla, una en dirección a uno de los edificios y la otra hacia un agujero entre las raíces del árbol justo encima de la orilla. Estas ratas nocturnas, de tamaño mediano, se encuentran frecuentemente cerca de construcciones (Emmons, 1997), áreas abiertas y en el agua en las selvas tropicales, y en general ocupan cavidades naturales debajo de las raíces de árboles o entre las rocas (Nowak & Paradiso, 1983).

El origen del comportamiento observado es desconocido, sin embargo, debido a que pueden reproducirse durante todo el año (Emmons, 1997, Nowak y Paradiso, 1983), esta interacción puede haber sido una disputa territorial y puede haber comenzado antes del amanecer, cuando las ratas se interceptaron mientras se aproximaban a la misma madriguera. En la naturaleza, las madrigueras de *P. semispinosus* (Tomes, 1860) son defendidas contra los adultos del mismo sexo y zonas de vida de individuos vecinos que se superponen (Maliniak & Eisenberg, 1971).

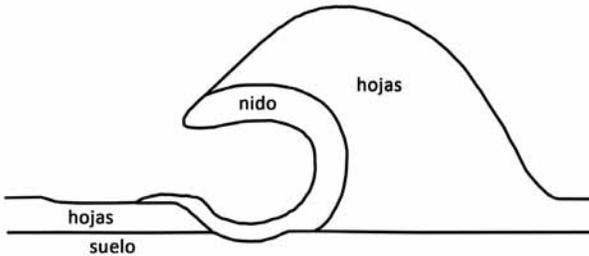
Poco se sabe sobre el comportamiento de *Proechimys* y solo unos pocos trabajos sobre la ecología de las especies amazónicas han sido publicados (Emmons, 1982). Esta fue la primera observación de este comportamiento en el campo, aunque un comportamiento agresivo similar se ha observado en *P. semispinosus* en cautiverio. Estas ratas se paran en sus patas traseras y se golpean con fuerza con las patas delanteras (Maliniak & Eisenberg, 1971). Otros comportamientos de 'combate' se han observado en cautiverio, en especies como *Maxomys surifer* (Sokolov *et al.*, 1993), *Dasyprocta punctata* (Smythe, 1978), *Oryctolagus cuniculus* (Southern, 1948) y *Lepus europaeus* (Grass, 2000).

## EL NIDO

La familia de aves neotropicales *Thamnophilidae* (hormigueros) está compuesta por unas 250 especies. Sin embargo, los nidos, huevos y crías de la mayoría de ellas son desconocidas (Ridgely & Tudor, 1994). Nidos de estos hormigueros varían en estructura y colocación, que van desde simples recipientes abiertos o bolsas colgantes soportadas por ramas bifurcadas, a bolas grandes y cerradas situadas cerca o en el suelo. Otros son recipientes abiertos establecidos en las cavidades de los troncos de los árboles o en manojos de hojas entre las

plantas en el suelo (Sick, 1993). Dos nidos del *Myrmeciza fortis* con huevos fueron descubiertos en CCBS en setiembre de 1991 y octubre de 1994. Ambos nidos eran abovedados y estaban oculto en pequeños montículos de hojarasca en el suelo. Cada nido consistía en un corto túnel de entrada horizontal que conducía a una cámara esférica (nido 1 = 6-7 cm de diámetro; nido 2 = 5.2 cm de profundidad aproximadamente, 3.8 cm de alto, 4 cm de ancho) (**Figura 2**) hecha de fibras vegetales entrelazadas (Wilkinson & Smith, 1997).

**Figura 2.**



De las 19 especies de *Myrmeciza* (Monroe & Sibley, 1993), solo los nidos de cuatro otras especies, *M. exsul*, *M. ferruginea*, *M. longipes* y *M. Goeldii*, han sido descritos como recipientes abiertos, débilmente contruidos (Skutch, 1969; Wetmore, 1972; Willis & Oniki, 1972; Haverschmidt & Mees, 1994; MB Robbins, com. pers.). Estos nidos se colocan en o cerca de la tierra, con la excepción de *M. longipes*, que sitúa su nido 1-2 m por encima del suelo (Wetmore, 1972). Estas descripciones de los nidos contrastan con la descripción del nido-cámara de *M. fortis* que es relativamente poco común dentro de la familia, aunque nidos similares se conocen en algunas otras especies de hormigueros como *Pyriglena leuconota* (Willis, 1981), *P. leucoptera* (Euler, 1867; Fraga & Narosky, 1987; Skutch, 1996) y *Rhopornis ardesiaca* (Teixeira, 1987).

En la familia Thamnophilidae, las hembras y los machos comparten los períodos de incubación (Skutch, 1996), entre 14-18 días (Skutch, 1996). En el caso del nido 2, el período de incubación, era mínimo de 10 días, pero los huevos pueden haber estado en el nido durante varios días antes de que fuera descubierto. Los huevos tienen forma de pera y son de color blanco cremoso con garabatos marrón oscuro o marrón concentrados hacia el extremo romo; el tamaño de la nidada es de dos huevos.

Los polluelos son nidícolas, de color azul-violeta, con la parte interior del pico de color amarillo. Aunque no tienen plumón a los pocos días de nacidos, los polluelos tienen cañones de plumas a lo largo de la espina dorsal y caudal. En el

sexto día, la cubierta de los cañones de las plumas, a excepción de las de la zona caudal y la de la corona, empiezan a mostrar plumas negras. En el octavo día, las plumas de la corona están totalmente desarrolladas, las plumas primarias son marrones, el pico tiene la punta de color blanco y la piel alrededor de los ojos se encuentra desnuda. El período de nidificación por nido 2 fue nueve días, y es consistente con otras especies del *Thamnophilidae* (Skutch, 1996) que tienen un período de nidificación entre 9-15 días.

A las diferencias entre los nidos de especies *Myrmeciza* se suma a la heterogeneidad registrada de este género (Ridgely & Tudor, 1994; Rosenberg & Braun, datos no publ.) e indica que las relaciones sistemáticas de especies *Myrmeciza* están mal resueltas, tanto dentro del género (Zimmer, 1932) y con respecto a otros géneros (Ridgely & Tudor 1994).

## EL ASESINO

La familia de insectos Reduviidae, es un diverso conjunto de insectos depredadores distribuido a nivel mundial (Forero, 2006) y tiene más de 1,000 especies de 200 géneros que habitan en los neotrópicos (Forero, 2006; Hogue, 1993). Estos insectos se conocen comúnmente como “insectos asesinos”, debido a su comportamiento depredador, pues utilizan una sustancia química en la saliva para inmovilizar a sus presas. Son de tamaño mediano a grande (20 mm) y varían en su coloración. Algunos son crípticos y se asemejan a fásmidos, y otros poseen mimetismo mülleriano, y cuentan con vibrantes colores naranja, rojo, verde y amarillo, con o sin manchas (Hogue, 1993).

El 17 de octubre de 2009, uno de los ayudantes de la Estación estaba cortando un tronco de árbol muerto con una machete cuando vio un insecto corriendo debajo de un poco de corteza. Sabiendo que yo y Daniel Huamán (un otro investigador de la Estación) nos interesa el tema, trajo el insecto para nosotros. Este era pequeño y parecía la corteza de un árbol y como no lo habíamos observado antes, nos decidimos a sacar fotos y videos de este para ayudarnos en la identificación después. Daniel puso el insecto, junto con algunos pequeños trozos de corteza, bajo una lupa de fotografía y lo grabó en video por algunos minutos. Cuando revisamos el video, vimos que estaba recogiendo pedazos de la corteza y poniéndolos todos sobre sí mismo, un comportamiento extraño que no habíamos visto antes.

Después de más investigaciones, descubrí que se trataba de una ninfa de la especie *Sahyavata variegata* (Hogue, 1993), que normalmente se alimenta de nidos de termitas. Los adultos de *S. variegata* poseen colores crípticos, pero las

ninfas no, por lo que se camuflan raspando trozos de escombros que los rodea y pegándolos sobre su lomo como proyecciones de su pelo a lo largo de sus cuerpos (Preston-Mafham & Preston-Mafham, 1993) (**Figura 3**). Este camuflaje es parte de su estrategia de caza, apoyando su técnica de captura y de cebo (descrito en detalle por McMahan, 1983). Se encontró que en Costa Rica, las ninfas viven en nidos de termitas nasute y ‘pescan’ termitas usando el cadáver de una termita como cebo para atraer a las demás. Una vez que una termita cae en la trampa, la ninfa lo captura y sigue haciendo esto hasta que esté satisfecha.

**Figura 3.**



El adulto de esta especie fue descrita en 1843 pero aparte de la distribución conocida (México hasta el sur de la región amazónica) y la morfología básica, no fue sino hasta la simple observación de McMahan, y la investigación posterior, que la etapa de ninfa y su comportamiento fueron descubiertas en 1980 (McMahan, 1983).

## DISCUSIÓN

En cada caso, una simple observación se convirtió en una investigación de corto plazo, que ayudó a ampliar nuestra comprensión del comportamiento, la sistemática y la historia evolutiva de las especies individuales y sus familias taxonómicas. Sin embargo, la pregunta ¿por qué esto es importante? subsiste. Tales observaciones de historia natural pueden servir como estímulo para nuevas

investigaciones de la ecología y el comportamiento de estos organismos y de las comunidades de las que forman parte, proporcionando información esencial para la gestión de las especies y los hábitats, los esfuerzos de conservación y programas de monitoreo (Brodman, 2010; Fleischner, 2011). Según Fleischner (2011), es imposible desarrollar planes efectivos de conservación de flora y fauna (especialmente las especies en peligro de extinción) de lo que nada sabemos. De hecho, ni siquiera supimos si alguna de estas especies estaban amenazadas.

## LITERATURA

Brodman, R. 2010. The importance of natural history, landscape factors, and management practices in conserving pond-breeding salamander diversity. *Herpetological Conservation and Biology* 5: 501–514.

Emmons, L. 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in southeastern Peru. *Tropical Ecology* 23: 280-290.

Emmons, L. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. 2nd ed. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Euler, C. 1867. Beitr'dge zur Naturgeschichte der Vogel Brasiliens. *Journal of Ornithology* 15: 399-420.

Fleischner, T.L. 2011. Why natural history matters. *Journal of Natural History Education and Experience* 5: 21-24.

Forero, D. 2006. New records of Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera) from Colombia and other Neotropical countries. *Zootaxa* 1107: 1–47

Fraga, R. & S. Narosky. 1987. Nidificación de las aves Argentinas (Formicariidae a Cinclidae). *Asociación Ornitológica de la Plata*, Buenos Aires, Argentina.

Grass, E. 2000. It's March, so where are the hares? *Lapwing* 3: 2.

Haverschmidt, E. & G.E Mees. 1994. *Birds of Suriname*. VACO N.V., Paramaribo, Suriname.

Hogue, C.L. 1993. *Latin American Insects and Entomology*. University of California Press, Berkeley, California, USA.

Maliniak, E. & J.F. Eisenberg. 1971. Breeding spiny rats *Proechimys semispinosus* in captivity. *International Zoo Yearbook* 11: 93-98.

McMahan, E.A. 1983. Bugs angle for termites. *Natural History*. 92: 40-47.

Monroe, B.L., Jr. & C.G. Sibley. 1993. *A world checklist of birds*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.

Nowak, R.M. & J.L. Paradiso. 1983. *Walker's mammals of the world*. 4th ed. Vol 11. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.

- Pitman, N.C.A., J. Widmer, C.N. Jenkins, G. Stocks, L. Seales, F. Paniagua, E.M. Bruna. 2011. Volume and Geographical Distribution of Ecological Research in the Andes and the Amazon, 1995-2008. *Tropical Conservation Science* 4:64-81.
- Preston-Mafham, R. & K. Preston-Mafham. 1993. *The Encyclopedia of Land Invertebrate Behaviour*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Ridgely, R.S. & G. Tudor. 1994. *The Birds of South America: the Suboscine Passerines*. Vol. II. Univ. Texas Press, Austin, Texas, USA.
- Sick, H. 1993. *Birds in Brazil*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Skutch, A.F. 1969. Life histories of Central American birds. III. Families Cotingidae, Pipridae, Formicariidae, Furnariidae, Dendrocolaptidae, and Picidae. *Pacific Coast Avifauna*, No. 35.
- Skutch, A.F. 1996. *Antbirds and Ovenbirds: Their Lives and Homes*. University of Texas Press, Austin, Texas, USA.
- Smythe, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contributions to Zoology* 257: 1-52.
- Sokolov, V.E., S.A. Shilova, V.S. Gromov, O.N. Shekarova, and N. A. Shchipanov. 1993. Some features of the ecology and behavior of red spiny rats (*Maxomys surifer* Miller, 1990). *Russian Journal of Ecology* 24: 245-251.
- Southern, H.N. 1948. Sexual and aggressive behaviour in the wild rabbit. *Behavior* 1: 173-195.
- Teixeira, D. M. 1987. Notas sobre o “gravatazeiro,” *Rhopornis ardesiaca* (Weid, 1831) (Aves, Formicariidae). *Revista Brasileira de Biologia* 47: 409-414.
- Tomes, R.F. 1860. Notes on a third collection of Mammalia made by Mr. Fraser in the republic of Ecuador. *Proceedings of the Zoological Society of London* 28: 260-268.
- Wetmore, A. 1972. The birds of the Republic of Panama. Part 3. Passeriformes: Dendrocolaptidae (woodcreepers) to Oxyruncidae (sharpbills). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Wilkinson, F.A. 2002. An aggressive interaction between two female *Proechimys* sp (Rodentia: Echimyidae). *Vida Silvestre Neotropical* 11: 1-2.
- Wilkinson, F.A. 2008. Boxing Rats (*Proechimys* sp.). Smithsonian's National Museum of Natural History's YouTube Channel. <http://www.youtube.com/watch?v=Eki9y9aQbcM>
- Wilkinson, F.A. & U.R. Smith. 1997. The first nest records of the Sooty Antbird (*Myrmeciza fortis*) with notes on egg and nestling development. *Wilson Bulletin* 109:319-324.
- Willis, E.O. 1981. Diversity in adversity: the behavior of two subordinate antbirds. *Arquivos de Zoologia* 30: 159-234.
- Willis, E.O. & Y. Oniki. 1972. Ecology and nesting behavior of the Chestnut-backed Antbird (*Myrmeciza exsul*). *Condor* 74: 87-98.
- Zimmer, J.T. 1932. Studies of Peruvian birds. VI. The formicarian genera *Myrmoborous* and *Myrmeciza* in Peru. *American Museum Novitates* 545: 1-24.



# Caracterización ecológica de *Pteroglossus castanotis* (Gould, 1833), Ramphastidae en Manu

Benedicto Baca Rosado<sup>1</sup>

## RESUMEN

Se analizaron características ecológicas del hábitat natural, alimentación, reproducción y comportamiento de la 'Pinsha' o Arasari pardo (*Pteroglossus castanotis*), en el bosque húmedo tropical, departamento de Madre de Dios-Perú. El estudio se realizó en bosques no intervenidos del Parque Nacional del Manu, entre ellos, la Estación Biológica de Cocha Cashu ubicada a 11°51'LS, 71°19' LW, y la localidad de Altamira. Otros datos fueron obtenidos en Yanayacu y Diamante que son aledaños al río Madre de Dios y son zonas intervenidas por colonizadores ribereños y nativos Piros-Matsigenka-Huachipaeres-Maracaeres (Haramkbut). Los datos fueron obtenidos por el autor desde 1987, considerando ocho especies de Ramphastidos: *Pteroglossus castanotis*, *P. beaubarnaesii*, *P. inscriptus*, *P. mariae*, *Aulacorhynchus prasinus*, *Selenidera reinwardtii*, *Ramphastos culminatus* y *R. cuvieri*.

Se estimó la densidad de población, uso de hábitat por análisis de vegetación sucesional, refugio y actividad diaria. Los recursos alimentarios están constituidos

---

<sup>1</sup> Docente Principal: Facultad de Ciencias Forestales y Medio Ambiente  
Universidad Nacional San Antonio Abad del Cusco.

por 41 especies de frutos, que representan el 98% de los 190 registros; se determinaron también los agujeros y dormideros. La estrategia reproductora en 16 nidos arrojan resultados en promedios de 22 metros de altura en la ubicación del nido, 14 cm de diámetro de ingreso, 14 cm en el diámetro de base, y 80 cm en la profundidad del nido. En el comportamiento se estableció el nivel de competencia ínter e intraespecífica por alimento y nido en el que *Pteroglossus castanotis* establece conductas de agresión frente a individuos de su propia especie y aves competidoras de menor proporción corporal.

La organización social es conformada por dos individuos (progenitores macho-hembra) y juveniles de nidadas anteriores. La estrategia reproductora en 16 nidos arrojó resultados del uso de agujeros naturales y agujeros abandonados construidos por Psittacidos, Picidae y otros animales. Un porcentaje mayor indico la preferencia por raigones y un porcentaje menor por árboles vivos. El ciclo reproductivo ocurre entre octubre y marzo, con postura de 2-4 huevos de color blanco ovalados de 2.8 x 3.5 cm de dimensión. El periodo de incubación comprende 17 días y logra la apertura del cascarón de huevo en 6 -7 horas. Los neonatos pesan de 0.7-0.8 gramos al salir del huevo. Por su parte, el crecimiento del neonato a volantón es de 42-45 días y aprenden a comer sin sus padres entre 5 -15 días. La caza de subsistencia para fines alimentarios y plumas para ornamento de sus flechas por nativos de lugar son ocasionales.

## ABSTRACT

We analyzed the ecological characteristics of the natural habitat, feeding, breeding and behavior of the 'Pinsha' or Chestnut-eared Aracari (*Pteroglossus castanotis*) in the tropical rainforest of the Department of Madre de Dios, Peru. The study was conducted in unlogged forest of Manu National Park, including the Cocha Cashu Biological Station located at 11°51'LS, 71°19'W, and the site of Altamira. Other data were obtained at Yanayacu and Diamante, riparian areas on the Madre de Dios river taken over by settlers and indigenous Piro-Matsigenka-Huachipaere-Amarakaeri (Haramkbut) peoples. Data were obtained by the author in 1987, pertaining to eight species of Ramphastidos: *Pteroglossus castanotis*, *P. beaubarnaesii*, *P. inscriptus*, *P. mariae*, *Aulacorhynchus prasinus*, *Selenidera reinwardtii*, *Ramphastos culminatus* and *R. cuvieri*.

We estimated population density, habitat use via analysis of successional vegetation, shelter and daily activity. Food resources consist of 41 species of fruits, which represent 98% of the 190 records; roosting holes and nests were also identified. A higher percentage indicates a preference for stumps and a lower percentage for living trees. The reproductive strategy in 16 nests show averages in nest height of 22 meters, in diameter entrance of 14 cm, in base diameter of 14 cm and in nest depth of 80 cm. In terms of behavior the level of inter-and intraspecific competition for food and nest was established, with *Pteroglossus castanotis* showing aggressive behaviors towards individuals of their own species and competing birds that are proportionally smaller.

The social organization is made up of two individuals (male-female parents) and juveniles from previous clutches. The reproductive strategy in 16 nests indicated use of natural holes and abandoned holes built by Psittacids, Picidae and other animals. A higher percentage indicated a preference for stumps and a lower percentage for living trees. The reproductive cycle occurs between October and March, with laying of 2-4 white, oval eggs, 2.8 x 3.5 cm in size. The incubation period is 17 days and the opening of the eggshell is completed in 6-7 hours. Chicks weigh from 0.7-0.8 grams when hatched. Meanwhile, the growth of hatchling to fledgling takes 42-45 days and they learn to eat with their parents within 5-15 days. Subsistence hunting of the species for food and feathers to ornament arrows occasionally occurs.

## INTRODUCCIÓN

Se hace imperativo reconocer que nosotros como administradores e investigadores de fauna, afinemos nuestras técnicas para evaluar: (1) el estado de las poblaciones, (2) las condiciones de productividad, (3) vigilar el número de individuos como indicador viable de una población, y (4) vigilar la condición natural de un hábitat óptimo para las diferentes especies inmersas en la óptica de prospección ecológica. En estas circunstancias analizamos esta situación y observamos que, desde hace tres décadas se realizan estudios bioecológicos de muchas aves en diferentes bosques de la Amazonía peruana, sin embargo, no existe información detallada de la familia Ramphastidae, y menos la bioecología específica de *Pteroglossus castanotis*. El hábitat natural de los Ramphastidos en Perú, abarca desde los bosques nublados de selva alta hasta los bosques húmedos de selva baja tropical que comprende el norte, centro y sur del territorio. La información básica de las especies de tucanes y tucanetas en América Latina, también es poco conocida, a pesar de su importancia como dispersoras de semillas y como componentes de un ecosistema frágil a punto de ser intervenido por el hombre.

La avifauna neotropical consta de 3,300 especies (Haffer, 1985). La familia Ramphastidae está representada por 43 especies en el nuevo mundo (Jennings, 1993). *Pteroglossus castanotis*, conocido como tucán, tucaneta o pinsha, según denominación de lugareños, poseen una amplia distribución en el Neotrópico, desde el sur de México, América central y países de América del sur, entre ellos Venezuela, Guayana, Colombia, Ecuador, Brasil, Paraguay y Argentina (Phelps & Descheuensee, 1994). El objetivo del presente estudio es determinar la información básica sobre la ecología y situación poblacional de *Pteroglossus castanotis*, el mismo que representa una de las 18 especies de la familia Ramphastidae registradas para Perú por Parker et al., 1982. Constituye también una de las ocho especies registradas para el bosque húmedo tropical de Madre de Dios (Terborgh & Fitzpatrick, 1985).

Para dar respuesta en el futuro a las prerrogativas bioecológicas como componente de un ecosistema natural en dos tipos de bosques en Madre de Dios (uno intervenido y otro no intervenido), es necesario atender las siguientes preguntas: ¿Qué características ecológicas intervienen en la sensibilidad de la situación poblacional de *Pteroglossus castanotis*, en condiciones naturales? ¿Cómo estas características ecológicas, podrían condicionar la abundancia en áreas intervenidas? ¿Qué recursos naturales son las fuentes potenciales para su alimentación, reproducción y hábitat?. En este sentido, aparte de las preguntas planteadas es imperioso determinar en el futuro, el efecto que pueda producir la actividad forestal, minera y ganadera sobre las poblaciones de *P. castanotis* en áreas intervenidas.

No existe información específica acerca de la bioecología de cada uno de las especies de Ramphastidos en América del sur, mucho menos en Perú, excepto en dos casos: (1) información de algunos autores cuyos datos son componentes de inventarios en biodiversidad y distribución. Por ejemplo, La designación de *Ramphastos sulfuratus* en Panamá, y de *Ramphastos swainsonii* en Norteamérica y Costa Rica (Eishner y Wilson, 1978); *Aulacorhynchus coeruleicinctus*, *Pteroglossus torquatus*, *Ramphastos toco* en Brasil, *Selenidera spectabilis* en Honduras (Monroe, 1968); *Pteroglossus castanotis* y *Ramphastos toco* en Paraguay (Hayes, 1995). Al igual, *Pteroglossus torquatus* y *Ramphastos tucanus* están, entre las 21 especies comunes registradas para Venezuela (Phelps & de Schauensee, 1994). *Ramphastos culminatus*, *R. cuvieri* están entre las especies comunes para Colombia; junto a *Pteroglossus aracari* como nuevo registro para este país (Morales, 1988). *Aulacorhynchus huallagae* y *A. derbianus* son asignados como endémicos en selva alta del Perú (Brack, 1987). Estudios de abundancia biomasa de aves y mamíferos en bosques tropicales son designados por Terborgh (1985). Este autor también determinó la existencia de ocho especies de tucanes para el Parque Nacional y Zona Reservada del Manu.

El otro caso son datos de 45 meses de estudio no publicados por el autor sobre ocho especies de esta familia, forman parte del proyecto Bioecología de la familia Ramphastidae en Madre de Dios-Perú. Entre estos tenemos a *Pteroglossus castanotis*, *Pteroglossus inscriptus*, *Pteroglossus mariae*, *Pteroglossus beanbarnaesii*, *Ramphastos cuvieri*, y *Ramphastos culminatus*. También se tiene escasos datos de *Aulacorhynchus prasinus* y *Selenidera reinwardtii*.

## METODOLOGÍA

### Descripción de la especie

#### *Pteroglossus castanotis* Gould, 1833

Conocido como pinsha, tucaneta y tucán (Perú), Aracari-castanho (Brasil), Chestnut-eared Aracari (inglés), Dios-tedé (Ecuador), Pale-mandible Aracari (inglés), Tucán, tilingo castaño (Colombia), Tucán verde amarillo (Argentina) (Valarezo, 1984). Presenta caracteres conspicuos como frente y corona negra, dorso y cubiertas alares verde oscuro, cuello castaño oscuro, lomo y supracaudales rojo con ligeras manchas negras, remiges secundarias verde oliváceo, mas pronunciado en las remiges primarias, cola larga verde oliváceo con las rectrices internas más largas y más oscuras. La porción inferior del cuello es negro, pecho amarillo claro, franja ventral rojo puro, subcaudales blanco amarillento, negras en la base y zonas laterales, y ápice superior amarillo. La órbita o región periorcular desnuda de color celeste y la tania maxilar posee una línea longitudinal aserrada desde la base hasta el ápice y otra línea amarillenta transversal desde la base superior hasta la inferior, que continúa hasta la mitad basal de la mandíbula. Posee las patas amarillas, con dos dedos posteriores. La longitud del cuerpo total fluctúa de 40.6-47.6 cm., la longitud del pico es de 12.5 cm, la longitud alar de 16 cm, la cola mide 15 cm, y pesa entre 260-265 gr No presenta dimorfismo sexual.

## DISTRIBUCIÓN

*Pteroglossus castanotis* se distribuye desde el este de Colombia y Ecuador (Valarezo, 1984), este, oeste y sur de Brasil (Wasilewsky, 1998), (de Schauensee, 1970), Bolivia-Santa Cruz (Davis, 1993), Paraguay y noreste de Argentina (Olhorog, 1968). (**Figura 1**). La distribución nacional comprende el noreste del Perú, la boca del río Curaray, Saposoa, Moyobamba, Huallaga, Yarinacocha y Pucallpa (Brack, 1970); asimismo, el sureste del Perú, el departamento de Madre de Dios (Parker *et al.*, 1982), los afluentes del río Alto Madre de Dios (Pillcopata, Atalaya, Salvación, Shintuya, Yanayacu, Cruz de Mayo, Itahuanía, Diamante, Blanquillo,

Colorado), En Manu, (Tayacome, Cocha Maisal, Cocha cashu, Pakitza, Altamira, Pinquen, Boca Manu); el bajo Madre de Dios (Laberinto, Lago Sandoval, Palma Real, Lago Valencia, Puerto Pardo); los ríos Heath, Sonene y Tambopata, la zona de Infierno, y la collpa de guacamayos. (observación personal del autor). *P. castanotis* sirve como modelo para la ecología evolutiva, por haber evolucionado con pico largo que posibilita coger frutos situados en ramas muy delgadas.

El hábitat de *P. castanotis* está confinado a los bosques ribereños, claros o áreas de cultivo abierto. Anidan en huecos naturales de árboles muertos (raigones) o huecos construidos y abandonados por otras aves entre ellos, de la familia Picidae (pájaro carpintero) o Psitácidos (Terborgh & Robinson, 1980), (Jennings, com. pers., 1987). En Perú la destrucción de bosques tropicales es de 350,000 a 400,000 hectáreas anuales, con una tasa de reforestación menor a 200 hectáreas al año (INRENA, 1997).

## ÁREA DE ESTUDIO

Una de las áreas de estudio son los bosques no intervenidos del Parque Nacional y Zona Reservada del Manu, creado el 29 de mayo de 1973, e incorporado a la administración del Parque RSN-151-AADGFF, el 26 de julio de 1980. También es declarado como parte integrante de la Red Internacional de Reservas de Biosfera, por la Organización de las Naciones Unidas, para la Educación las Ciencias y la Cultura- UNESCO en 1977 (Galiano & Molleapaza, 1986).

El interior del Parque Nacional es recorrido por el río Manu, durante 356 km. Sus aguas son tranquilas, transparentes y cambiantes según a la estación climática. Este sirve como vía de acceso y en ella se encuentra la Estación Biológica de Cocha Cashu ubicada a 11° 51' LS, 71°19' LW (Terborgh, 1985). Esta estación es el área base para el presente estudio y está ubicada a cinco días de viaje desde Cusco (2 días por vía terrestre y 3 días vía fluvial). La vegetación ribereña del río Manu, así como las áreas de intervención a lo largo del río Alto Madre de Dios, se determinan por análisis de mapas, fotografías aéreas y planos (método de fotointerpretación cartográfica).

La vegetación del bosques posee gran diversidad de especies vegetales, que difieren en estructura y composición. Por ejemplo, cientos de árboles de 20-40 metros de altura son dominantes, entre ellos, *Ceiba spp.*, *Dipterix spp.*, *Calycophyllum spp.*, *Pouteria spp.*, *Calophyllum brasiliense* y otros asociados con lianas y epífita (Terborgh, 1985; Foster, 1987). Los bosques sucesionales jóvenes y maduros son dominados por *Ficus insípida*, *Cedrela odorata* y palmeras. Presenta, además, suelos inundados dominado por *Ficus trigona*, además de suelos no inundados,

que representan las fases posteriores de sucesión de tierras altas (Terborgh, 1985; Kalliola, *et al*, 1988a). El bosque sucesional en el Parque y la Zona Reservada del Manu, comienza en playas de arena del río Manu, con *Tessaria integrifolia* como especie pionera dominante, seguida por *Gynerium sagittatum*, *Ficus insípida*, *Ochroma pyramidale*, *Cecropia spp.*, *Triplaris spp.*, *Heliconia spp.* y otras (**Figura 2**).

Otra área de estudio es el sector ocupado e intervenido por colonos ribereños y nativos de la zona circundantes a los ríos Alto y Bajo Madre de Dios, con 655 km de recorrido. Los colonos se encuentran en las márgenes del río, en los sectores de Itahuanía, Yanayacu, Bocamanu, Colorado y Laberinto, hasta la ciudad de Puerto Maldonado. Existen además 12 grupos indígenas en toda la región, cuatro de los cuales se encuentran en las áreas de estudio: Amarakaeres y Huachipaires (ríos Madre de Dios y Colorado), Matsigenkas (río Manu y Tayakome con cien habitantes) y Piros (Diamante con cien habitantes). Todos están sujetos a la influencia de una congregación misionera de Jesuitas en Shintuya, poblado que marca el final de la carretera y vía de ingreso a las zonas de estudio siendo el acceso posterior por vía fluvial.

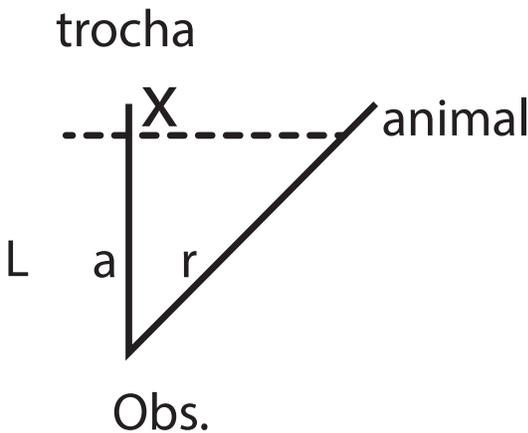
En zonas intervenidas, los tucanes, al igual que otras especies, sufren la presión destructora sobre su hábitat, y la cacería a la que son objetos, ya sea para alimento ocasional o extracción de plumas para adornos artesanales, como collares y flechas. Para el estudio de alimentación, comportamiento y reproducción de *P. castanotis* en bosques vírgenes, áreas agrícolas, márgenes de río y quebradas, se seleccionaron áreas a lo largo de los ríos Manu y Madre de Dios con campamentos establecidos desde 1987-1991 y 1998. Estas áreas tienen un sistema de trochas marcadas para recorridos diarios.

### **Estimación de densidad poblacional**

El área de censo en áreas protegidas se realizó en cocha Cashu y Altamira; en la zona no protegida se consideró a los sectores de Yanayacu y Diamante. Se aplicaron dos sistemas de censo: uno en parcelas permanentes de 100 ha y otra en transectos lineales de banda fija, cuyas trochas son establecidas y utilizadas por colonos, nativos con fines de extracción maderera o cacería (**Figuras 1 y 2**). Una parcela permanente consta de un sistema de cinco transectos lineales, paralelos, de 800 metros de longitud cada uno y separados en 200 metros (banda fija de 100 metros de observación hacia ambos lados). Al final de cada transecto paralelo, se abren trochas de conexión para permitir el paso del observador de una paralela a otra. El recorrido de esta parcela comprende 4 km. Los transectos lineales, en parcelas y trochas, son medidos cada 25 metros y señalados con cintas plásticas visibles y numeradas, para tener una referencia fácil de la posición en

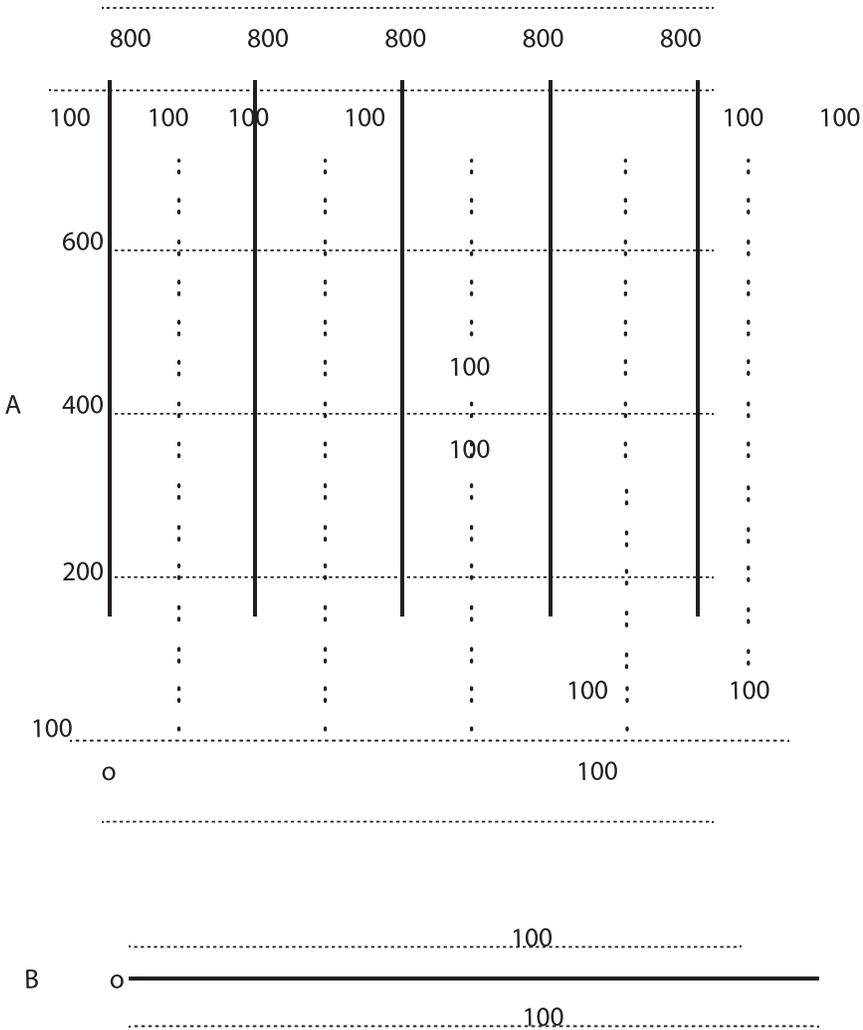
un mapa elaborado previamente. La estimación de densidad se realizó mediante el método de censo *Spot Mapping* (Terborgh & Robinson, 1980), observando y caminando a velocidad constante (0.5-1.0 km/hora) (**Tabla 2**). Los recorridos fueron diarios entre las 05.30 y 10.00 h, por las mañanas, y por las tardes de 16.00 a 18.30 h. Se hicieron paradas con frecuencia, para escuchar la vocalización de las aves u observar movimientos que indiquen la presencia de *P. castanotis*. Para cada individuo se registró la posición en relación al transecto. Por ejemplo, un individuo es detectado a 450 metros a la derecha del transecto 4. Cada observación se registró en un mapa elaborado previamente.

**Figura 1.** Cuando un animal es visualizado se toma: (x) la distancia perpendicular, (r) distancia de visualización del observador al animal.  $D = n/2d.L$  ( $D$ =densidad,  $n=N^\circ$  total de individuos,  $d$ =distancia perpendicular,  $L$ =sumatoria de todas las trochas usadas en el censo).



Cuando *P. castanotis* se hallaba en grupo, se contabilizó a todos los miembros como un solo registro y se consideró al centro del grupo como la distancia radial de detección. El diseño estadístico se sujetó a la obtención de densidad por la fórmula expuesta. No se utilizó *Distance* según Buckland *et al.* (1993) por tratarse de transectos de banda fija. Los materiales de apoyo fueron cronómetro, binoculares NIKON 10x50, contador, brújula y cintas de marcaje. (**Figura 2**, página siguiente)

**Figura 2.** (A) Parcela permanente de 100 ha, estipulado para censo de *P. castanotis* (Terborgh & Robinson, 1980). (B) Transecto lineal de banda fija.



## RESULTADOS

### Identificación de hábitat y recurso alimentario

Se utilizaron mapas y fotografías aéreas para determinar la composición del bosque, zonas abiertas, quebradas y cochas (cuerpos de agua). El uso permanente del hábitat por *P. Castanotis*, se detecta por monitoreos constantes y aplicación del método de transectos, establecidos en diferentes áreas de muestreo. También es pertinente el uso de trochas (senderos) creadas por nativos o colonos con fines de cacería en áreas intervenidas, los mismos que

atravesan diferentes áreas de bosque. La vegetación sucesional se determina por método de transecto lineal de intersección según (Kalliola *et al.*, 1988b). Esta transecto inicia en una playa y se dirige hacia el interior del bosque determinando el tipo de vegetación, altura y la composición de especies dentro del transecto a 10 metros de banda fija.

Los recursos alimentarios (**Tabla 3**) son monitoreados en una red de transectos con recorridos diarios de 5.30 a 18.30 h y en diferentes áreas. El resultado diario se trasladó a croquis o mapas establecidos de árboles en fructificación, árboles con huecos posibles de nido o dormidero. Si se detectaron tucanes alimentándose o un nido, se construyeron escondites de vigilancia de 20 a 30 metros de distancia y se observó 12 horas por día a intervalos de 2-3 días. En la fuente alimentaria, se toman datos de: características del árbol fructificante, identidad de cada individuo, tiempo, número, interacción, comportamiento, número de visitas, duración de permanencia y recesos.

Al mismo tiempo, se tomaron muestras de hojas y frutos para identificación con características de peso fresco, longitud y ancho de cada fruto. Para este caso se emplearon pesolas de 10-50-100 y 300 gr y un calibrador vernier. Se incluyeron datos específicos, como producción de frutos (conteos aproximados de frutos maduros y partes de consumo). Adicionalmente, se registró el color, tipo de vegetal, periodo de fructificación, sabor, altura, tipo de fruto y cantidad de semillas (**Tabla 4**). La determinación de desplazamientos y monitoreos en busca de alimento, refugios o dormideros se realizó por vigilancia en dos puntos horarios de 05.30 h a 7.00 h, y 17.30 h a 18.45 h, desde punto con amplio ángulo de observación (playas).

### **Estrategia reproductiva**

Los árboles vivos con agujeros y raigones o posibles dormideros, son monitoreados en una red de transectos con recorridos diarios de 5.30 a 18.30 h, en diferentes áreas. Los puntos de ubicación se trasladaron a croquis o mapas establecidos. El período reproductivo y organización se determinó por ubicación y seguimiento de individuos con alimento en el pico, individuos alborotados y plumas manchadas, desde un mirador con amplio ángulo de observación. Si se detectaban individuos cerca de agujeros o ingresando a nidos establecidos, se construyeron escondites especiales y camuflados para vigilancia, desde 20 a 30 metros de distancia. La observación fue de 12 horas por día a intervalos de 2-3 días. Luego se tomaron los siguientes datos: características del árbol o raigón junto con la vegetación circundante, identidad de cada individuo, tiempo, número, interacción, comportamiento,

número de visitas, duración de permanencia y recesos. Los nacimientos y éxito de nidada es buen indicio en el nivel de salud de la población, por lo tanto se tuvo en consideración la postura, incubación, cuidado parental hasta el vuelo y se estimó el número de individuos que participaron en la alimentación de la prole. En este caso se sigue los criterios de Downings (1977).

### Densidad poblacional

La densidad fue estimada en dos zonas, una con presión de caza comprendida en Yanayacu, cuyo resultado es de 5.1 Ind./km<sup>2</sup> en 155.7 km de transecto de banda fija, y los entornos de la comunidad de Diamante con resultados de 2.0 Ind./km<sup>2</sup> en 154.3 km de transecto. Otra zona sin presión de caza al interior del Parque Nacional, en Cocha Cashu, arrojó un resultado de 3.1 Ind./km<sup>2</sup> en 185.95 km de transecto. En la zona Reservada del Manu, en Altamira, el resultado fue de 5.1 Ind./km<sup>2</sup> en 185.95 km de transecto. Los datos de censo en las cuatro áreas son registros de 1987-1991, noviembre de 1997, enero-abril y octubre-diciembre de 1998, y enero de 1999. En el censo se obtuvieron datos como distancia del observador al animal, distancia del animal al transecto, longitud del transecto, características del bosque en el censo (tipo de bosque, raigón, abierto, ribera y área de cultivo), el comportamiento del individuo en el momento de la localización (parado, en vuelo, acicalando, vocalizando o comiendo), y por último, la condición del día (nublado, lluvioso, soleado o días de friaje).

Los senderos hechos por madereros y de cacería son considerados en este estudio como líneas de transectos. Durante los años indicados, la detección de *P. castanotis* por este método admite que el 15.85% de registros eran individuos solitarios y 84.15% se observó en grupos de 2-6 individuos. La densidad de *P. castanotis* parece incrementar en la zona de Altamira, posiblemente por disponer de un hábitat abierto y tener un bosque de raigones; en cambio, Cocha cashu, que presenta bosque cerrado y maduro, y Yanayacu que presenta zonas agrícolas abiertas y raigones, la densidad es similar. Por su parte, en Diamante la densidad es menor, por presentar áreas desbastadas, con escasa vegetación y purma más amplias.

**Tabla 1.** Densidad poblacional por localidad (resultados del programa Statistix For Windows y prueba de Kruskal-Wallis).

Localidad	No. De Indiv.	Long. Km.	No. Censos	Rango Med.	S.D.
Altamira	53	51.45	21	5.31	3.9414
Cocha Cashu	119	185.95	68	3.40	3.2930
Yanayacu	119	155.7	57	4.09	2.9213
Diamante	62	154.3	49	2.51	2.4658

Kruskal - Wallis: 12.3068  
Aproximación Chi - Squared : 0.0064

**Tabla 2.** Densidad poblacional con relación entre época y localidad

ÉPOCA	STATISTIX	ALTAMIRA	C. CASHU	YANAYACU	DIAMANTE
SECA					
	Observado	47	58	45	14
	Esperado	26.80	53.34	55.33	28.53
	Chi- Squared	15.23	0.41	1.93	7.40
LLUVIA					
	Observado	61	157	178	101
	Esperado	81.20	161.66	167.67	86.47
	Chi- Squared	5.03	0.13	0.64	2.44

Chi- Squared: 33.21  
Valor de P: 0.0000  $P(< 0.01)$   
G.L.: 3

## HÁBITAT

La presencia de *P. castanotis* se dan en 5 tipos de bosque: (1) *Bosque ripario*, que comprende etapas tempranas de sucesión, donde predomina *Tessaria* y *Cecropia*; son inundables en época de lluvia; (2) *bosque inundable*, con inundación parcial en época de lluvia. Poseen dosel discontinuo y predominan *Ficus sp.*, *Inga sp.*, y *Cecropia membranacea*; presentan sotobosque de *Heliconia sp.* (platanillos); (3) *bosque de ladera*, que se encuentra entre bosque inundable y bosque maduro, y se trata de terrenos formados por laderas o pendientes donde abunda *Cardulovica palmata*; (4) *bosque primario*, detectado en casos ocasionales; (5) *bosque intervenido*, el más frecuentado, con áreas taladas para la agricultura, pastizales en estado de regeneración o presentan pequeños parches de bosque secundario en sucesión. Los registros de utilización de hábitat están basados en posiciones localizadas previamente mapeadas considerando la posición dentro del bosque, e incluye los árboles de alimento, nidos, perchas y la frecuencia de ubicación.

Durante las dos mil horas de observación, *P. castanotis* representó 755 horas de datos con contacto visual y auditivo por sus vocalizaciones, en las cuales hizo uso del bosque ripario, bosque inundable, bosque de ladera y bosque intervenido. La frecuencia indica el uso de los estratos, inferior, medio y superior (bejucos, lianas). Posiblemente una técnica de telemetría y anillado hubiera arrojado datos más precisos para cada grupo familiar. *P. castanotis* posee un uso preferencial de zonas abiertas, áreas de escaso follaje o árboles raigones. La denominación de raigón es dado por Thomas *et al.* (1979b), en Gysel y Lyon (1987); estos raigones son comunes en las zonas de Altamira y Yanayacu, en zonas de uso agrícola, sectores abiertos, así como las orillas de los ríos Manu y Madre de Dios.

La mayor frecuencia en el uso de hábitat se dio en Altamira, donde la distribución de observaciones durante el día, indicaron que *P. castanotis* presenta una actividad desde las 5.30 h, en el que salen del dormidero, hasta las 10.00 h, y de 16.00 h. a 18.00 h., cuando regresan al dormidero, una actividad muy intensa. Durante las horas no mencionadas, no presentan actividad, permaneciendo ocultos bajo el follaje acicalándose o haciendo vuelos cortos, pero si los árboles de alimento se hallan cerca, vigilan el árbol y el dormidero constantemente, estando lejos o cerca. En total la actividad es de 12 horas (**Figura 3**).

En días de lluvia permanecen ocultos en el follaje del estrato medio y entran en actividad al escampar. En días de sol intenso permanecen en la sombra de ramas con bastante follaje y abren constantemente el pico para regular la temperatura corporal. La actividad en grupo es ordenada, vuelan uno tras otro en una sola dirección, y a veces acompañan vocalizaciones fuertes y prefieren posarse en árboles desnudos (parte alta), sobre todo en *Cabycophyllum spruceanum* (palo calato).

Por las mañana eligen un rumbo y por la tarde regresan por el rumbo anterior. Las frecuencias de registro en vocalizaciones estiman actividad por la mañana y tarde, siendo nulo por el mediodía. Los dormideros son seleccionados en un hábitat, con presencia de raigones o *C. spruceanum* en zonas claras y abiertas. Por las tardes, vocalizan en perchas cercanas, luego en vuelo silencioso y rápido ingresan, uno tras otro y en orden al sitio de descanso, a partir entre 17.30-18.00 h. Por su parte, los tucanes mayores (*Rampbasto*) duermen en ramas bajas con follaje a partir entre 18.00-18.30 h

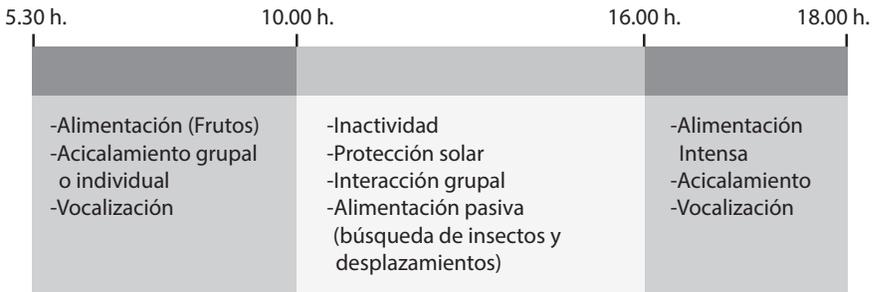
**Figura 3.****ACTIVIDAD DIARIA**

A: actividad general 12 horas/día

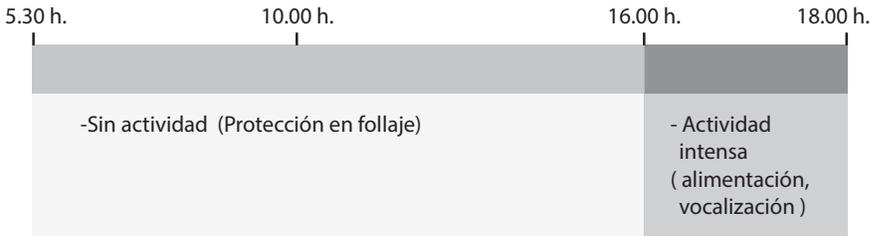
B: actividad alimentaria 12 horas de sol en dos épocas del año

**A: ACTIVIDAD GENERAL**

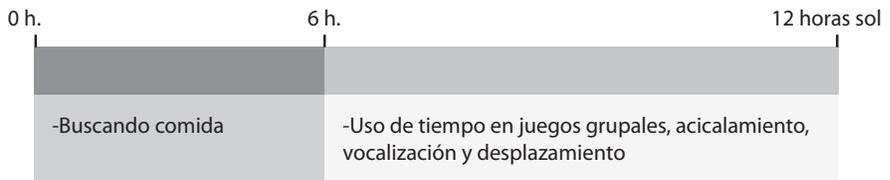
DÍA CON SOL:



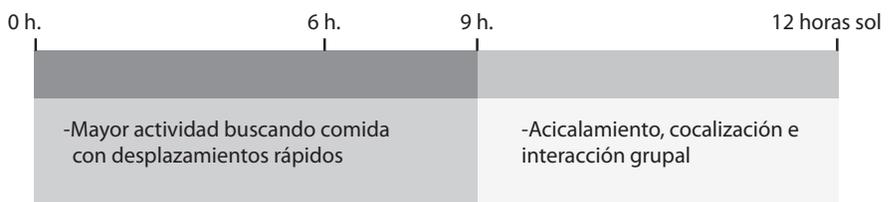
DÍA CON LLUVIA:

**B: ACTIVIDAD ALIMENTARIA EN RELACIÓN DIARIA**

ÉPOCA DE LLUVIA:



ÉPOCA DE SECAS



## ESTRATEGIA ALIMENTARIA

La evidencia de inspecciones vigiladas y observaciones directas para la estrategia alimentaria sumaron 1,090 registros alimentarios, de los cuales el 98% fueron frutos representados por 41 especies y distribuidos en 41.4% de bayas, 41.4% de frutos en drupa y 17.0% de frutos en cápsula dehiscente. El diámetro de los frutos fluctúa entre 0.5 x 1 cm a 3 x 2 cm y corresponde a árboles, epífitas y enredaderas. En el sabor al sentido del gusto humano predomina el 36 % amargo-ácido, 21% dulce-ácido, 19.5% amargo, 12% dulce, y 7.3 % de frutos insípidos. Los colores varían desde el amarillo- naranja, verde, rojo-morado, marrón y negro. Se observó consumir flores de una enredadera aún no identificada. En varias ocasiones del periodo de nidificación, se observó la captura de artrópodos e insectos, entre ellos coleópteros (larvas, adultas), Cerambycidos, Coccinelidos, Elateridos, Scarabeidos, Homópteros, Cicádidos, Lepidópteros (larvas indeterminadas), Ortópteros (adultos de Grillidos y Tettigónidos) y otros indeterminados. Así también, consumieron arácnidos (adultos no determinados), y vertebrados (reptiles del género *Anolis*). Asimismo, se detectaron individuos solitarios forrajeando en época anidamiento, luego lo hacen en grupo.

En grupo, *P. castanotis* ataca nidos de aves de los géneros *Melanerpes*, *Pitangus* y *Cacicus*, y expulsan a los adultos para devorar sus pichones y huevos. En este caso son depredadores ocasionales a menor escala. Los movimientos lentos de la cabeza hacia los lados, con una serie de rápidos y largos saltos entre las ramas, son parte del monitoreo para la búsqueda y detección de árboles en fructificación, al mismo tiempo pican el fruto con la punta del pico desde una percha o rama. Con la ayuda de la lengua ramificada pueden percibir la suavidad y sabor del mismo (observaciones personales en crías), que en caso de estar maduro es arrancado y lanzado al aire, vuelto a coger con el pico y luego consumido entero, con excepción de los frutos de *Cecropia*, los cuales son tragados en fragmentos. El acto alimentario se realiza con movimientos de cabeza hacia adelante, en forma rápida.

En caso de no estar maduro, los frutos son observados y palpados uno a uno, saltando de rama en rama hasta encontrar los seleccionados. En ciertos casos, cuando el fruto es de preferencia, *P. castanotis* permanece por cierto tiempo en el árbol, con intermedios de descanso y acicalamientos individuales o en parejas. Al tomar posesión de un árbol con pocos frutos, hacen prevalecer un dominio en cierta fracción del árbol, expulsando a aves pequeñas e incluyendo a otros tucanes menores como *Pteroglossus incriptus* y *Aulacorhynchus prasinus*. No

así a otras aves de mayor tamaño. Si el árbol fructificante es grande, se observa a diferentes especies de tucanes y otras aves alimentándose al mismo tiempo, ocasionando desalojos temporales de la fracción ocupada. Si los frutos no son de su preferencia o no están maduros, *P. castanotis* permanece solo por segundos en el árbol, comiendo de 2-3 frutos, antes de perderse en el follaje.

Según el tamaño, algunos frutos son digeridos por completo y otros solo el mesocarpo, siendo la semilla completa regurgitada o excretada. Por ejemplo, se observaron semillas regurgitadas de *Iriartea*, *Bactris*, *Socratea*, *Swartzia*, *Virola*, *Ocotea* entre otras. Esto no sucede con las semillas de *Ficus*, *Cecropia*, *Coussapoa* y *Allophylus*, que son excretadas con las heces. Este sistema complejo es importante en la dispersión de semillas. Si los frutos son diminutos, como de *Allophylus scrobiculatus*, son cogidos por la parte lateral del pico para abarcar mayor cantidad de estos, los frutos duros de arrancar o abrir son aprisionados con las patas a la rama, posteriormente con el pico toman la parte comestible como en el caso de *Virola spp.* (Myristicaceae). Los insectos son descuartizados con golpes de pico contra las ramas, luego son palpados repetidas veces antes de ingerirlos. Para beber agua alzan el pico con lentitud, de modo que el líquido resbale por la garganta. Poseen bebederos específicos en ciertas horquetas o cavidades de árboles como *Calycophyllum spruceanum* en la que se almacena agua residual de lluvia o rocío.

**Tabla 3.** Análisis morfométrico de frutos maduros naturales, que sirven de soporte alimentario a *Pteroglossus castanotis*.

FAMILIA Y ESPECIES	1	2 (*)	3	4	5	6 m.	7	8
<b>ANNONACEAE</b>								
<i>Guatteria</i> spp. (a)	Fruto	Dul.	Mora.	2.5x1	Árbol	13	Jun-Oct.	Drupa
<i>Guatteria</i> spp. (b)	Fruto	Amar	Mora.	1.5x1	Árbol	10	Jul-Dic.	Drupa
<b>LAURACEAE</b>								
<i>Ocotea cernua</i>	Fruto	Amar-Ac	Negro	1.5x1	Árbol	20	Set-Dic	Drupa
<i>Ocotea leptobotra</i>	Fruto	Amar-Ac	Negro	1.5x1	Árbol	18	Set-Dic	Drupa
<i>Ocotea oblonga</i>	Fruto	Amar-Ac	Negro	2x1	Árbol	15	Ago-Ene	Drupa
<i>Ocotea tessmannii</i>	Fruto	Amar-Ac	Verde	2x1	Árbol	15	Set-Dic	Drupa
<b>LEGUMINOSAE</b>								
<i>Swartzia arborescens</i>	Fruto	Amar	Rojo	2.5x2	Árbol	20	Oct.	Cáps.
<b>MELIACEAE</b>								
<i>Guarea macrophylla</i>	Fruto	Amar	Marrón	2x2	Árbol	15	Dic.	Cáps.
<i>Trichilia elegans</i>	Fruto	Amar	Rojo	1.5x1	Árbol	13	Set-Dic	Cáps.
<i>Trichilia poeppigii</i>	Fruto	Amar	Bl-Rojo	3x2	Árbol	14	Set-Feb	Cáps.
<b>MORACEAE</b>								
<i>Brosimum alicastrum</i>	Fruto	Duce-Ac	Am-Nar	2x2	Árbol	20	Nov-Mar	Drupa
<i>Brosimum lactescens</i>	Fruto	Duce-Ac	Anaran	2x2	Árbol	25	Mar-Dic	Drupa
<i>Cecropia angustifolia</i>	Fruto	Dul-Ac	Marrón	-----	Árbol	18	Jun-May	Baya
<i>Cecropia sciadophylla</i>	Fruto	Dul-Ac	Marrón	-----	Árbol	25	Jun-May	Baya
<i>Cecropia</i> spp.	Fruto	Dul-Ac	Marrón	-----	Árbol	20	Jun-May	Baya
<i>Clarisia racemosa</i>	Fruto	Dul-Am	Rojo	2x1.5	Árbol	30	Set-Dic	Drupa
<i>Coussapoa</i> spp.	Fruto	Amar	Am-Marr	-----	Árbol	30	Dic	Baya
<i>Ficus casapiensis</i>	Fruto	Am-Ac	Roj-Mor	1.5x1	Epífi	20	Mar-Oct	Baya
<i>Ficus erythrosticta</i>	Fruto	Am-Ac	Am-Roj	1x1	Epífi	15	Todo-año	Baya
<i>Ficus killipii</i>	Fruto	Am-Ac	Rojo	1x1	Árbol	30	Ago-Mar	Baya
<i>Ficus mathewsii</i>	Fruto	Am-Ac	Am-Nar	0.5x1	Árbol	30	Jul-Set	Baya
<i>Ficus paraensis</i>	Fruto	Am-Ac	Am-Mor	2x2	Epífi	10	Jul-Nov	Baya
<i>Ficus perforata</i>	Fruto	Am-Ac	Rojo	0.5	Árbol	35	Abr-Oct	Baya

FAMILIA Y ESPECIES	1	2 (*)	3	4	5	6 m.	7	8
<i>Ficus pertusa</i>	Fruto	Am-Ac	Am-Roj	1,5	Epífi	35	Jul-Dic	Baya
<i>Ficus trigona</i>	Fruto	Am-Ac	Rojo	1,5	Árbol	10	Ago-May	Baya
<i>Ficus pseudokillipii</i>	Fruto	Am-Ac	Verde	0,5	Árbol	20	Mayo	Baya
<i>Ficus spp.</i>	Fruto	Am-Ac	Am-Roj	2,0	Árbol	23	Oct-Nov	Baya
<i>Pseudolmedia laevis</i>	Fruto	Dulce	Rojo	2x2	Árbol	15	Jul-Mar	Drupa
<i>Sorocea pileata</i>	Fruto	Dulce	Mora	1,5x1	Árbol	17	Nov-Mar	Drupa
<b>MYRISTICACEAE</b>								
<i>Virola calophylla</i>	Fruto	Dul-Ac	Rojo	1,5x1	Árbol	20	Nov-Mar	Cáps.
<i>Virola spp.</i>	Fruto	Dul-Ac	Rojo	1x1	Árbol	15	Oct-Mar	Cáps.
<b>PALMAE</b>								
<i>Bactris spp.</i>	Mesoc.	Sin	Marr.	2,5x2	Árbol	18	Abril	Drupa
<i>Iriarteia ventricosa</i>	Mesoc.	Sin	Marr.	1,5x1	Árbol	15	Abr-Ago	Drupa
<i>Socratea sp.</i>	Mesoc.	Sin	Marr.	1,5x1	Árbol	11	Todo-año	Drupa
<b>RUBIACEAE</b>								
<i>Hamelia axillaris</i>	Fruto	Dul-Ac.	Rojo	1x1	Árbol	15	Jul-Dic	Baya
<i>Randia spp.</i>	Fruto	Dul-Ac.	Anar	2,5	Árbol	18	Abril	Baya
<b>SAPINDACEAE</b>								
<i>Allophylus scrobiculatus</i>	Fruto	Amar.	Amar.	0,5	Árbol	18	Jul-Oct	Drupa
<i>Paullinia spp.</i>	Fruto	Amar.	Rojo	2,0	Enred.	15	Mayo	Cáps.
<b>VERBENACEAE</b>								
<i>Citharexylum poeppigii</i>	Fruto	Amar.	Rojo	1x1	Árbol	7	Jul-Nov	Baya
<b>VITACEAE</b>								
<i>Cissus microcarpa</i>	Fruto	Dul-Ac	Mora.	1,5x1	Enred.	----	Ago-Set	Drupa
<i>Cissus spp.</i>	Fruto	Dul-Ac	Roj-Mor	0,5	Enred.	-----	Set.	Drupa

1: Parte consumida, 2(\*): Sabor (gusto humano), 3: Color, 4: Diámetro cm., 5: Tipo de vegetal, 6: Altura, 7: Período de fructificación, 8: Tipo de fruto  
Fuente: B. Baca (Datos de campo 1987-1999)

(\*): Sabor referenciado al gusto humano

**Tabla 4.** 41 especies de frutos en 22 géneros, como recurso alimentario para *P. castanotis*. Estos frutos representan el 98% de los 1090 registros alimentarios en toda la fase del estudio.

Géneros	Especies	%
<i>Ficus</i>	10	24.3
<i>Ocotea</i>	4	9.7
<i>Cecropia</i>	3	7.3
<i>Brosimum</i>	2	4.8
<i>Virola</i>	2	4.8
<i>Guatteria</i>	2	4.8
<i>Trichilia</i>	2	4.8
<i>Cissus</i>	2	4.8
<i>Pseudolmedia</i>	1	2.4
<i>Allophylus</i>	1	2.4
<i>Bactris</i>	1	2.4
<i>Iriarte</i>	1	2.4
<i>Socratea</i>	1	2.4
<i>Citharexylum</i>	1	2.4
<i>Guarea</i>	1	2.4
<i>Cousopoa</i>	1	2.4
<i>Sorocea</i>	1	2.4
<i>Clarisia</i>	1	2.4
<i>Swartzia</i>	1	2.4
<i>Randia</i>	1	2.4
<i>Hamelia</i>	1	2.4
<i>Paullinia</i>	1	2.4

Las especies de *Ficus* (24.3%), *Ocotea* (9.7%), *Cecropia* (7.3%), representan frutos de mayor consumo en la dieta de *P. castanotis*. Se tiene en cuenta que las demás especies son de importancia en la dieta del tucán, pero en esta ocasión los resultados son menores por diversas causas, como selección de áreas de muestreo y estacionalidad.

## ESTRATEGIA ETOLÓGICA

### Nivel de comportamiento por competencia

#### Comportamiento intraespecífico

En relación con la competencia por el espacio, *P. castanotis* adopta una actitud amenazante, con gritos fuertes y persistentes, y emplea vuelos rápidos de ataque contra el individuo contrincante de su propia especie. Asimismo, propicia en el otro individuo una reacción rápida, como la huida hacia otro sector de la rama o hacia un árbol distante. En otro momento, el agresor es perseguido por el mismo individuo (cambio de rol), y en un instante dado, la interacción es todos contra todos.

Es suficiente una distancia prudencial entre el agresor y el intruso, para que la huida se pronuncie, el agresor ocupa la percha desplazando al intruso, y el perseguido busca protección en otra rama o árbol. La distancia promedio de huida es 5-30 metros, considerable como para sentirse seguro. En varias ocasiones se observó parejas en las que un individuo entregaba frutos e insectos a otro individuo; este último mantenía el alimento por unos segundos o minutos en el pico y luego los ingería. Este acto fue seguido por el acicalamiento de plumas mutuo. Este detalle podría considerarse como comportamiento de cortejo.

El acicalamiento típico en *P. castanotis*, es individual (auto-acicalamiento) o en pareja (alo-acicalamiento), y ocasionalmente se observó en grupo. Los auto-acicalamientos son mas frecuentes y los alo-acicalamientos son menos frecuentes, realizados por parejas ( macho-hembra o padres-hijos ). El acto consiste en picoteo de plumas con signos de dirección al ordenamiento alineado. Los sectores más acicalados son alas (externas e internas), cola, dorso, vientre y muslos, la cabeza, auriculares y garganta son frotadas con las uñas del pie cuando es individual. Como parte de este comportamiento es la sacudida fuerte del cuerpo, alas, mostrando las plumas erizadas, movimientos de cola hacia los laterales y retraída sobre el dorso o en abanico.

Simultáneamente, estiran alas y patas hacia atrás, luego alas hacia arriba y laterales, y puede o no abrir el pico como signo de bostezo. Por último, la postura de dormir es característica: doblan el cuello para colocar el pico sobre el dorso, con la cola retraída sobre el propio dorso y en cuclillas.

### Comportamiento interespecífico

Los individuos de ambos sexos adoptan indiferencias temporales frente a otras aves competidoras de mayor tamaño, ya sea por posesión de un árbol alimentario, dormitorios como refugio o agujeros para nido. Entre ellos están *Aburria pipile*, *Penelope jacquacu*, *Columba cayanensis*, *Amazona farinosa*, *Amazona ochrocephala*, *Cacicus cela* y *Psarocolinus* sp. Generalmente estas aves no representan peligro para los tucanes, por lo tanto, si son de mayor tamaño corporal que *P. castanotis*, no reaccionan de forma competente, compartiendo así el mismo árbol en fructificación.

Sucede lo contrario con aves más pequeñas que *P. castanotis*, con las que adopta un comportamiento de defensa territorial. Por ejemplo, frente a aves de los géneros *Pitangus*, *Tangara*, *Cacicus*, *Brotogeris* y *Tityra*, a las cuales persigue de rama en rama en las que se alimenta, llegando a veces a expulsarlas del árbol. Todos los individuos del grupo social intervienen en la defensa del territorio alimentario, nido o ámbito doméstico. Por lo tanto, estas interacciones son más pronunciadas en época de anidamiento. Asimismo se determinó a una especie de *Didelphydo* como predador de nidos.

Otro comportamiento detectado es el de alarma. Frente al hombre, en el que realiza movimientos corporales de rechazo, gritos fuertes, movimientos de cabeza y cola de arriba hacia abajo. *P. castanotis* vocaliza en diferentes fases de su comportamiento. Por ejemplo, en los siguientes casos: (a) *llamada de alarma*, un grito metálico agudo alto y desesperante, frente a cualquier peligro, huida rápida. (b) *llamada de arrullo*, en casos de acicalamiento, un tono suave. (c) *llamada de prevención y aviso*, para casos de ingreso al nido, un tono suave similar al gorgojeo o una matraca. (d) *llamada de posición o ubicación*, esta llamada o grito puede hacerlo en vuelo o en percha, y es seguido por movimientos corporales. Para dormir modifica el tamaño corporal, colocando el pico sobre el dorso y la cola retraída hacia el dorso.

### Organización social

La ecología de forrajeo es el mejor elemento para predecir el tamaño de los grupos fuera de la temporada de reproducción (Greenberg & Gradwohl, 1985). En *P. castanotis*, la organización es un grupo familiar de 2-6 individuos, conformado por los padres (macho y hembra) y juveniles de la nidada anterior. Todos se desplazan como grupo familiar o grupo social e intervienen en la búsqueda de alimento, dormitorio y son responsables del éxito reproductivo; esto incluye el traslado de alimento al nido con defensa del territorio.

Se observaron individuos solitarios desplazándose en el bosque (más registros en período reproductivo). Ocasionalmente se encontró grupos de 14-16 individuos, probablemente sea la unión momentánea de 2 a 3 grupos mixtos diferentes. En próximos estudios podríamos determinar si son migraciones locales periódicos, como fruto del seguimiento a la abundancia de alimento durante el año.

### Estrategia reproductiva

Entre marzo de 1987 y diciembre de 1991, y entre octubre de 1997 y abril de 1998, se registraron datos de la estrategia reproductiva de ocho especies de tucanes, detallados en 25 nidos, de los cuales 16 pertenecen a *P. castanotis*. Estos prefieren hacer nidos en las ramas más altas de árboles muertos y desnudos (raigones), de entre 15 a 30 metros de altura, asociadas a áreas claros naturales o bosque claro de *Ochroma pyramidalis* asociado con *Ficus insipida*. La estrategia reproductiva considera la ubicación de los agujeros naturales de forma oval o circular, o agujeros abandonados construidos por Psitácidos (loros y guacamayos), Picidae (pájaros carpintero) entre otros. Los agujeros son seleccionados por miembros del grupo, quienes exploran repetidas veces por días y semanas.

En muchos casos se observó una estrategia competitiva con Psitácidos, cuyas agresiones adquieren la tonalidad de desalojo, por que en anteriores ocasiones estos agujeros estuvieron empleados para dormitorios. Por ejemplo, *P. castanotis* desalojó 20 veces a *Ara severa* (Psitácido) de un agujero en el sector de Altamira, y al término de la nidada de *P. castanotis* fue ocupada nuevamente por *Ara severa*, quien lo utilizó para su nidificación. Del mismo modo, *Aratinga weddellii* (Psitácido), ocupó el agujero después de la nidada de *Pteroglossus inscriptus* (tucán). *Ara macao* (Psitácido) ocupó el agujero después de la nidada de *Ramphastos cuvieri* (tucán) y *Pteroglossus beaubarnaesii* (tucán) desalojó a *Pionites leucogaster* (Psitácido) de su dormitorio. La mayoría de nidos estuvieron libres de vegetación, algunos presentan follajes en la base de la compuerta del árbol nido (sector de Altamira).

La preferencia de árboles para nidos son raigones (árboles que varían entre completa y parcialmente muertos todavía en pie), como *Calycophyllum spp.* (Rubiaceae), *Ochroma pyramidalis* (Bombacaceae), *Spondias spp.* (Anacardiaceae), *Erythrina spp.* (Leguminosae), *Iriarteia spp.* (Palmae) y otros aún no determinados (**Tabla 1**). Para mayor referencia consideramos algunos datos promedio de 16 nidos de *P. castanotis* de 1987 a 1991 (tiempo de estudio del Proyecto Bioecología de Ramphastidos en Manu). Dos de ellos estaban localizados en cocha cashu, y cuatro nidos en el sector de Altamira de la Zona Reservada de Manu (bosque de árboles muertos). Un nido se encontró en cocha Otorongo, y otro a orillas del río Manu, a 20 minutos del Puesto de vigilancia Pakitza.

En el sector del río Alto Madre de Dios, hubo dos nidos en terrenos de cultivo de la Comunidad Nativa Diamante (Piro), otro en Yanayacu, uno nido en Shintuya, uno a 30 minutos de Boca Manu, río abajo, y por último, un nido en terrenos de cultivo del caserío nativo Martín (río Alto Madre de Dios). Para el período de octubre 1997-abril 1998 se encontraron dos nidos (uno nido en el sector de Altamira, río Manu, y uno a 30 minutos de Itahuanía, río Alto Madre de Dios). Las características promedio se observan en la **Tabla 5**.

**Tabla 5.** Característica promedio de nidos naturales de *P. castanotis* en dos períodos de estudio.

NIDOS LOCALIDAD	ALTURA	DIAMETRO INGRESO	DIAMETRO BASE	PROFUNDIDAD	ARBOL TIPO
PERIODO : 1987-1991					
02 Cocha cashu	20 m.	0.14 m.	0.18 m.	0.50 m.	(A), (A)
04 Altamira	18 m	0.10 m.	0.13 m.	0.80 m.	(A), (B),(E), (F)
01 Otorongo	35 m.	0.13 m.	0.09 m.	0.60 m.	(D)
01 Pakitza	25 m.	0.17 m.	0.05 m.	1.05 m.	(A)
02 Yanayacu	15 m.	0.10 m.	0.15 m.	0.90 m.	(F), (C)
02 Diamante	18 m.	0.19 m.	0.11 m.	0.80 m.	(E), (F)
01 Shintuya	28 m.	0.25 m.	0.09 m.	0.65 m.	(F)
01 Caserío	25 m.	0.10x0.28	0.15 m.	0.94 m.	(F)
PERIODO : Octubre 1997- Abril 1998					
01 Altamira	35 m.	0.22 m.	0.19 m.	1.00 m.	(A)
01 Itahuanía	17 m.	0.11 m.	0.24 m.	0.78 m.	(F)

PROMEDIO: 23.6 / 0.169 / 0.138 / 0.802

(A): *Calycophyllum* spp. (B): *Spondias* spp.

(C): *Ochroma pyramidalis* (D): *Iriarteia* spp.

(E): *Erythrina* spp. (F): Raigón no determinado

El ciclo reproductivo de *P. castanotis* en áreas naturales, ha comprendido entre octubre a marzo y la postura es de 2-4 huevos blancos ovalados, cuya dimensión promedio es de 2.8 x 3.5 cm. El período de incubación es de 16 días en promedio, logrando la apertura del cascarón de huevo en 6-7 horas; los pichones son de 20-25 gr al salir del huevo, tienen piel desnuda color rosado, ojos cerrados, presentan callosidad oval amarillo claro en la unión del tarso-metatarso de 0.9 x 1.0 cm, que sirve de apoyo para sentarse, cuello largo y abdomen abultado, el crecimiento de pichón a volantones dura 42-45 días.

Abren los ojos a los 23 días y están emplumados a los 35 días; aprenden a comer sin sus padres entre 5-15 días.

Los adultos llegan hasta los 265 gr de peso y no presentan dimorfismo sexual notorio. En otras especies de tucanes corresponde de 15-17 días de incubación (Skutch 1971). La responsabilidad alimentaria y el cuidado corresponde al grupo familiar de *Pteroglossus castanotis*; este tiempo de alimentar comprende de 42-45 días. En el periodo final los padres alimentan con frecuencia y luego dejan de alimentar al pichón para obligar a abandonar el nido.

## CONCLUSIONES

1.- El tamaño del pico, los marcados y resaltantes colores de *P. castanotis* como el color oscuro (negro) del dorso y el amarillos rojo por el vientre, juegan tres requerimientos básicos para la vida de esta especie; primero para pasar inadvertido ante sus depredadores *Ictinia plumbea* y *Buteos sp.* Segundo, para hacerse visible ante sus competidores territoriales y alimentarios. Tercero, la franja roja y el amarillo son marcas vivas en varios individuos, hacia el ataque a nidos de otras aves, especialmente a colonias de *Cacicus cela* (paucars), porque estos colores asociados con vocalizaciones son de gran efectividad para ahuyentar, es decir, suponemos que muchas aves distinguen primero el efecto de las marcas y colores antes de la silueta del tucán.

2.- La necesidad de conformar un grupo de 4-6 individuos y el instinto cooperativo, tiene tres ventajas; primera, para encontrar alimento en forma rápida, debido a sus hábitos alimentarios y fisiológicos. Estas aves no poseen buche y regurgitan las semillas, por lo tanto, necesitan consumir de energía en forma continua, y los alimentos deben ser ricos en carbohidratos y lípidos. Las proteínas son obtenidas de artrópodos y otros animales como lagartijas, huevos y pichones de otras aves. Segundo, cumpliendo un adagio, que la unión hace la fuerza, estos podrán atacar nidos en grupo, no así en forma solitaria, al mismo tiempo podrán defender su territorio en época de anidamiento. Tercero, el cooperativismo distribuye el esfuerzo con los demás individuos, para minimizar el gasto de energía, tiempo y trabajo para el éxito y supervivencia de esta especie.

3.- Los artrópodos (arañas, insectos), así como el consumo de huevos, pichones y lagartijas, juegan un rol importante para el logro de un equilibrado nivel dietético de ingesta y cumple además el rol de un recurso alternativo en la escasez de frutos de mayo a agosto y en la época de anidamiento.

4.- Los cambios estacionales en Madre de Dios, aparte de originar la abundancia y escasez de frutos, también capacitan a los tucanes a no ser solo frugívoros específicos sino generalistas de amplio espectro alimentario. En igual forma, se considera a esta una especie clave, pues es un dispersor que ingiere el mesocarpo de los frutos y regurgita las semillas, que de esta forma quedan en condiciones viables, enteras y no dañadas (según las muestras tomadas en nidos naturales cuyas semillas germinaron). A esta tipo lo denominamos “dispersión por acarreo a distancia”, con asociación ecológicas de tipo mutualista.

5.- La sincronización estacional de los pichones es importante, porque coincide su meta reproductiva con los meses de setiembre a mayo, en los que el día tiene mayor duración y proporciona a los padres mayor tiempo disponible para buscar alimento. De esta manera, la selección del nido, el cuidado de pichones, disponibilidad y búsqueda de alimento vegetal, fuente de proteína animal alternativo, defensa contra los enemigos, coloración protectora, comportamiento cooperativo y territorialidad se relacionan estrechamente con la época y éxito reproductivo de *P. castanotis*.

6.- El nivel de comportamiento por competencia intraespecífica (conducta de agresión), y la reacción de agresividad con vocalizaciones fuertes es un impulso de ataque-huida-permanencia, uno cerca del otro. Lógicamente el griterío entre los mismo miembros es una lucha literal, por lo que no se observó un contacto directo entre rivales. Las interacciones agresivas, persecución, invasión, riña y depredación, son actitudes que serán de importancia para conocer la territorialidad parcial temporal o perenne en diferentes hábitats en los que viven, ya sea en áreas no intervenidas e intervenidas.

*P. castanotis* utilizó una cavidad como dormitorio para 4-5 individuos, pero en caso de incubación solo uno de ellos duerme en la cavidad, y los demás miembros buscan otra cavidad para dormir. Lo discutible para el éxito reproductivo de esta especie es su adaptación a participar en forma grupal en la alimentación de la nueva prole, a lo que llamamos instinto comunal o cooperativo. Este instinto de cooperación no funciona con los Ramphastos, porque solo el padre y la madre desempeñan el papel de responsables en el éxito de la nidificación.

7.- Los resultados de encuesta a comuneros y nativos en el presente estudio no representan el 100% de datos verdaderos, por cuanto presenta el sesgo del tiempo como medida de incremento entre la caza del individuos y las preguntas del caso. Este incremento de información no es reportado por olvido o distorsionado por el interés o conveniencia del cazador. Un total de 86 personas admitieron

haber participado en cacería y matado ejemplares de Ramphastidos. La cacería de Ramphastidos en el área de estudio representa un medio de subsistencia, a diferencia de otras aves como Psitácidos, Crácidos, mamíferos grandes que son cazados y vendidos por la comunidad a comerciantes como fuente de ingreso económico. Además, por la biomasa relativamente pequeña de *P. castanotis*, resulta difícil obtener beneficios económicos como presa de carne, esto no implica que sean de menor importancia en la socio-economía de la población local.

8.- Es necesario determinar las condiciones futuras de los hábitats en Madre de Dios, a partir de un análisis del uso actual y proyectado de las tierras con estimaciones, sobre tipos de cobertura vegetal, para las especies de Ramphastidos, Psitácidos y otras aves cuya relación interespecífica es cerrada.

9.- Como alternativa de conservación es necesario la concientización mediante campañas coordinadas con autoridades de la DGFF, IIAP, Policial forestal, Municipalidad y ciudadanía en general. Refuerza a esta conclusión la implementación de programas sobre manejo de fauna y flora silvestre con participación de comunidades rurales en diferentes cuencas, intensificando la agroforestería, el manejo que involucre la comunidad local, ONG e investigadores.

10.- Faltan datos de nidos en el que el éxito reproductivo se pueda medir por la disposición de dos cámaras, en el interior del nido, por cuanto los nidos encontrados presentan una cámara inferior en la base del nido para incubar los huevos y otra cámara superior en la que permanece el pichón por seguridad, de lo contrario él o los pichones podrían morir por la humedad del excremento y por numerosos insectos Dípteros, Curculiónidos (Coleóptera) adultos y en estado larval, quienes participan en la descomposición de las excretas y semillas no digeridas. A pesar que estas especies tienen la particularidad de hacer limpieza, llevando un porcentaje de las excretas en el pico a ciertas distancia considerables.

## LITERATURA

Altuve, J. 1992. Eficacia de dos métodos de cosecha de huevos en nidos artificiales de Piches *Dendrocynna autumnalis*, en tres hábitat del refugio de vida silvestre Palo Verde. Costa Rica. Tesis de Postgrado Heredia. Costa Rica.

Baca, R.B. 2005. Estrategia alimentaria de *Pteroglossus castanotis*, Ramphastidae. Rev. Científica 38. Biodiversidad Amazónica. Año 1 Volumen 1.

Brack, A. 1987. Gran Geografía del Perú : Naturaleza y Hombre. Vol. III Manfer. Juan Mejía Baca.

Briceño, I. 1997. Alternativas para la Administración de la Fauna Silvestre Amazónica . Manejo de Fauna silvestre en la Amazonía. Edit. T, Fang Et. al. UNAR,UF,UNDP/GEF, IE.

Brooks, D.M. 1997. ¿ Son la competencia el tamaño y la superposición de dietas pronosticadores de la composición de Ramphastidae ?. Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonia. De Fang *et al.* UNAP, UF, UNDP/GEF,IE.

Filion, F.L. 1987. Encuestas humanas en la gestión de la vida silvestre. Manual de Gestión de Vida Silvestre. Ed. por Rodríguez .WWF, US Fish WS, The WS, DUCKS Unilimited N.WFS. p.463-478

Haffer, J. 1974. Avian Speciation in Tropical South America. Nuttall Ornithological Club No. 14 Cambridge Massachusetts.

Haffer, J. 1985. Avian Zoogeography of the Neotropical, Lowlands. In Neotropical ornithology. Ornithological Monographs No. 36 Eds. P.A. Buckley, MS.Foster, E.S.Morton, R.S.Ridgely, F.G.Buckley.

Hayes, F.E. 1995. Status, Distribution and Biogeography of the Birds of Paraguay. American Birding Association. Monographs in Field Ornithology No.1

Hilty S. L. and L.W. Brown 1986. Birds of Colombia.

Jennings, J. 1993. Breeding Toucans in captivity. AFA Annual Conference Proceedings-USA. p. 48-58.

Mason, P. 1985. The Nesting Biology of Some Passerines of Buenos Aires Argentina. In Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs No. 36 Eds. P.A. Buckley, MS. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely, F.G. Buckley.

Meyer de Schauensee, 1970. The species of Birds of South America and their Distribution. Academy of Natural Sciences. Livingston Publishing, Company Narberth, Pennsylvania.

Moermond, T.C. & J.S. Denslow 1985. Neotropical Avian Frugivores: Patterns of Behavior Morphology and Nutrition With Consequences for Fruit Selection. In Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs No. 36 Eds. P.A. Buckley, MS. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely, F.G. Buckley.

Morales, S.J. 1988. Primeros hallazgos de *Pteroglossus aracari* (Linneus 1758). Aves: Ramphastidae en Colombia. Trianea A.C.T. INDERENA 2 -501-504.

Murray, B.G.Jr 1985. Evolution of Clutch Size in Tropical Species of Birds. In Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs No. 36 Eds P.A. Buckley *et al.*

Olog, C. Chr. 1968. Las aves sudamericanas. Una guía de campo. Tomo I Univ. Nac. de Tucumán. Fund.Inst. Miguel Lillo.

- ONER. 1976. Mapa Ecológico del Perú. Guía explicativa. Minist. Agricultura. Recursos Naturales.
- Parker, T.A; S.A. Parker, & M.A.Plenge. 1982. An Annotated Checklist of Peruvian Bird. Buteo Books, Vermillion Soth Dakota.
- Phelps, W. Jr. Y De Shauensee. 1994. Guía de las aves de Venezuela. Edith. Ex. Libris. Caracas Venezuela.
- Skutch, A. F. 1958. Roosting and Nesting of Aracari Toucans. The Condor No. 4 Vol. 60. 201-219.
- Skutch, A. F. 1971. Life History of the Keel- Billed Toucan. Auk, Vol. 88 April. 381-397.
- Skutch, A.F. 1983. Rainbow- Billed Toucan. Bird of Tropical America. Dibujos por Dana Gardner. University Texas.
- Skutch, A.F. 1985. Clutch Size Nesting Success, and Predation on Nest of Neotropical Birds, Reviewed Neotropical Ornithology. In Neotropical Ornithology. Ornithological Monographs No. 36 Eds P.A. Buckley *et al.*
- Terborgh, J. & J. Fitzpatrick 1985. Lista preliminar de las aves y grandes mamíferos encontrados en los alrededores de la Estación Biológica de Cocha Cashu, Parque Nacional de Manu. Reporte Manu.
- Terborgh, J. 1985. Frugívoros en la comunidad de vertebrados en Cocha Cashu. Informe Reporte Manu.
- Valarezo, S.D. 1984. Aves del Ecuador : Sus nombres vulgares. Tomo II. No.1 Museo Ecuatoriano De Ciencias Naturales. Monografía. Quito.
- Wasilewsky, M. 1998. Uma visita ao Cridouro Guaratuba. Actualidades ornitológicas No. 82 Mar/Abr. Trill.



An aerial, black and white photograph of a coastal landscape. The image shows a series of sand dunes and ridges that curve across the frame. The foreground is dominated by these dunes, which have a textured, rippled appearance. In the background, the ocean meets the shore, with gentle waves visible. The overall scene is serene and captures the natural beauty of a beach environment.

**3**

# **EL AMBIENTE ACUÁTICO**

# Asistencia para una matriarca en decadencia en las nutrias gigantes (*Pteronura brasiliensis*)

Lisa C. Davenport  
Traducción de Marcos Maguina

## RESUMEN

Los científicos están revelando cada vez más la posesión de ciertos atributos en lo que respecta a las capacidades intelectuales, emocionales y morales de los animales y humanos. El proveer asistencia a los miembros mayores (o ancianos) y enfermos es un trato humano raramente documentado para animales silvestres, mas allá de narraciones anecdóticas. Aquí reporto observaciones de múltiples formas de asistencia para la matriarca en decadencia de un grupo habituado de nutrias gigantes (*Pteronura brasiliensis*) en el Parque Nacional del Manu, Perú. El grupo de nutrias había sido observado anualmente por varios años y todos sus miembros podían ser reconocidos de manera individual. En 2007, la hembra reproductiva del grupo empezó a disminuir su reproducción y aparentaba estar en un deterioro físico. Ella rogaba (o mendigaba) a los otros miembros de la familia 43 veces, durante más de 41 horas de contacto y recibiendo alimento 11 veces. Las comparaciones obtenidas del periodo 2004-2006 demuestran que el comportamiento de la familia en 2007 sufrió un cambio en su rol, en el cual la mayoría de la asistencia y de las presas procede de los jóvenes hacia los mayores, en vez de los mayores a los jóvenes. Como en las sociedades humanas, ambas hipótesis, tanto la no-adaptativa como la adaptativa, podrían explicar la ayuda o asistencia de los miembros de la

familia hacia sus matriarcas en decadencia. Sugiero que las familias de nutrias gigantes pueden beneficiarse a partir del conocimiento y la experiencia de una matriarca de edad avanzada y de un “ayudante de abuelos” (“grandparent helper”), lo cual es consistente con la “Hipótesis de la Abuela” (“Grandmother Hypothesis”) de la menopausia adaptativa.

## ABSTRACT

Scientists are increasingly revealing the commonalities between the intellectual, emotional and moral capacities of animals and humans. Providing assistance to elderly and ailing family members is a human trait rarely documented for wild animals, other than anecdotal accounts. Here I report observations of multiple forms of assistance to the declining matriarch of a habituated group of giant otters (*Pteronura brasiliensis*) in Manu National Park, Peru. The otter group had been observed annually for several years and all members were known individually. In 2007, the breeding female of the group failed to reproduce and appeared to be in physical decline. She begged from other family members 43 times over 41 contact hours and received food 11 times. Comparisons with 2004–2006 demonstrate that the family’s behavior in 2007 constitutes a role-reversal, in which the majority of assistance and prey transfers accrued from young-to-old rather than from old-to-young. As in human societies, both non-adaptive and adaptive hypotheses could explain the family members’ aid to their declining matriarch. I suggest that giant otter families may benefit from the knowledge and experience of an elderly matriarch and “grandparent helper,” consistent with the “Grandmother Hypothesis” of adaptive menopause in women.

## INTRODUCCIÓN

Excepcionalismo humano. La creencia de que los humanos son únicos en el mundo en el que vivimos, particularmente en lo que respecta a sus capacidades de comportamiento, emocionales y morales - aun presenta muchos adeptos (de Waal, 2007) a pesar del hecho de que un número de comportamientos una vez considerados únicos para los humanos han sido encontrados en otros animales. Por ejemplo, el uso de herramientas que alguna vez se pensó se trataba de la “quintaesencia” humana, es ahora conocida en algunas aves (Weir *et al.*, 2002) y primates, (Struhsaker & Leland, 1977) y la transmisión de prácticas culturales ha sido reportada en sociedades de cetáceos (Rendell & Whitehead, 2001) y

primates (van Schaik *et al.*, 2003; Whiten *et al.*, 1999). Los monos capuchinos (Brosnan S.F. & de Waal F.B.M., 2003) y los perros (Range *et al.*, 2009) rehúsan participar en esquemas de recompensa que proveen pago desigual por igual esfuerzo, lo que sugiere un reconocimiento y rechazo de la inequidad (pero ver: Wynne, 2004). Finalmente, se piensa que la menopausia –específica de la edad y el cese de la reproducción en las mujeres (Pavelka & Fedigan L.M., 1991)– también se presenta en los cetáceos matrilineales, como en las “ballenas piloto de aleta corta” (*Globicephala macrorhynchus*), las ballenas asesinas (*Orcinus orca*) y probablemente en los “cachalotes” (*Physeter macrocephalus*) (McAuliffe & Whitehead, 2005; Marsh & Katsuya, 1986).

Un comportamiento humano que es raramente documentado en animales es la asistencia a largo plazo a los miembros de mayor edad o ancianos de la familia. Reportes anecdóticos describen eventos en los cuales los miembros enfermos o lesionados de la familia recibieron asistencia a corto plazo, particularmente en especies cooperativas tales como los elefantes africanos (*Loxodonta africana*) (Douglas-Hamilton *et al.*, 2006; Hart *et al.*, 2008), perros salvajes africanos (*Lycaon pictus*) (Malcom, 1980), gorilas de montaña (*Gorilla gorilla berengei*) (Fossey, 1983) y bonobos (*Pan paniscus*) (de Waal F.B.M., 1997). No obstante, a mi entender, no hay otro estudio que haya reportado detalles sobre la asistencia progresiva para ayudar a un miembro mayor en decadencia en una familia de animales silvestres, en este caso se incluye el compartir de la presa por un periodo de tiempo extendido.

## ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva de Biósfera del Manu (MBR), Perú, protege la línea entera divisoria del aguas del río Manu, y mantiene las mejores poblaciones en el Perú de animales tan raros como las nutrias gigantes (*Pteronura brasiliensis*), el caimán negro (*Melanosuchus niger*) y el ganso del Orinoco (*Neochen jubata*) (Davenport, 2008; Davenport *et al.*, 2012). La región baja de la reserva es dominada por bosque húmedo tropical, con precipitaciones anuales de ~200 cm y elevación ~325m. (Gentry & Terborgh, 1990; Terborgh, 1983). La avulsión periódica del canal crea numerosas cochas aisladas a lo largo del curso principal del río Manu (Kalliola & Puhakka, 1993; Goulding *et al.*, 2003). Como los nutrientes se depositan al fondo de estas cochas, producen hábitats altamente productivos, que conforman los territorios preferidos por las nutrias gigantes (Schenck, 1999). Cocha Salvador es la más grande de la MBR, aproximadamente 6.6 km de largo y 175 metros de ancho, y constituye el total del territorio de la familia de nutrias de Salvador.

## LA NUTRIA GIGANTE

La nutria gigante es la única de las 13 especies existentes de nutrias que se cría o educa de manera cooperativa (Duplaix, 1980). La pareja reproductiva permanece junta alrededor del año y se cree son monógamos (Duplaix, 1980). Las crías permanecen con la familia en la cual han nacido por 1.5 a 4 años (Duplaix, 1980; Davenport, 2008; Schenck, 1990; Staib, 2001). La madurez reproductiva ocurre alrededor de los 2.5-3 años (Sykes Gatz, 2005) y el tamaño de una familia grande (típicamente 4-10 individuos), produce complejas interacciones sociales a nivel intrafamiliar (Duplaix, 1980; Davenport, 2008; Staib, 2001). Todos los miembros de la familia ayudan o asisten a las crías en aspectos diversos como la defensa, el cuidado o acicalamiento, y además, comparten las presas; no obstante, la contribución relativa de los ayudantes varía según la edad y los individuos (Davenport, 2008). La presa principal de las nutrias gigantes son los peces (Duplaix, 1980), pero en el Parque Nacional del Manu ocasionalmente son consumidas otras presas, incluyendo el caimán negro juvenil, bivalvos y ranas (Davenport, 2008). Las crías y los juveniles (hasta de 1 año) dependen mucho de los subsidios de comida obtenidos de sus padres y de sus parientes a través de súplicas bulliciosas. **(Foto 2)**.

## LA FAMILIA DE COCHA SALVADOR

Quince (15) animales fueron observados en Cocha Salvador entre 2004-2007 (206 horas de contacto totales), incluyendo 12 juveniles y 3 adultos reproductivos. Cacao, la matriarca, fue vista en Salvador en 1998 con crías que se cree habían nacido el año previo (Groenendijk, comunicación personal). Ella y su primera pareja, Fantasma, produjeron camadas de 1-4 crías anualmente durante 2006 (Groenendijk, comunicación personal). En setiembre de 2007, Fantasma estuvo ausente del grupo de cocha Salvador, presumiblemente había muerto después que lo observé por última vez en octubre de 2006. Una fotografía de Fantasma como un subadulto (~1 año) tomada en cocha Cashu en 1992 indica que él nació en 1991 (Pieja, comunicación personal). Él murió aproximadamente a los 15 años de edad, la mayor edad registrada para una nutria gigante silvestre (Groenendijk, comunicación personal).

En 2007, un nuevo macho adulto apareció con Cacao ("Firecat", edad desconocida). Tres de las crías de Cacao de los años previos permanecieron en la familia: Ziggy (hembra, nacida en 2004), Aquiles (macho nacido en 2005) y Caimán (macho, nacido en 2006). Como no había hembras por debajo de 3 años de edad que hubieran sido observadas con una camada (Groenendijk, comunicación personal), en base a la camada de 1997, la edad mínima para Cacao en 2007 era 13 años.

## MÉTODOS

### Colección de Datos

Durante 2004-2007, observé sola a las nutrias (2004-2006) o con un asistente (2007), acumulando hasta 86, 45, 34 y 41 horas de contacto, respectivamente durante las sesiones de observación de 3 horas cada uno en períodos regulares de tiempo (6-9 AM, 9-12 PM, 12-3 PM, 3-6 PM). Tres horas fueron escogidas como una sesión de observación ya que es aproximadamente el tiempo de duración de los turnos de cacería por la mañana (que típicamente empiezan alrededor de las 6 AM); asumo en el análisis que cada sesión provee una medida independiente de captura y de la actividad de compartir. Las horas de contacto incluyen el tiempo de observación de todas las actividades aparte del tiempo de descanso y alrededor de la madriguera o de los campamentos. Reporté comportamientos de ayuda o asistencia usando muestreos continuos (Martin & Bateson, 1993), siguiéndolos muy de cerca en un kayak durante los días siguientes por períodos de 1-2 semanas. Las observaciones de 2007 tomaron lugar del 11-19 de setiembre. El muestreo ocurrió durante los meses de la estación seca (julio-setiembre) cuando las crías recién nacidas suelen aparecer. Rastree estados de comportamiento y eventos en una “palm pilot”, en un software para registrar eventos en un compilador “Pocket C” (Lorch, 2002). Los eventos conductuales que fueron registrados incluyeron: alarma, ruego, captura de peces, compartir, no compartir y robo. La identidad de las nutrias individuales responsables para cada evento fue registrado con fecha y tiempo grabado al segundo (Tungsten C Palm pilot registrado en un Audacity Audio Personal software) (Audacity Audio, 2002), así como también el tamaño de la clase (0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm, > 30 cm) y las especies de todos los peces capturados durante las observaciones. Observaciones adicionales sobre el comportamiento tales como el guiado de los movimientos de la familia, acicalamiento, juegos, y defensa (usualmente contra el caimán o el observador) fueron también apuntadas en la grabadora de voz.

### Clasificación de los datos y análisis

Las interacciones relacionadas a la “súplica o ruego” pueden ser largas y con comportamientos complicados, lo que involucra a múltiples “suplicantes” y también a múltiples donadores potenciales cuando una presa grande es transferida más de una vez. Para estos análisis, un acto de ruego o súplica fue contado solo una vez por cada donador potencial y después fueron registrados, lo que resultó en un compartir, no compartir (que rehúsa el compartir), o un robo. Una vez que un alimento fue compartido o arrebatado, una nueva acción de súplica puede suceder, enfocándose o centrándose en el nuevo poseedor

(un nuevo donante potencial). Identifiqué tanto a los donadores potenciales y a los “suplicantes” cuando era posible para cada acto de ruego o súplica. Los donantes desconocidos eran usualmente animales observados en agua abierta que compartieron peces pequeños con las crías antes de resurgirse rápidamente, lo que hacía difícil su identificación. Si más de un animal suplicaba simultáneamente por la misma presa, solo se usaba el resultado del “suplicante” ganador, para no inflar la tasa de los no compartidos de cualquier donador.

Varios actos de compartir para un “suplicante” son donaciones obvias de las presas enteras o de manera parcial, iniciadas por el donador y claramente compartidas con el intento del donador. A veces, sin embargo, el separar los robos de los actos de compartir fue difícil. Normalmente, un “suplicante” se acerca a un miembro de la familia en posesión de una presa, y se ubica en la orilla o en un tronco cercano o próximo, y empieza a hacer las vocalizaciones típicas de súplica. La transferencia de una presa es comúnmente precedida por un período defensivo para evitar al “suplicante”, y por el consumo por parte del donador de una gran porción de la presa. Muchas presas son eventualmente entregadas sin resistencia, sin embargo, ocurren robos, en los cuales los “suplicantes” arremeten hacia el “donador” y le arrebatan la presa de la boca del “donador”. Los “robos” fueron reportados muy raramente y solo si el “donador” huye para escapar del “suplicante” justo antes que la presa sea transferida. Los robos no eran exactamente contiendas de tal manera que, no observé subsecuentemente persecuciones o recuperaciones de las presas arrebatadas.

Comparo eventos ocurridos en 2004-2005 (165 horas totales de contacto en 143 sesiones) con datos equivalentes desde Setiembre del 2007 (41 horas de contacto en 22 sesiones) cuando la hembra reproductiva, Cacao, fue considerada por estar en un estado físico disminuido. Para la **Figura 1**, los conteos promedio de las capturas de peces y las actividades de compartir para cada sesión de observación de cada 3 horas fueron calculados por medio de la edad, promediando el conteo de todos los animales presentes en ese año en un nivel de edad para cada sesión de 3 horas en cada año. En 2007, cada nivel de edad, excepto el nivel <1 año de edad es representado por un único individuo. Los promedios y los intervalos de confianza de los conteos promedio por sesión fueron producidos usando el remuestreode “bootstrap” (Manly, 1997; Statistics.com, 2009).

Las categorías en las clases o niveles de edad incluyen a las crías del año (“<1 y”), 1-2 años (“1 - y”), 2-3 años (“2 - y”), 3-4 años (“3 - y”) y el macho reproductivo y la hembra.

## RESULTADOS

Antes de 2007, Cacao actuó como un líder y como el mayor abastecedor dentro de la familia de cocha Salvador (Davenport, 2008). Ella coordinaba los movimientos del grupo y las interacciones sociales, siendo a menudo observada iniciando las cacerías o los cambios en las ubicaciones. Ella excedía a los otros miembros de la familia en sus tasas de captura de peces grandes ( $> 30$  cm) y en el compartir de la presa (**Tabla 1** y **Figura 1**). Ella nunca había sido observada pidiendo o rogando entre 2004-2006, sin embargo ella recibió donaciones no solicitadas en dos ocasiones cuando excepcionalmente las presas grandes estaban siendo compartidas en el grupo entero.

En 2007, Cacao no lucía joven y su visión ocular y su movilidad parecían estar comprometidas. Ella requería asistencia de los cuatro miembros de su familia en al menos dos contextos, ambos comportamientos nuevos para una antigua líder y matriarca. Primero, Cacao ocasionalmente se separó del grupo cuando ellos se iban de cacería de peces sin ella. En estas tres ocasiones, ella tuvo que emplear un fuerte “grito” (Duplaix, 1980) para señalar su disconformidad, después de lo cual otros animales la ayudaban a reincorporarse al grupo nadando hacia ella y dirigiéndola a donde se encontraba el grupo.

Segundo, mientras Cacao capturaba peces medianos y pequeños, ella fallaba en la captura de peces grandes en 2007 (**Figura 1**); presumiblemente para compensar, ella pedía a los miembros de la familia porciones de presas (**Foto 1**). En contraste con las nutrias jóvenes quienes vocalizan ruidosa y continuamente antes de capturar o recibir su comida, Cacao típicamente esperaba pacientemente en frente de un miembro de la familia que tenía una presa grande, mirando de reojo y mirando fijamente a las otras nutrias por varios minutos. Mientras esperaba que le compartan, ella vocalizaba infrecuentemente o justo inmediatamente antes de aproximarse al potencial donante para adquirir el remanente o restos de la presa. Durante las 41 horas de contacto, observé al grupo en 2007, Cacao solicitó alimento 43 veces, recibéndolo 11 veces (**Tabla 2**). El siguiente solicitante más frecuente, “Caimán”, macho de 1 año, mendigaba o solicitaba 7 veces en el mismo periodo y recibía 6 veces alimento compartido. Todos los miembros de la familia excepto Aquiles, un macho de 2 años, compartían con Cacao en respuesta a su ruego, no obstante el éxito del ruego de Cacao (26% de los ruegos resultaron en un compartir). Fue menor que el de los juveniles en el años previos. El éxito del ruego para los juveniles en el periodo 2004-2006 llegó a 63%, 65% y 70% en cada año, respectivamente (**Tabla 1**, página siguiente).

**Tabla 1.** Resultados de todas los enfrentamientos entre los posibles donantes y los suplicantes, por año y donante potencial.

Lobo	Donante											Totales		
	Cacao ≤1994	Fantasma 1991	Rambo 2004	Ziggy 2004	Aquiles 2005	unk 2002	Diabolo 2002	Frita 2002	Viruta 2002	Fantasmita 2002	Mars 2003	Saguarito 2003		
2004	Comparte	38	31	1	1	-	90	13	11	13	14	8	9	<b>229</b>
	No comparte	8	13	4	4	-	12	10	15	7	11	10	4	<b>98</b>
	Roba	2	3	0	4	-	14	1	4	5	2	0	0	<b>35</b>
	<b>Total 2004</b>	<b>48</b>	<b>47</b>	<b>5</b>	<b>9</b>	<b>-</b>	<b>116</b>	<b>24</b>	<b>30</b>	<b>25</b>	<b>27</b>	<b>18</b>	<b>13</b>	<b>302</b>
2005	Comparte	15	10	2	2	1	35	-	-	14	14	8	7	<b>109</b>
	No comparte	7	2	9	5	0	3	-	-	2	2	6	7	<b>51</b>
	Roba	1	0	0	0	0	2	-	-	2	2	1	0	<b>8</b>
	<b>Total 2005</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>11</b>	<b>7</b>	<b>1</b>	<b>40</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>22</b>	<b>23</b>	<b>15</b>	<b>14</b>	<b>168</b>
2006	Comparte	18	6	7	14	6	30	-	-	-	-	-	-	<b>81</b>
	No comparte	8	4	9	5	2	5	-	-	-	-	-	-	<b>33</b>
	Roba	0	0	1	0	0	1	-	-	-	-	-	-	<b>2</b>
	<b>Total 2006</b>	<b>25</b>	<b>10</b>	<b>17</b>	<b>19</b>	<b>8</b>	<b>36</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>116</b>

Los resultados se califican como "compartir", "no compartir" (se rehúsa a compartir) o "robar" como se describe en el texto. Cacao y fantasma eran la hembra y el macho reproductivos durante 2004-2006, mientras que los demás eran sus crías. Se dan los años de nacimiento se dan cuando son conocidos. Los animales a la derecha del individuo desconocido "unk", en la columna de donantes, son juveniles que se dispersaron antes de la temporada de campo de 2006. Las observaciones están basadas en 86, 45 y 34 horas de contacto en 2004, 2005 y 2006 respectivamente. doi:10.1371/journal.pone.0011385.t001

**Tabla 2.** Matriz de conteo de compartos | no compartos observados entre todos los suplicantes y sus potenciales donantes, setiembre de 2007.

Suplicante	Donante potencial						Total de compartos registrados	Total de súplicas
	Aquiles	Cacao	Caimán	Firecat	Ziggy	unk		
Aquiles	-	0 0	0 0	0 1	0 0	0 0	0	1
Cacao	0 7	-	3 8	4 3	3 13	1 1	11	43
Caimán	1 0	1 0	-	1 0	1 1	2 0	6	7
Firecat	1 1	0 0	0 0	-	1 0	0 0	2	3
Ziggy	0 0	0 0	0 0	0 0	-	0 0	0	0
TOTAL de compartos	2	1	3	5	5	3	19	
TOTAL de compartos potenciales	10	1	11	9	19	4		54

Basado en 41 horas de observación. doi:10.1371/journal.pone.0011385.t002

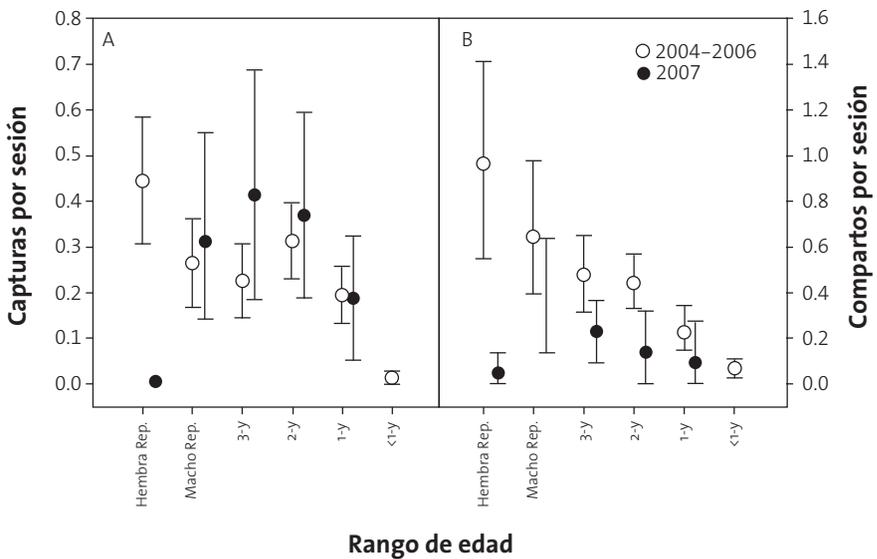
## DISCUSIÓN

La falla de Cacao para capturar peces grandes, el ruego frecuente, y la necesidad de asistencia para permanecer con el grupo en 2007 son observaciones que contrastan dramáticamente con su rol como proveedora y líder en años previos. Las comparaciones entre los dos períodos sugieren que el comportamiento de la familia en 2007 constituye un cambio en el rol en el cual la mayoría de la asistencia y la presa se transfieren de forma creciente de jóvenes a mayores, en vez de, mayores a jóvenes. Los miembros de la familia de Cacao regularmente la asistían, incluyendo el compartir de la presa, a mi entender, una nueva observación para la especie. Es también de considerable interés general dado que la asistencia a los animales muy mayores o heridos es raramente reportada para animales silvestres.

La **Figura 1** demuestra que en 2007 hubo una disminución en las tasas de captura de peces grandes de Cacao (> 30 cm) y en el compartir de la presa, así también muestra que generalmente, las tasas de compartir para otros miembros de la familia disminuyeron en 2007 en relación al período 2004-2006, mientras que las tasas de captura de los peces grandes se incrementaron (pero raramente con significancia estadística). Las últimas observaciones probablemente reflejan la ausencia de las crías jóvenes. Los juveniles <1 año piden o ruegan considerablemente más que los animales

de edades mayores, y cuando cazan con crías jóvenes (<6 meses), las nutrias gigantes se especializan en presas más pequeñas (Davenport, 2008). Los miembros de la familia de Cacao posiblemente también han incrementado las tasas de captura para compensar la falta de subsidio que ella proveía previamente, sin embargo estos datos están inconclusos.

**Figura 1.** Bootstrapped mean e intervalos con 95% de confianza en conteos promedio de 3 horas de sesión por rangos de edad de A) captura de peces grandes ( $\geq 30$  cm); y B) compartido de presas (de todos los tamaños), comparando las observaciones de 2004-2006 vs. 2007. La data representa a 15 animales, incluyendo 12 juveniles y 3 adultos reproductivos. El rango “Hembra Rep.” denota los datos obtenidos de la hembra Cacao. No hubo crías de 1 año en 2007. doi:10.1371/journal.pone.0011385.g001



En la única otra instancia en la cual observé una nutria gigante incapacitada, el individuo era un macho de dos años que sufrió una doble fractura en el lado frontal de la pierna después de una pelea con un caimán negro (*Melanosuchus niger*) en Cocha Cashu. El macho herido se retiró a la guarida o madriguera de la familia, mientras que el resto del grupo se movió a otra guarida fuera del lago. Él reapareció después de tres días para cazar con algún éxito, pero finalizaron las observaciones una semana después aproximadamente. Ya no fue visto el siguiente año. Esto contrasta con la respuesta del grupo familiar frente a un miembro herido, lo que sugiere que la identificación de Cacao como la matriarca de la familia puede ser una consecuencia.

La asistencia o auxilio a una matriarca que envejece probablemente refleja comportamientos (no adaptativos) dirigidos erradamente que no aumentan los beneficios a largo plazo o indirectos a aquellos que ayudan. En la familia de Salvador, la asistencia a Cacao puede representar una conducta de ayuda que de otra manera sería dirigida a los jóvenes del año, pero en su ausencia fue redirigido a un individuo de mayor edad. Debido a que las crías de 1-2 años están todavía solicitando o rogando cuando las nuevas crías llegan, las nutrias gigantes asistentes o ayudantes están bien acostumbradas a compartir la comida alrededor del año. La asistencia probablemente también refleja una fuerte unión familiar o condiciona a obedecer a los miembros del grupo de alto grado. Los chimpancés adultos de ambos sexos han sido observados acercándose a ayudar a sus madres, aún cuando no necesiten por mayor tiempo de su protección (Goodall, 1986). Algunos carnívoros sociales (por ejemplo lobos: Harrington *et al.*, 1983; Mech & Boitani, 2003) asignan alimento de acuerdo a una jerarquía de dominancia, con jóvenes forzados en ocasiones a dar alimento a los animales viejos más dominantes. Sin embargo, una jerarquía de dominancia que determina el compartir de comida nunca ha sido observada en nutrias gigantes (Staib, 2001) el bajo éxito de las súplicas de Cacao en comparación con los juveniles parece estar en debate o disputa contra la asistencia que fuera motivada por una demanda jerárquica. La restricción relativa de Cacao en la vocalización, la comparación con los juveniles, quizá explica la discrepancia.

Alternativamente, la asistencia o ayuda a una madre que envejece puede ser adaptativa, lo que provee beneficios indirectos para las crías existentes y/o para las futuras crías de todos los miembros de la familia (Hamilton, 1964). Greve *et al.* (2009) han sugerido recientemente que la inversión en los miembros de mayor edad o asociados no relacionados (“senadores”) quienes acogen o albergan un especial conocimiento y experiencia serán seleccionadas evolutivamente en sociedades animales donde ciertas precondiciones existen. Estas precondiciones incluyen longevidad, adolescencia extendida, habilidades de comunicación, cooperación y un hábitat variable (Greve *et al.*, 2009). El caso de las nutrias gigantes presenta todas estas precondiciones supuestas, y adicionalmente, la baja mortalidad que experimentan las nutrias gigantes entre los adultos protectores del territorio, y la presencia de pocos depredadores naturales (Carter & Rosas, 1997). En las nutrias gigantes, como en los elefantes (McAuliffe & Whitehead, 2005; McComb, *et al.*, 2001; Foley *et al.*, 2008; Bates, *et al.*, 2008; Lee, 1987), una matriarca no reproductiva y el “asistente de la abuela” (“grandmother helper”) (Richardson *et al.*, 2007) pueden continuar proveyendo a largo plazo a la descendencia y a los nietos con importantes beneficios para sobrevivir, tales como entrenamiento en cacería y desarrollo

social, conocimiento social de las ubicaciones estacionales de comida y refugio, o servicios tales como de niñera (McComb *et al.*, 2001; Foley *et al.*, 2008; Bates, *et al.*, 2008; Lee, 1987). Esta sugerencia sería consistente con la “hipótesis de la abuela” (“grandmother hypothesis”) de la menopausia adaptativa (Hawkes *et al.*, 1998; Diamond, 1997; Hill & Hurtado, 1991; Packer, 1998) y es apoyada por observaciones (Groenendijk & Hajek, 2006) previas tanto en familias de nutrias gigantes silvestres como en cautiverio (Sykes-Gatz, 2005; Corredor & Tigreros, 2006; Corredor, comunicación personal).

En el único otro estudio demográfico a largo plazo publicado sobre nutrias gigantes (también en la Reserva de Biósfera del Manu), Groenendijk y Hajek reportaron múltiples casos de una hermana o hija de una hembra reproductiva que adquiere la posición reproductiva con machos inmigrantes, ocasionalmente con las hembras reproductivas que previamente asistían como ayudantes (Groenendijk & Hajek, 2006). De particular interés resulta saber, que en 2001 en Cocha Otorongo (también en el Parque Nacional del Manu), la hembra reproductiva “Isla” pasó de reproducirse a la edad de 10 años y después de 3 años de estar con un nuevo macho, después del cual su hija “Microbio” tomó la senda reproductiva con su padrastro. Hasta los 10 años de edad “Isla” permaneció con la familia, pero datos específicos de su comportamiento de ayuda o asistencia como una asistente de la “abuela” no fueron obtenidos (Groenendijk & Hajek, 2006).

Evidencia obtenida a partir de la reproducción en cautiverio también sugiere que la menopausia puede limitar la reproducción en las nutrias gigantes hembras alrededor de los 10-12 años de edad (Sykes-Gatz, 2005; Corredor & Tigreros, 2006; Corredor, comunicación personal). Sykes-Gatz (2005) primero recopiló datos sobre el cese reproductivo en nutrias gigantes en cautiverio. En cautiverio, los individuos de ambos sexos típicamente viven hasta los 16-19 años (Corredor, comunicación personal), y el registro de la mayor edad para una nutria gigante hembra en cautiverio es de 19 años (Sykes-Gatz, 2005), sin embargo, a mí entender, no hay hembras que se hayan reproducido satisfactoriamente por encima de los 11 años. La mayor edad publicada en lo que respecta a reproducción proviene de Cali, Zoológico de Colombia. Una hembra reproductiva allí produjo 9 camadas entre 1999 y el 2004, terminando su reproducción en 2004 a los 11 años de edad aproximadamente, después de un período del estro infrecuentemente incrementado y de períodos de apareamiento (Corredor & Tigreros, 2006). Hasta cuando se realizó este escrito (2009), ella estaba todavía viva en la Colonia, pero ya no era reproductiva (Corredor, comunicación personal). En el Zoológico de Dortmund (Alemania), una hembra sobrevivió hasta que

cesó el estro después de una difícil preñez a los 9 años y 4 meses (Sykes-Gatz, 2005), y en el Hagenbeck Tierpark (Alemania), una hembra murió a los 11 años después de una infección uterina durante la preñez (Sykes-Gatz, 2005). Las nutrias gigantes machos parece que no experimentan tal disminución reproductiva tempranamente (Sykes-Gatz, 2005; Groenendijk, comunicación personal; Pieja, comunicación personal; Corredor, comunicación personal). A nivel silvestre, “Fantasma” (la primera pareja de Cacao) se reprodujo a los 15 años (Pieja, comunicación personal). En cautiverio, los machos se han reproducido a los 14 años de edad (Sykes-Gatz, 2005).

Estos datos sugieren que las nutrias gigantes hembras pueden experimentar un período post-reproductivo de vida, lo que posiblemente es indicativo de la menopausia, de amplitud considerable, en el cual ellas pueden continuar asistiendo a sus parientes hembras en la crianza de los jóvenes. Si fuera cierto, las nutrias gigantes compartirían con los cetáceos el hecho de ser uno de los otros pocos mamíferos aparte de los humanos que se cree pasan por la menopausia (McAuliffe & Whitehead, 2005; Marsh & Katsuya, 1986). La habilidad de habituarse a ser observadas que tienen las nutrias gigantes a una distancia muy próxima podría permitir obtener observaciones detalladas del comportamiento lo que nos daría un mejor entendimiento de los cetáceos matrilineales, de los roles de ayuda que tales “ayudantes de las abuelas” proveen a sus “nietos” y descendencia de mayor edad.

Se puede esperar que aquellos que crían cooperativamente, como las nutrias gigantes, experimenten una selección menor para la senectud reproductiva y la menopausia, dado que los adultos reciben ayuda en la crianza de los jóvenes, teóricamente disminuyendo el costo de la reproducción en los jóvenes criados. Sin embargo, en las nutrias gigantes, las hembras reproductivas llevan una desproporcionada carga en la conducta y en la crianza de los jóvenes en sus primeros meses de vida. Los cachorros no dejan la madriguera hasta las primeras cinco semanas de vida, y continúan necesitando cuidados hasta los cinco meses (Schenck, 1990). Cuando está dando de lactar, la hembra debe producir leche exclusivamente en base a sus propios esfuerzos de cacería; por más de 500 horas observando a dos familias de nutrias, yo nunca ví una hembra con cachorros jóvenes que rogaran por comida o que le tuvieran que llevar comida a ella o a los cachorros al interior de la madriguera. Solo una vez que los cachorros puedan nadar y seguir a la familia en las cacerías recibirán subsidios significativos de comida de los “ayudantes”. En los suricatas (*Suricata suricatta*), otros criadores cooperativos que experimentan la senectud (o vejez) reproductiva, el número de cachorros que sobrevive para salir de la

madriguera disminuyó con la edad de la hembra reproductiva; sin embargo, el número de cachorros emergidos que sobreviven para independizarse no se relaciona con la edad de la hembra (Sharp & Clutton-Brock, 2010). De esta forma, la crianza cooperativa no parece impedir o evitar la base adaptativa para la senectud reproductiva y/o la menopausia en las hembras de ciertas especies donde los altos costos de la reproducción se incrementan desproporcionalmente para la hembra durante e inmediatamente después del parto. Se sugiere que la socialización (Greve *et al.*, 2009; McComb *et al.*, 2001) y la cooperación pueden incrementar el valor de los miembros más viejos de la familia en las especies cooperativas, donde la experiencia y el compartir de la información social fomentan la sobrevivencia grupal.

En julio de 2008, Cacao estaba ausente del grupo y su hija mayor “Ziggy” había asumido el rol de hembra reproductiva. Mientras que el rol potencial de “Cacao” como una “ayudante de abuela” (“grandmother helper”) todavía no se realizó en esta instancia. Sugiero que, no obstante, es posible que las matriarcas post-menopáusicas, puedan ser un recurso valioso para las familias de nutrias gigantes, lo que provee beneficios que motivan a la descendencia a asistirles. Los estudios demográficos a largo plazo y los estudios de comportamiento deben ayudar a clarificar la significancia de estas raras y fortuitas observaciones.

**Foto 1.** Cacao espera una parte de la presa de su hija, Ziggy, 13 de setiembre de 2007. Foto de Melisse Reichman



**Foto 2.** Lobos de río poseen parches blancos distintivos en la garganta que permiten la fácil identificación de los individuos. Foto de Lisa Davenport.



## LITERATURA

- Audacity Audio 2002. Personal Voice Recorder Software for Palm OS. Version 3.1. <http://www.audacityaudio.com>.
- Bates L.A., Lee P.C., Njiraini N., Poole J.H., Sayialel K., *et al.* 2008. Do Elephants Show Empathy? *Journal of Consciousness Studies* 15: 204-225.
- Brosnan S.F., de Waal F.B.M. 2003. Monkeys reject unequal pay. *Nature* 425: 297-299.
- Carter S.K. & Rosas F.C.W. 1997. Biology and conservation of the Giant Otter *Pteronura brasiliensis*. *Mammal. Rev.* 27: 1-26.
- Corredor G.L. & Tigreros N.M. 2006. Reproduction, behaviour and biology of the Giant River Otter (*Pteronura brasiliensis*) at Cali Zoo. *Intl Zoo Yearbook* 40: 360-371.
- Corredor G.L., personal communication.
- Davenport L.C. 2008. Behavior and ecology of the giant otter (*Pteronura brasiliensis*) in oxbow lakes of the Manu Biosphere Reserve, Peru [PhD Dissertation]. Chapel Hill: University of North Carolina, Chapel Hill. 232 p.
- Davenport, L.C., Nole, I., Carlos N. 2012. East with the Night: Longitudinal migration of the Orinoco Goose (*Neochen jubata*) between Manú National Park, Peru and the Llanos de Moxos, Bolivia. *PLoS ONE* 7(10): e46886. doi:10.1371/journal.pone.0046886.
- de Waal F.B.M. 2007. How selfish an animal? The case of primate cooperation. En: Zak PJ, editor. *Free Enterprise: Values in Action Conference Series, 2005-2006, Moral Markets: The Critical Role Of Values In The Economy*. Princeton: Princeton University Press.
- de Waal F.B.M. 1997. *Bonobo: The forgotten ape*. Berkeley: University of California Press.
- Diamond J. 1997. *Why is sex fun? The evolution of human sexuality*. London: Weidenfeld and Nicolson.
- Douglas-Hamilton I., Bhalla S., Wittemyer G., Vollrath F. 2006. Behavioural reactions of elephants towards a dying and deceased matriarch. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 100: 87-102. .
- Duplaix N. 1980. Observations on the ecology and behavior of the giant river otter *Pteronura brasiliensis* in Suriname. *Rev Ecol (Terre et Vie)* 34: 495-620.
- Foley C.A.H., Pettorelli N., Foley L. 2008. Severe drought and calf survival in elephants. *Biol. Lett.* 4: 541-544.
- Fossey D. 1983. *Gorillas in the mist*. New York: First Mariner Books.
- Gannon W.L., Sikes R.S., Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists 2007. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J. Mamm.* 88: 809-823.
- Gentry A.H., Terborgh J.W. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu mature floodplain forest, Peru. En: Gentry A.H., editor. *Four Neotropical Rainforests*. New Haven: Yale University Press. pp. 542-564.
- Greve W., Kierdorf H., Kierdorf U. 2009. The Akela-effect – Is there an evolutionary benefit from senators in mammals? *Biosci. Hypothes.* 2:213-216.

- Goodall J. 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Goulding M., Cañas C., Barthem R., Forsberg B., Ortega H. 2003. *Amazon Headwaters: rivers, wildlife, and conservation in south-eastern Peru*. Lima: Amazon Conservation Association.
- Groenendijk J., Hajek F. 2006. *Giants of the Madre de Dios*. Lima: Frankfurt Zoological Society.
- Groenendijk J., personal communication.
- Hamilton W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *J. Theoret. Biol.* 7:1-16.
- Harrington F.H., Mech D.L., Fritts S.H. 1983. Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13:19-26.
- Hart B.L., Hart L.A., Pinter-Wollman N. 2008. Large brains and cognition: Where do elephants fit in? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 32: 86-98.
- Hawkes K., O'Connell J.F., Jones N.G.B., Álvarez H., Charnov E.L. 1998. Grandmothering, menopause, and the evolution of human life histories. *Proc. Natl. Acad. of Sci.* 95: 1336-1339.
- Hill K., Hurtado A.M. 1991. The evolution of premature reproductive senescence and menopause in human females: An evaluation of the "Grandmother Hypothesis". *Hum. Nat.* 2: 313-350.
- Kalliola R., Puhakka M. 1993. Geografía de la selva baja Peruana. En: Kalliola R, Puhakka M, Danjoy W, editors. *Amazonia Peruana: Vegetación húmeda tropical en el llano subandino*. Finland: Gummerms Printing. pp. 9-21
- Lee P.C. 1987. Allomothering among African elephants. *Anim Behav* 35: 278-291.
- Lorch P. 2002. Event Recorder 1.3: Palm pilot freeware. <http://www.pitt.edu/~lorch/EveRec.html>. Accessed April 11, 2002.
- Malcolm J. 1980. African wild dogs play every game by their own rules. *Smithsonian* 11: 62-71.
- Manly B.F.J. 1997. *Randomization, bootstrap, and Monte Carlo methods in biology*. London, UK, Chapman & Hall.
- Marsh H., Kasuya T. 1986. Evidence for reproductive senescence in female cetaceans. *Rep. Int. Whal. Commn. (Special Issue 8)*: 57-74.
- Martin P., Bateson P. 1993. *Measuring behaviour: An introductory guide*. Cambridge: Cambridge University Press. 222 p.
- McAuliffe K., Whitehead H. 2005. Eusociality, menopause and information in matrilineal whales. *Trends Ecol. Evol.* 20:650.
- McComb K., Moss C., Durant S.M., Baker L., Sayialel S. 2001. Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science* 292:491-494.
- Mech D.L., Boitani L. 2003. *Wolves: Behavior, ecology and conservation*. Chicago: University of Chicago Press.
- Packer C. 1998. Reproductive cessation in female mammals. *Nature* 392: 807-811.

- Pavelka M.S.M., Fedigan L.M. 1991. Menopause: A comparative life history perspective. *Yearbook Physical Anthropol.* 34: 13-38.
- Pieja G.C., personal communication.
- Range F, Horn L., Viranyi Z., Huber L. 2009. The absence of reward induces inequity aversion in dogs. *Proc. Natl. Acad. of Sci.* 106: 340-345.
- Rendell L., Whitehead H. 2001. Culture in whales and dolphins. *Behav. Brain Sci.* 24: 309-324.
- Richardson D.S., Burke T., Komdeur J., Wedell N. 2007. Grandparent helpers: the adaptive significance of older, postdominant helpers in the Seychelles warbler. *Evolution* 61: 2790-2800.
- Schenck C. 1999. Lobo de Río (*Pteronura brasiliensis*): Presencia, uso del habitat y protección en el Perú [PhD Dissertation]. Munich: University Ludwig-Maximilians.
- Sharp S.P., Clutton-Brock T.H. 2010. Reproductive senescence in a cooperatively breeding mammal. *J. Anim. Ecol.* 79: 176-183.
- Staib E. 2001. Öko-ethologie von riesenottern (*Pteronura brasiliensis*) in Peru. [PhD Dissertation]. Aachen: Shaker Verlag.
- Statistics.com LLC 2009. Resampling statistics add-in for Excel 2003, v. 4. available at [www.resample.com](http://www.resample.com) and [www.statistics.com](http://www.statistics.com).
- Struhsaker T.T., Leland L. 1977. Palmnut smashing by *Cebus a. apella* in Colombia. *Biotropica* 9: 124-126.
- Sykes-Gatz S. 2005. International giant otter studbook husbandry and management information and guidelines 2005. Dortmund: Dortmund Zoo.
- Terborgh J.W. 1983. Five New World Primates: A study in comparative ecology. Princeton: Princeton University Press.
- van Schaik C.P., Ancrenaz M., Borgen G., Galdikas B., Knott C.D., *et al.* 2003. Orangutan cultures and the evolution of material culture. *Science* 299: 102-105.
- Weir A.A.S., Chappell J., Kacelnik A. 2002. Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science* 297: 981.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W.C., Nishida T., Reynolds V., *et al.* 1999. Cultures in chimpanzees. *Nature* 399: 682-685.
- Wynne C.D.L. 2004. Animal behaviour: fair refusal by capuchin monkeys. *Nature* 428: 140.

# Un método de campo fiable para determinar el género de las nutrias gigantes (*Pteronura brasiliensis*)\*

Jessica Groenendijk<sup>1</sup> & Frank Hajek<sup>2</sup>

## INTRODUCCIÓN

Datos demográficos son necesarios para comprender los factores responsables de cambios poblacionales en el tiempo (Kelly *et al.*, 1998; Kalpers *et al.*, 2003) y por lo tanto la eficacia de las decisiones de conservación. Para los carnívoros de mayor tamaño, que se reproducen lentamente y exhiben bajas densidades poblacionales absolutas, los parámetros demográficos son especialmente relevantes en las decisiones de gestión y diseño de áreas protegidas. Un parámetro clave es la estructura de género de una población.

La nutria gigante (*Pteronura brasiliensis*) es la más grande, aunque no más pesada, de las 13 especies de nutria en el mundo. Es un depredador de los humedales y selvas tropicales bajas de América del Sur, ocurre en una gran variedad de hábitats (Duplaix, 1980; Carter & Rosas, 1997; Schenck, 1999,) y se encuentra actualmente en vías de extinción (UICN, 2011). Una población típica de nutrias gigantes consiste en grupos familiares muy sociables con territorios

---

<sup>1</sup> CochaCashu Biological Station, San Diego Zoo Global-Institute for Conservation Research. Av. Perú F-10, Urb. Los Quispicanchis, Cusco, Perú.

<sup>2</sup> Servicios Ecosistémicos Perú. Av. El Sol 627-B, Of.305, Cusco, Perú.

bien establecidos, y animales dispersores sexualmente maduros, conocidos en Perú como ‘solitarios’. Los grupos familiares están compuestos por una pareja reproductiva monógama y su descendencia de varios años (Duplaix 1980; Groenendijk *et al.*, 2005; Staib, 2005; Groenendijk & Hajek, 2006).

A diferencia de muchas otras especies de nutria, el dimorfismo sexual en las nutrias gigantes no es pronunciado: la longitud total del cuerpo de un macho adulto oscila entre 1.5 y 1.8 m, mientras que las hembras son ligeramente más pequeñas de 1.5 a 1.7 m. Las diferencias de peso son un poco más marcadas, desde 23-32 kg para los machos y 20-29 kg para las hembras (Duplaix, 1980; Carter & Rosas, 1997; Sykes-Gatz, 2004). Rosas *et al.*, 2009). Sin embargo, bajo condiciones de campo en el sureste de Perú, se encontró que los machos y las hembras no se podían distinguir por tamaño (Staib, 2005; Groenendijk & Hajek, 2006) y la pareja reproductiva no consiste necesariamente de los animales más grandes del grupo; a veces, las hembras parecen ser notablemente más grandes que los machos. Por lo tanto, solo se pudo estar seguro del género cuando los animales fueron observados fuera del agua y sus genitales podían ser reconocidos, por lo general durante el descanso y sesiones de aseo. La determinación del género se vio facilitada por la presencia de cuatro pezones permanentemente alargados en las hembras adultas que ya habían parido (debido a la lactancia prolongada), o los testículos en los machos [el escroto del macho no se hace evidente hasta que tenga por lo menos un año de edad (Staib, 2005)]. El macho reproductivo pudo ser identificado por su comportamiento, específicamente el de marcación intensa en las letrinas del grupo [individuos reproductores pasan significativamente más tiempo marcando territorio que otros miembros del grupo (Staib, 2005)], y por la permanencia año tras año en el grupo. Sin embargo, es más difícil determinar el sexo en las hembras adultas que no habían amamantado, o en cachorros, juveniles y sub-adultos de ambos sexos. A menudo, tomó semanas de observación antes de que el sexo de un individuo pudo ser establecido, y para muchos animales, en particular los ‘solitarios’, el

---

\*Traducción de un manuscrito presentado en inglés a un número especial de la revista científica Latin American Journal for Aquatic Mammals (LAJAM) sobre *Pteronura brasiliensis*, en prensa.

género nunca pudo ser identificado (Staib, 2005; Groenendijk & Hajek, 2006).

El objetivo de esta publicación es ayudar a los investigadores de campo a obtener datos fiables del género de nutrias gigantes silvestres, para una comprensión más completa de la población.

## MÉTODOS

Censos de la población de nutrias gigantes se llevaron a cabo en el sureste de Perú en el Parque Nacional del Manu, en el marco del Proyecto de Investigación y Conservación de la Nutria Gigante de la Sociedad Zoológica de Francfort. El objetivo principal de un censo de población es encontrar todos los individuos dentro de un área de muestreo definida, con el fin de determinar el tamaño de la población. Los objetivos secundarios incluyen la recopilación de información demográfica y ecológica, incluido el género. Ambos pueden contribuir a la gestión de la especie y la conservación de su hábitat (Schenck *et al.*, 2003) y son más valiosos si el censo se repite a intervalos regulares como parte de una iniciativa de seguimiento a largo plazo (Groenendijk *et al.*, 2005).

El seguimiento de las nutrias gigantes se llevó a cabo siguiendo un protocolo estándar (Groenendijk *et al.*, 2005). Cada nutria es identificable desde su nacimiento por su mancha gular, por lo que es posible seguir las historias de vida de cada animal. Cuando se realizó un avistamiento de nutrias, estas fueron contadas y filmadas con una cámara de vídeo portátil y, cuando fue posible, el género y rango en el grupo fueron registrados, junto con el lugar y la fecha de la observación. Algunos grupos, los que estaban acostumbrados a los turistas o investigadores, eran más fáciles de observar que otros.

## RESULTADOS

Cuando las nutrias visitan sus letrinas, a menudo defecan y orinan al mismo tiempo (Duplaix, 1980), con heces de consistencia semilíquida. En 2002, se descubrió un método simple y eficaz para la determinación del sexo de las nutrias gigantes mientras estaban utilizando una letrina. Encontramos que los machos se pueden distinguir de las hembras por el mayor espacio entre las fuentes de la orina y las heces. Cuando se les observa de costado (el ángulo ideal), la orina del macho tiene su origen entre las patas traseras y la orientación de la corriente es hacia la parte trasera en un ángulo de 45 a 60 grados (**Figura 1**). En las hembras, la fuente de orina está cerca de la base de la cola (**Figura 4**) y la orientación del flujo es hacia abajo (**Figura 2**). En machos y hembras, las heces caen directamente debajo del ano en la base de la cola (Duplaix, 1980). Por lo tanto, en los machos, los dos flujos a

menudo se bisecan, con el aterrizaje del flujo de orina más allá de las heces, mientras que en las hembras son paralelos. Esto se explica por la morfología del pene de la nutria gigante, que apunta hacia la parte trasera durante la micción (**Figura 3**). El macho lobo de río en esta foto está colocado en la espalda, pero es posible ver cómo el pene en efecto apuntaría hacia atrás si el animal estaría de pie).

## DISCUSIÓN

La determinación del sexo por este medio se puede llevar a cabo con el estándar de binoculares de 10x40, a una distancia de aproximadamente 30 metros si el individuo o grupo está acostumbrado a los observadores humanos y hasta 60 metros de distancia con un telescopio de 30x si el grupo no está habituado. Un requisito es una vista sin obstáculos de la letrina. El método fue probado con 26 diferentes individuos (17 machos y 9 hembras) previamente identificados mediante la observación directa de los genitales, y se le encontró como método fiable. Los géneros de 19 cachorros que se identificaron por este medio, se confirmaron después con la observación de genitales con un 100% de certeza.

En conclusión, este método de determinación del sexo de las nutrias gigantes tiene éxito con individuos de todas las edades, pero es particularmente eficaz con los animales más maduros, ya que son estos los que pasan más tiempo marcando en las letrinas (los animales más jóvenes a menudo están apurados para llegar al agua o madriguera). El método se puede utilizar con grupos habituados y no-habuados, siempre que el comportamiento natural no es alterado por la presencia de los observadores humanos. Bajo buenas condiciones de observación, un observador con poca experiencia solo tendrá que ver uno o dos incidentes de un individuo de cada género usando una letrina (para comparar las distancias entre los flujos de orina y heces) con el fin de ser capaz de reconocer la diferencia. Dado que las nutrias gigantes 'solitarias' son vistas muy rara vez usando una letrina, la determinación del género de estos individuos sigue siendo un desafío.

## AGRADECIMIENTOS

La Sociedad Zoológica de Francfort proporciono el financiamiento vital y a largo plazo para nuestra investigación. Nos gustaría dar las gracias al Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNANP) por la oportunidad de trabajar en las Áreas Protegidas del Perú. Cuatro revisores anónimos ofrecieron valiosos comentarios sobre una versión anterior de este manuscrito para el cual estamos muy agradecidos. Fernando Rosas amablemente nos dio permiso para utilizar dos fotografías para ilustrar nuestras conclusiones.

## LITERATURA

Carter, S.K. & Rosas, F.C.W. 1997. Biology and conservation of the giant otter *Pteronura brasiliensis*. Mammal Review 27: 1-26.

Duplaix, N. 1980. Observations of the ecology and behaviour of the giant river otter *Pteronura brasiliensis* in Suriname. Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie) 34: 495-620.

Groenendijk, J. & Hajek, F. 2006. Giants of the Madre de Dios. Ayuda para Vida Silvestre Amenazada – Sociedad Zoológica de Francfort, Peru. ISBN: 9972-2585-1-3. 160pp.

Groenendijk, J., Hajek, F., Duplaix, N., Reuther, C., Van Damme, P., Schenck, C., Staib, E., Wallace, R., Waldemarin, H., Notin, R., Marmontel, M., Rosas, F., de Mattos, G.E., Evangelista, E., Utreras, V., Lasso, G., Jacques, H., Matos, K., Roopsind, I. and Botello, J.C. 2005. Surveying and Monitoring Distribution and Population Trends of the Giant Otter (*Pteronura brasiliensis*) – Guidelines for a Standardisation of Survey Methods as Recommended by the Giant Otter Section of the IUCN/SSC Otter Specialist Group. Habitat 16, Arbeitsberichte der Aktion Fischotterschutz e.V., ISBN 3-927650-26-9, 100pp.

IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. <www.iucnredlist.org>.

Kalpers, J., Williamson, E.A., Robbins, M.M., McNeilage, A., Nzamurambaho, A., Lola, N., Mugiri, G. 2003. Gorillas in the crossfire: population dynamics of the Virunga mountain gorillas over the past three decades. Oryx 37(3): 326-337.

Kelly, M.T., Laurenson, M.K., FitzGibbon, C.D., Collins, D.A., Durant, S.M., Frame, G.W., Bertram, B.C., Caro, T.M. 1998. Demography of the Serengeti cheetah (*Acinonyx jubatus*) population: the first 25 years. Journal of Zoology 244(4): 437-488.

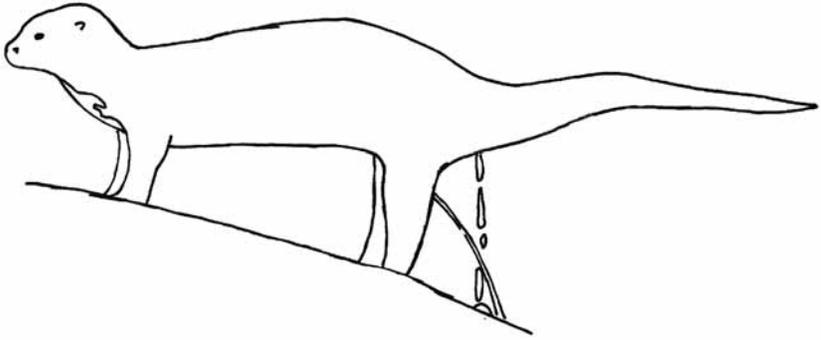
Rosas, F.C.W., da Rocha, C.S., de Mattos, G.E., Lazzarini, S.M. 2009. Body weight-length relationships in giant otters (*Pteronura brasiliensis*) (Carnivora, Mustelidae). Brazilian Archives of Biology and Technology (52): 587-591.

Schenck, C. 1999. Lobo de Río (*Pteronura brasiliensis*) – Presencia, uso del hábitat y protección en el Perú. GTZ / INRENA, Lima, Peru; 176 pp. Spanish translation of German PhD dissertation: Vorkommen, Habitatnutzung und Schutz des Riesenotters (*Pteronura brasiliensis*) in Peru (1996), Munich.

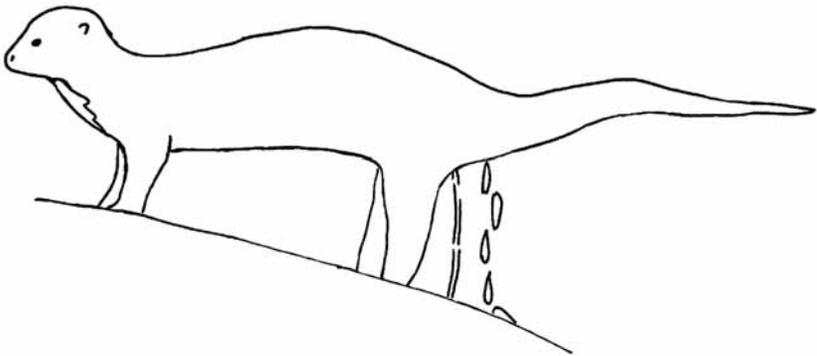
Schenck, C., Groenendijk, J., Hajek, F., Staib, E., Frank, K. 2003. Giant Otters in the Peruvian Rainforest: Linking Protected Area Conditions to Species Needs. In: Landscape Ecology and Resource Management – Linking Theory with Practice, Bissonette, J. A. & Storch, I. (eds.), Island Press, Washington, Covelo, London; 341-357.

Staib, E. 2005. Eco-Etología del Lobo de Río (*Pteronura brasiliensis*) en el Sureste del Perú. Traducción al español de tesis doctoral en alemán, Ayuda para Vida Silvestre Amenazada – Sociedad Zoológica de Francfort Perú, ISBN 9972-2585-0-5; 195pp.

Sykes-Gatz, S. 2004. International Giant Otter Studbook Husbandry and Management Information and Guidelines (2005). Husbandry and Management of the Giant Otter (*Pteronura brasiliensis*) 2nd Edition. Zoologischer Garten Dortmund, Dortmund, Germany.



**Figura 1.** Una nutria gigante macho en la letrina, mostrando la mayor distancia entre las fuentes de los flujos de orina y heces. Tenga en cuenta la orientación del flujo de la orina hacia la parte trasera, bisecando el flujo fecal.



**Figura 2.** Una nutria gigante hembra en la letrina. Tenga en cuenta que los flujos de orina y heces son aproximadamente paralelos.



**Figura 3.** Una nutria gigante adulto macho a punto de someterse a un procedimiento veterinario. Tenga en cuenta la distancia entre el pene y el ano (oculto a la vista por el escroto). Foto: Fernando Rosas



**Figura 4.** Una nutria gigante hembra recién nacida. Tenga en cuenta la proximidad de la abertura urinaria y el ano, los dos cerca de la base de la cola (nuestras observaciones de campo confirman que las proporciones no cambian significativamente con el tiempo). Foto: Fernando Rosas.



# Cochas del río Manu: causas y consecuencias de estados alternativos

John W. Terborgh & Lisa C. Davenport

## RESUMEN

Las cochas o ‘lagos de herradura’, constituyen un ambiente acuático distintivo de la Amazonía. La importancia de estos lagos trasciende al área que ocupan debido a que constituyen zonas de gran productividad. El mayor depredador de este ecosistema es el lobo de río (*Pteronura brasiliensis*), un animal que pesa más de 35 k, casi tanto como un jaguar, aunque el área de vida necesaria del lago para sostener a un lobo de río es casi 100 veces menor a la requerida por un jaguar. Las cochas son más productivas que el bosque desde una perspectiva de grandes predadores debido a que el fitoplancton, ubicado en la base de la cadena alimenticia, es comestible (por el zooplancton), mientras que gran parte de la productividad de un bosque proviene de madera no comestible.

Comenzamos a interesarnos en las cochas en enero de 2003, luego de una inundación excepcionalmente intensa y prolongada. Antes de la inundación, Cocha Cashu había permanecido, al menos por 30 años, en un estado dominado por fitoplancton. Después de la inundación, el lago comenzó a sufrir una serie de transformaciones radicales que involucraron la integridad de la comunidad de organismos dependientes del ambiente acuático. Entre 2003 y 2006, cambió de forma alternada entre un estado dominado por fitoplancton a otro dominado por macrófitas acuáticas (plantas vasculares, no algas). Entonces, al final de 2006, una planta

flotante, *Pistia stratiotes*, cubrió gran parte de la cocha. El estado de macrófitas flotantes tiene dos grandes consecuencias para el ecosistema: primero, la alfombra de vegetación en la superficie impide el ingreso de luz al agua, y segundo, el oxígeno producido por *Pistia* es liberado a la atmósfera, por lo tanto ninguno de ellos sirve para oxigenar el agua. De forma consecuente, los peces y otros organismos acuáticos no pueden sobrevivir en este ambiente casi anóxico. Después de que *Pistia* cubrió la cocha, la comunidad de peces colapsó y los depredadores que dependen de ellos, como aves, caimanes y lobos, cayeron a números muy bajos o desaparecieron en conjunto (lobos) (Davenport, 2008).

Intrigados por estos cambios remarcables en el ecosistema de la cocha, colaboramos con un estudiante de PhD de la Universidad de Duke, Alana Belcon, en un esfuerzo por reconstruir un registro histórico de cambios en el estado de las cochas del río Manu usando imágenes de Landsat. La Dra. Belcon compiló un registro de 25 años para más de 20 cochas y encontró que algunos habían cambiado su estado con frecuencia, otros rara vez y otros no lo habían hecho (Belcon *et. al.*, en revisión). Estos hallazgos nos dieron luces acerca de los factores que ocasionan los cambios de estado en las cochas. Si pudiéramos medir las propiedades de las cochas que han cambiado su estado de forma repetida, y de aquellas que han permanecido estables en un periodo de 25 años, cualquier diferencia consistente en estas propiedades podría sugerir cuáles serían los factores críticos que promueven estabilidad o inestabilidad. Así, se llevó a cabo una investigación en las cochas del río Manu entre julio y setiembre de 2012, en la cual se midieron las propiedades de 27 cuerpos de agua. El siguiente artículo describe los diversos estados observados en las cochas del río Manu y analiza algunos de los mecanismos que pueden jugar un rol determinante en las transiciones de un estado a otro.

## **ABSTRACT**

Floodplain, or “oxbow” lakes, constitute a distinct aquatic environment in Amazonia. These lakes are important far beyond the area they occupy because they are hotspots of productivity. The top predator of the lake ecosystem, the giant otter, *Pteronura brasiliensis*, weighs up to 35 kg, almost as much as a jaguar, yet the area of lake habitat needed to support one otter is about 100 times less than that required by a jaguar. Lakes are more productive than the forest from the perspective of top predators because the phytoplankton at the base of the food chain is edible (by zooplankton), whereas much of the productivity of a forest goes into inedible wood.

We became interested in floodplain lakes after an exceptionally intense and prolonged flood in January, 2003. Prior to the flood, Cocha Cashu had been in a phytoplankton dominated state for at least 30 years, but after the flood, the lake began to undergo a series of radical transformations that involved the entire community of organisms dependent on the aquatic environment. From 2003 to 2006 the lake switched repeatedly between a state in which phytoplankton dominated and one dominated by submerged macrophytes (vascular plants, not algae). Then, in late 2006, a floating plant, *Pistia stratioides*, exploded and covered most of the surface of the lake. The floating macrophyte state has two major consequences for the ecosystem. First, the carpet of vegetation on the surface blocks the entry of light into the water column and second, oxygen produced by *Pistia* is released into the atmosphere, so that none of it serves to oxygenate the water. Consequently, fish and other aquatic organisms are unable to survive in the nearly anoxic environment. After *Pistia* took over the lake, the fish community collapsed and predators that depend on fish, such as birds, caimans and otters, fell to very low numbers or disappeared altogether (otters) (Davenport, 2008).

Intrigued by these remarkable changes in the lake ecosystem, we collaborated with a PhD student at Duke, Alana Belcon, in an effort to reconstruct a historical record of changes in the state of Rio Manu lakes using Landsat images. Dr. Belcon compiled a 25-year record for more than 20 lakes and found that some had changed state frequently, others rarely, and still others not at all (Belcon *et. al.*, en revisión). These findings presented us with an opportunity to gain insights into the factors that were driving the changes in lake state. If we could measure the properties of lakes that had changed states repeatedly, and of lakes that had remained stable throughout the 25-year period, any consistent differences in these properties could suggest what the critical factors promoting stability or instability might be. We thus undertook a survey of Rio Manu floodplain lakes in July-September, 2012 in which we measured the properties of 27 lakes. The article that follows describes the various states we have observed to occur in Rio Manu lakes and discusses some of the mechanisms that might play determining roles in driving the transitions from one state to another.

## INTRODUCCIÓN

Los lagos de la llanura inundable, con frecuencia llamados ‘cochas’ o ‘lagos de herradura’ constituyen un ambiente acuático distintivo de la Amazonía, especialmente a lo largo de las secciones medias y altas de los ríos de ‘aguas blancas’ que acarrearán sedimentos. Las lagunas de herradura se forman cuando las aguas de inundación cortan el angosto cuello de un meandro, creando un ‘atajo’ en la curva pronunciada y aislándola del canal principal del río.

El término ‘herradura’ implica una curva, y estos lagos están normalmente curvados sobre ellos mismos, por lo cual sus extremos son adyacentes. El lago llena el antiguo canal del río y puede medir desde unos cientos de metros hasta varios kilómetros de largo.

Los lagos de herradura amazónicos pueden ser enormemente productivos. La presencia de lobos de río (*Pteronura brasiliensis*) en muchos de ellos provee una buena demostración de ello. Los lobos de río son los principales depredadores del sistema lacustre, y se alimentan de peces a la cabeza de la cadena alimenticia. Una familia de 3-8 lobos puede ocupar un solo lago, y obtiene, en esencia, toda su comida del cuerpo de agua. Un adulto maduro pesa entre 30 y 35 kilos, un masa corporal comparable a la de un puma (25-30 k) o un jaguar (30-40 k). Para hacer una comparación específica, consideremos el caso de Cocha Cashu, que posee una superficie cercana a las 24 hectáreas. Muchos lobos, digamos que entre 5 y 30 kilos cada uno, pueden vivir todo el año en el lago cuando este se encuentra en estado de fitoplancton (más de ello líneas abajo).

Por lo tanto, cuando la luz solar cae sobre las 24 hectáreas de Cocha Cashu, y se procesa toda la cadena alimenticia, resulta una producción suficiente como para alimentar 150 kilos de biomasa de nutrias. Esto contrasta con la cantidad de hábitat necesario para soportar una hembra reproductiva de jaguar: cerca de 200 km<sup>2</sup>. Es posible, además, que esta hembra deba compartir su territorio con una de sus crías, un puma y con un jaguar adulto. Todos estos felinos depredadores suman una biomasa de casi 100 kilos, sostenidos por 200 km<sup>2</sup> de hábitat forestal, es decir un kilo de depredador por cada 2 km<sup>2</sup> de hábitat. Si hacemos el cálculo paralelo para los lobos de río, el área de lago necesitada para sostener un kilo de estos animales es solo 0.016 km<sup>2</sup>. Según esta medición, el ambiente lacustre es  $2.0/0.016=125$  veces más productivo en cuanto a las presas que son consumidas por los depredadores mayores.

Desde este punto de vista, las cochas amazónicas constituyen uno de los habitats más productivos de la Tierra. Sin embargo, a la luz de este hecho, es extraño que hayan sido tan poco estudiados. Hasta donde sabemos, en el Perú, estos lagos no han recibido prioridad alguna desde el punto de vista científico.

Aunque las cochas o lagos amazónicos pueden ser maravillosamente productivos, no todos muestran tal productividad, y un lago determinado puede ser productivo un año y no serlo el siguiente. Esta inconsistencia se debe al hecho de que las cochas amazónicas pueden atravesar diversos estados, y bajo la influencia de drivers, pueden cambiar de un estado a otro

(Scheffer, 1998). Este descubrimiento fue una sorpresa para nosotros luego de una inundación sin precedentes en Cocha Cashu, entre el 19 al 23 enero de enero de 2003. Antes de la inundación, Cocha Cashu había permanecido en un estado dominado por fitoplancton durante 30 años, desde 1973 a 2003. Naturalmente, asumimos que dicho estado era una condición permanente y la única que podía ocurrir en una cocha de ese tamaño y profundidad como Cashu. Pero estábamos equivocados.

La inundación que abrió nuestros ojos a la inestabilidad de los estados en las cochas fue la más profunda y prolongada en al menos 30 años (Davenport, 2008). Las aguas alcanzaron la altura de los tobillos dentro de los edificios durante cuatro días. Meses después de este evento, la cocha comenzó a experimentar cambios que nunca antes habíamos observado. En la temporada seca del mismo año (2003), la vegetación subacuática (*Najas spp.*) apareció en las aguas superficiales en ambos extremos de la cocha y a lo largo de las orillas del lado menos profundo. Dicha vegetación subacuática (denominada SAV en la literatura profesional por nombre en inglés: “submerged aquatic vegetation”) consiste en plantas vasculares que crecen y se reproducen íntegramente bajo el agua (algunas veces son llamadas macrofitas sumergidas). Sus hojas tienden a estas finamente divididas, como las de los espárragos. Vistas desde arriba estas macrofitas parecen el dosel de un bosque con sus coronas emergentes, niveles bajos y claros entre ellos.

En 2003, la SAV ocupaba solo una pequeña porción de la cocha—áreas superficiales que constituían entre 10 a 20% de la superficie— pero los efectos se extendieron a toda la cocha, mayormente en la zona de mayor claridad de las aguas. Debido a que la mayor productividad fotosintética del lago era realizada por la SAV, hubo una menor cantidad de energía que fluyó hacia la cadena alimenticia normal de fitoplancton, zooplancton, así como peces que se alimentan de zooplancton y peces (piscívoros). De forma consecuente, Cashu no fue capaz de soportar una población de lobos de río. Al derivarse la productividad del lago hacia el SAV hubo poca productividad fue hacia el zooplancton y los peces pequeños que sirven de alimento a las especies más grandes. Los peces de los que se alimentan los lobos de río comenzaron a escasear. El grupo de lobos residentes en el lago antes de la inundación de 2003 abandonaron su territorio y no volvieron a ser vistos. Siguiendo este mismo patrón, el número de caimanes y aves piscívoras se precipitó en 2003 (Davenport, 2008).

Entre 2005 y 2005, Cashu cambió de forma regular entre estados dominados por fitoplancton durante la temporada de creciente y estados dominados

por SAV en la temporada seca. A lo largo de todo el periodo, los lobos, los caimanes y las aves piscívoras permanecieron escasas en comparación con el periodo previo a la inundación. Entonces, en otro cambio que nos tomó nuevamente por sorpresa, Cashu cambió de un estado SAV, a finales de 2005, a un estado de macrofitas flotantes a comienzos de 2006. En este caso, la macrofita flotante dominante fue *Pistia stratiotes*, una planta localmente conocida como “gamarrota”. En el espacio de casi tres meses, *Pistia* cubrió casi toda la superficie del lago. Cashu permaneció en este estado por los dos siguientes años, hasta 2008, cuando *Pistia* comenzó a menguar (Scheffer *et al.*, 2003).

El estado de plantas acuáticas flotantes es poco menos que un desastre para los habitantes comunes de una cocha. Durante la fase *Pistia*, Cashu permaneció casi sin lobos de río y aves piscívoras y solo albergó un puñado de caimanes pequeños. La pobreza del estado de *Pistia* se entiende fácilmente como una consecuencia de una redirección de la actividad fotosintética de subacuática a flotante, una inversión del estado normal que trae múltiples consecuencias. Primero, los peces y otros vertebrados acuáticos no comen *Pistia* u otras plantas flotantes como esta. Por ende, no existe una cadena alimenticia. La fotosíntesis llevada a cabo por la alfombra de *Pistia* llega al fondo solo cuando la *Pistia* muere. El gran aporte de materia orgánica es procesado por hongos, bacteria e invertebrados en un proceso de descomposición que consume oxígeno. Se dice que existe una gran BOD (demanda biológica de oxígeno, por sus siglas en inglés). Cuando el BOD es lo suficientemente alto, el fondo del agua se vuelve anóxico (falta de oxígeno) y nada que requiera de oxígeno para vivir crece en ese ambiente. Cuando esto pasa, un lago está esencialmente muerto, aunque por encima parezca alimentar a una densa alfombra de plantas flotantes que dan la apariencia de un verde saludable. En esta situación, la mirada es, sin duda, engañosa (Scheffer *et al.*, 2003).

En el relativamente corto periodo de 2003 a 2006, Cashu experimentó tres distintos estados, dominado y caracterizado por fitoplancton (el más productivo), vegetación acuática sumergida (SAV) y vegetación acuática flotante (FV-la menos productiva). La *Pistia* se disipó finalmente en 2008-2009 y desde entonces, la cocha ha alternado sus estados entre uno dominado por SAV en la temporada seca y otro dominado por fitoplancton durante el resto del año. Los lobos de río han retornado (un grupo diferente) y los caimanes y aves piscívoras (garzas y cormoranes) se han incrementado.

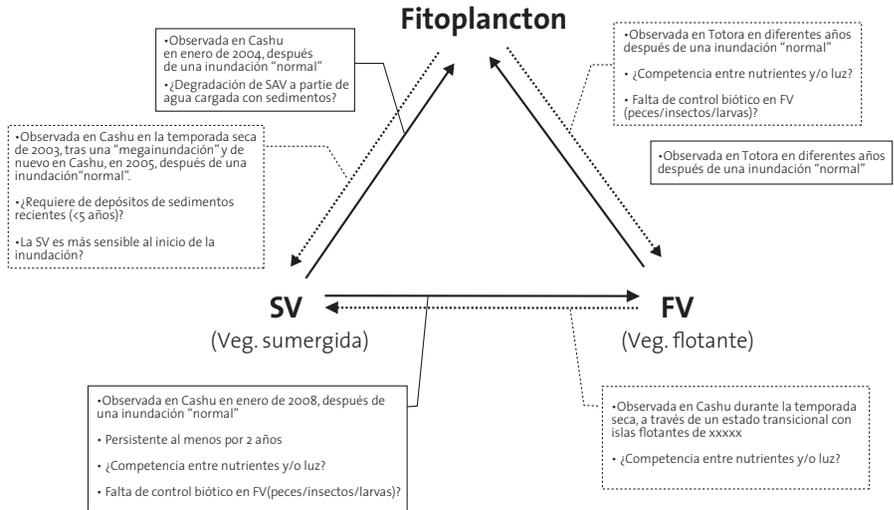


**Figura 1.** Tipos de cochas en el río Manu: (1) Fitoplancton (Maizal); (2) Moribundo (Gamarrota); (3) Vegetación flotante (Cocha #6); (4) Vegetación sumergida (Gallareta).

¿Por qué Cashu atravesó estos cambios cuando se mantuvo estable durante 30 años? ¿Qué fuerzas produjeron estos cambios? Casi con certeza podemos afirmar que la inundación de 2003 fue lo que produjo la inestabilidad inicial, pero ¿Por qué dicha inestabilidad persistió por una década a través de diversos cambio de estado? Estas son las preguntas que motivaron nuestra investigación.

Por supuesto, preguntas como estas rara vez tienen una respuesta simple. Para partir las grandes interrogantes en partes más pequeñas nos hemos preguntado acerca de las fuerzas que podrían haber generado las transiciones individuales entre estados, por ejemplo, ¿por qué se desarrolla la SAV en la temporada seca y desaparece en la temporada de lluvias? Sin tratar de responder la pregunta ahora, quiero explicar nuestro enfoque general, el cual intenta entender las circunstancias y fuerzas en juego que promueven cada tipo de transición.

Dado que existen tres estados básicos: fitoplancton, SAV y FV (vegetación flotante), existen seis posibles transiciones entre ellas (de ida y vuelta entre cada posible par de estados como se muestra en el diagrama). Desde la inundación de 2003, hemos observado cada una de estas posible transiciones en Cashu o en otras cochas del río Manu.

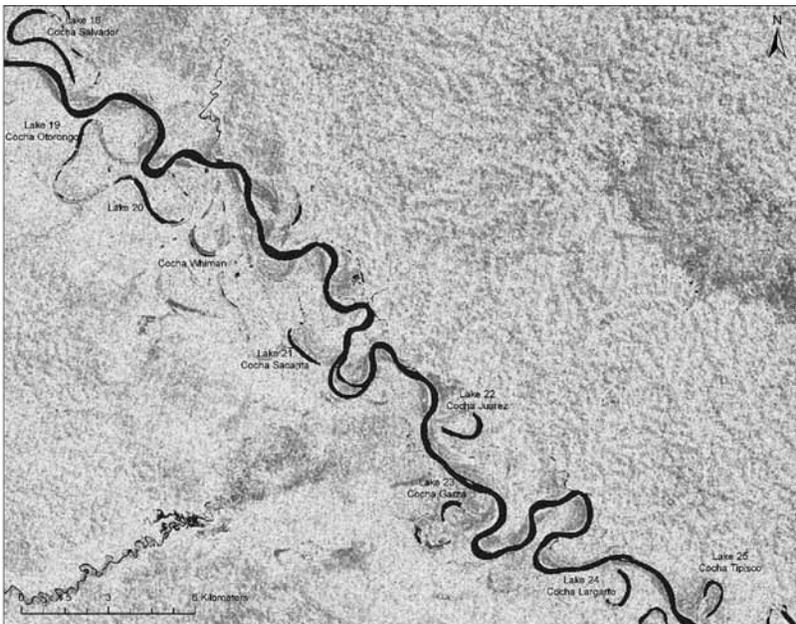
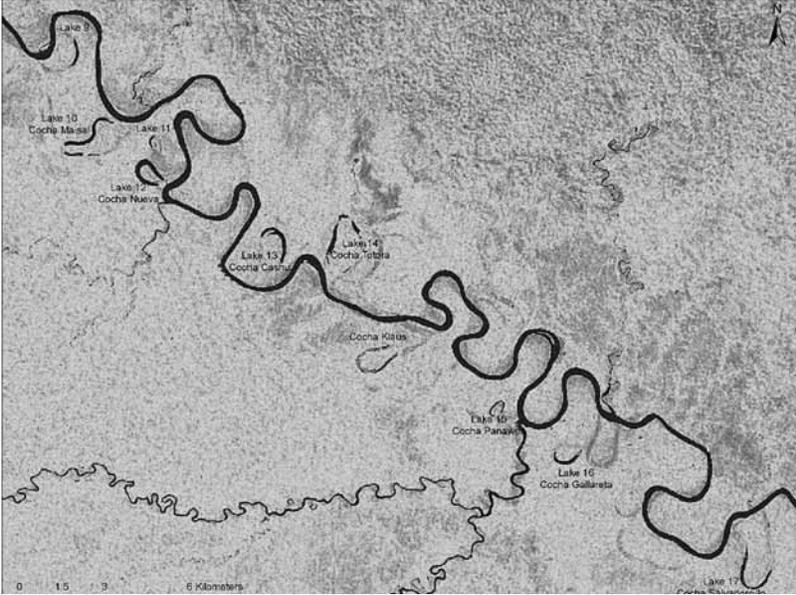
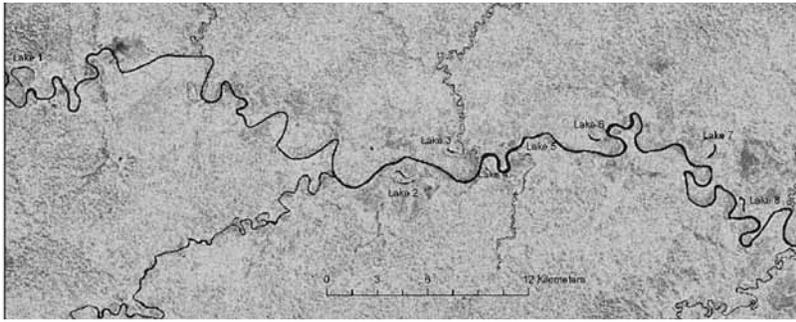


**Figura 2:** Tipos de cochas en el río Manu: (1) Fitoplancton (Maizal); (2) Moribundo (Gamarrota).

Recientemente, una colega de la Universidad de Duke, Alana Belcon, realizó un análisis de los cambios de estado en las cochas del río Manu a través del examen de imágenes secuenciales de Landsat VII. Cubriendo un periodo de casi 30 años, desde el comienzo de 1980 hasta el presente, las imágenes revelaron que algunas cochas han cambiado de estado con frecuencia mientras que otros no han cambiado (Belcon *et. al.*, en revisión). Este récord histórico es invaluable pues revela que ciertas condiciones y propiedades de las cochas las hacen vulnerables a los cambios de estado mientras que otras condiciones y propiedades los hacen resistentes. Pero, ¿cuáles son estas condiciones y propiedades?

Después de revisar el registro de cambios en las cochas del río Manu compilado por la Dra. Belcon, decidimos que las condiciones asociadas con vulnerabilidad vs. resistencia a los cambios de estado pueden ser descubiertos a través del examen directo de una muestra de las cochas del río Manu y mediciones de una serie de propiedades básicas como tamaño, profundidad, pH, estatus de nutrientes, vegetación, transparencia, edad, grado de aislamiento desde el río, y lo que podemos llamar conectividad —es decir, si la cocha posee un arroyo que fluye al río o no (Davenport, 2008; Dent *et al.*, 2002; Osorio *et al.*, 2011; Scheffer *et al.*, 2007). A las cochas que cuentan con conexiones las llamamos cochas fluyentes. Estas poseen la notable propiedad de perder nutrientes más que acumularlas (esto se explicará más adelante).

Figura 3



Nuestro programa de campo para 2012 se diseñó para aprovechar el trabajo de detección remota de la Dra. Belcon y hacer preguntas más específicas acerca de qué condiciones y propiedades de los lagos están asociados con los cambios de estado frecuentes. Para ejecutar nuestro plan de trabajo, visitamos un total de 27 cochas en el río Manu entre el 10 de julio y el 13 de setiembre de 2012. Comenzamos aguas arriba, en la cocha Sotileja y terminamos en Boca Manu, en la Cocha de los Valles (**Tabla 1**).

En la página anterior (**Figura 3**) se muestran los mapas de cochas existentes en las secciones alta, media y baja de la cuenca del río Manu (Belcon *et al.*, en revisión). Las imágenes muestran las ubicaciones de 25 cochas y sirven para dar una impresión general de la escala del proyecto. Sin embargo, existen cuatro advertencias que realizar. Primero, no visitamos todas las cochas que se muestran en las imágenes, en particular Cocha 1, Cocha 3, Cocha Klaus, Cocha 15, Cocha Whiman, Cocha 19. Segundo, al menos una cocha está mal nombrada: la cocha 25 se muestra como Tipishca, mientras que actualmente es la Cocha Brasco; Tipishca es la siguiente cocha aguas abajo (no se muestra). Tercero, visitamos cochas ubicadas aguas debajo de donde termina la imagen: Tipishca, Romero, Limonal, de los Valles. Cuarto, visitamos dos cochas que se habían formado luego de que fueran tomadas las imágenes: Sophuapa y Felipe. La lista completa de las cochas visitadas se encuentra en la tabla 1, comenzando con la quebrada Sotileja siguiendo el curso de las aguas.

## RESULTADOS

### Estados de las cochas

Las cochas del río Manu son muy variadas en tamaño, profundidad, antigüedad y conectividad. Con el objetivo de no perder información durante el proceso de clasificación, hemos reconocido una amplia variedad de tipos de cochas (tabla 1). Sin embargo, no todos ellos son asignables a uno de las tres principales cochas que se han descrito anteriormente. Se podría realizar una clasificación más simple si pudiéramos estar seguros sobre qué lagos son fluyentes y cuáles no, ya que esta es una distinción ecológica fundamental.

**Tabla 1.** Cochas visitadas durante julio-setiembre de 2012, sus áreas, estado biótico al momento de la visita y existencia de impactos antropogénicos.

Cocha	Área	Fecha	Tipo de cocha (jul-set 2012)	Influencia humana
C. Sotileja	11.0	16/07/12	Cubierta flotante continua, fluyente	Ninguna
C. #4	0.4	22/07/12	Cubierta flotante continua c/ estanque	Ninguna
C. Sophuapa	8.0	23/07/12	Fitoplancton (brazo muerto)	Ninguna
C. #5	0.8	22/07/12	Cubierta flotante continua c/ estanque	Ninguna
C. #6	4.0	14/07/12	Cubierta flotante suelta de Pistia	Ninguna
C. #7	7.0	14/07/12	Cubierta flotante continua, 100%	Ninguna
C. Vieja	5.0	25/07/12	Fitoplancton c/f, cubierta flotante continua y suelta	Pesca ocasional
C. Felipe	20.0	24/07/12	Fitoplancton (¿brazo muerto?)	Pesca regular
C. Gamarota	4.0	11/08/12	cubierta flotante continua y suelta, 100%	Ninguna
C. Maizal	25.0	10/08/12	Fitoplancton	Pesca ocasional
C. Secreta	0.7	08/08/12	Cubierta flotante continua, fluyente	Ninguna
C. Semperi	10.0	09/08/12	Fitoplancton	Pesca regular
C. Cashu	24.0	10/07/12	Fitoplancton	Investigación, no pesca
C. Totoro II	4.0	31/07/12	Cubierta flotante continua, fluyente	Ninguna
C. Gallereta	15.0	03/08/12	SAV	Ninguna
C. Salvadorcillo	6.0	25/08/12	Cubierta flotante continua, fluyente	Ninguna
C. Salvador	50.0	24/08/12	Fitoplancton	Turismo, no pesca
C. Otorongo	52.0	09/09/12	Cubierta flotante continua, fluyente	Turismo, no pesca
C. Sacarita	23.0	12/09/12	Fitoplancton con franja de <i>Pistia</i>	Ninguna

Cocha	Área	Fecha	Tipo de cocha (jul-set 2012)	Influencia humana
C. Garza	16.0	17/08/12	Fitoplancton c/ cubierta flotante continua	Ninguna
C. Juárez	30.0	16/08/12	Fitoplancton	Turismo, no pesca
C. Lagarto	23.0	19/08/12	Fitoplancton	Ninguna
C. Brasco	16.0	20/08/12	Fitoplancton	Ninguna
C. Tipisco	14.0	28/08/12	Fitoplancton	Ninguna
C. Limonal	9.0	27/08/12	Caño, no una cocha	Turismo, no pesca
C. Romero	12.0	26/08/12	Cubierta flotante continua, 100%	Ninguna
C. Los Valles	14.0	22/08/12	Cubierta flotante continua, fluyente	Pesca pesada

Las cochas fluyentes son alimentadas por quebradas pobres en nutrientes, cuyo movimiento se lleva el fitoplancton suspendido (ej. Cocha de los Valles). Por esta razón, en términos generales, las cochas fluyentes poseen bajos niveles de nutrientes críticos, como nitrógeno y fósforo. La luz solar fuerte alienta la rápida absorción de nutrientes y el crecimiento del fitoplancton, pero el movimiento direccional del agua se lleva al fitoplancton, junto con los nutrientes contenidos en sus células, hacia el canal y el río. Esto es, en las cochas fluyentes, el fitoplancton captura los nutrientes y los transporta fuera del sistema lacustre, empobreciendo el sistema y favoreciendo un estado alternativo dominado por cubiertas flotantes continuas (ej. Cocha 2, Cocha Totorá II, Cocha Salvadorcillo, etc.).

A través de un proceso que todavía no terminamos de entender, la mayoría si no todas las cochas fluyentes desarrollan alfombras de vegetación flotante dominadas por una de las siguientes especies macrofitas: *Panicum grande*, *Polygonum punctatum*, *Scirpus cubensis*. Todas estas plantas dominantes se propagan de forma vegetativa, vía estolones (brotes laterales) y presentan distribuciones “contagiosas”, es decir, forman cubiertas flotantes continuas. Con frecuencia, *Polygonum* crece en las aguas menos profundas, cerca de la orilla; *Panicum* es una zona intermedia y *Scirpus* es la zona más profunda, formando el límite exterior de una alfombra flotante. Intercalados con estas áreas ocupadas por estas especies dominantes tenemos un número de elementos menos comunes que contribuyen a la diversidad de este ensamble de plantas flotantes (**Tabla 2**).

**Tabla 2.** Algunas plantas acuáticas flotantes de la cuenca del río Manu, Perú.

Nombre	Familia	Algunos lagos donde se encuentra
<i>Equisetum giganteum</i>	Equisitaceae	Los Valles, Gamarrota, Salvadorcillo
<i>Acrostichum danaeifolium</i>	Pteridophyta	Gamarrota, Salvadorcillo, Los Valles
<i>Azolla</i> sp.	Pteridophyta	Otorongo, Gallareta, Los Valles, Maizal, Sacarita
<i>Cymbophyllum</i>	Pteridophyta	Los Valles
<i>Salvinia</i> sp.	Pteridophyta	Otorongo, Maizal
<i>Thelypteris interrupta</i>	Pteridophyta	Gamarrota, Salvadorcillo
<i>Echinoclorus macrophyllus</i>	Alismataceae	Garza
<i>Pistia stratiotes</i>	Araceae	Mayoría de cochas
<i>Scirpus cubensis</i>	Cyperaceae	Cashu, Otorongo, Los Valles, Salvadorcillo
<i>Juncus</i> so.	Juncaeeae	Garza
<i>Nuphar</i> sp.	Nymphaeaceae	Secreta, Gallareta
<i>Panicum grande</i>	Poaceae	Mayoría de cochas
<i>Eulophia alta</i>	Orchidaceae	Maizal
<i>Habenaria</i> RF#3368	Orchidaceae	Maizal, Gallareta, Salvador, Salvadorcillo
<i>Limnobium</i> sp.	Hydrocharitaceae	Los Valles
<i>Hydrocotyl</i> sp.	Apiaceae	Sotileja, Sacarita
<i>Asteraceae</i> sp.	Asteraceae	Gallareta, Sacarita, Maizal, Salvador
<i>Mikania micrantha</i>	Asteraceae	Cashu
<i>Begonia</i> sp.	Begoniaceae	Cashu, Gallareta, Maizal
<i>Tetralocularia pennellii</i>	Convolvulaceae	Sacarita, Sotileja, Salvador
<i>Fabaceae</i> sp.	Fabaceae	Maizal, Sotileja, Salvador, Salvadorcillo
<i>Utricularia</i> sp.	Lentibulariaceae	Gallareta, Sotileja, Salvadorcillo
<i>Centropogon cornotus</i>	Lobeliaceae	Sotileja
<i>Hibiscus peruvianus</i>	Malvaceae	Sotileja, Salvador, Salvadorcillo
<i>Ludwigia helminthoriza</i>	Onagraceae	Otorongo, Juárez, Maizal
<i>Ludwigia</i> sp.	Onagraceae	Garza, Salvador, Salvadorcillo
<i>Polygonum</i> sp.	Polygonaceae	Mayoría de cochas

Las cubiertas flotantes continuas que se forman a lo largo de los márgenes de las cochas fluyentes tienen una morfología característica. Primero, como se menciona líneas arriba, las diversas zonas o parches ocupadas por especies dominantes son “monodominantes” y se mantienen juntas gracias a las raíces y estolones entrelazados. Estas alfombras se extienden desde las orillas hacia el centro de la cocha, pero rara vez cubren la totalidad del cuerpo de agua (aunque hay excepciones como Cocha 7 y Cocha Romero). En su lugar, las alfombras forman una suerte de fringing meadows a cada lado de la cocha, dejando una banda de aguas abiertas en el centro a través de la cual se presume que fluye la corriente. En un caso típico, el antiguo canal del río puede medir 200 metros de ancho. De este 150-180 m puede estar ocupado por praderas flotantes, dejando solo 20-50 m de aguas abiertas (Cochas Totorá II, Salvadorcillo, Los Valles). Por lo tanto,  $\frac{3}{4}$  o más de la superficie potencial de una cocha puede estar cubierta por vegetación flotante, que impide el ingreso de luz solar, y por lo tanto la fotosíntesis, en la mayor parte del cuerpo de agua.

Un aspecto sorprendente, incluso contrario a la intuición, de las cochas fluyentes es que la profundidad del agua en el margen exterior de la banda de vegetación flotante es bastante variable y no es fácil de predecir por la profundidad máxima de la cocha. Entonces, encontramos en una cocha que la alfombra flotante terminaba a una profundidad de 0.6 metros, mientras que en otro lago se extendía hasta los 2.5 metros. Por lo tanto, algo más que la profundidad del agua en la temporada seca regula la extensión exterior de las alfombras flotantes. Uno puede pensar que el flujo de nutrientes y la velocidad del agua son factores importantes pero esto es pura especulación. La velocidad del agua y el incremento de la profundidad durante las inundaciones pueden ser otros factores importantes.

## DISCUSIÓN

Mientras que las cochas fluyentes pierden nutrientes de forma continua debido al flujo que escapa hacia el río, los lagos aislados retienen nutrientes, que los hacen mucho más productivos. Aunque pocas cochas están completamente libres de la influencia de arroyos o el río, algunas, como Cocha Cashu, no tienen ingreso o salida permanente y se encuentran realmente aislados durante la temporada seca. Tres procesos resultan en la acumulación de nutrientes en las cochas aisladas. El primero, árboles altos, festoneados con lianas, sobresalen por encima del agua a lo largo de los márgenes. La lluvia de hojas muertas, flores, frutos, semillas y ramas finas deposita material orgánico en la cocha. La cantidad es cerca de 1-2 kilos de materia seca por metro cuadrado por año. Para una cocha mediana, como Cashu, la hojarasca contribuye a la economía del cuerpo de agua con varias toneladas

al año de nutrientes cargados de materia orgánica. Segundo, cada cocha posee una cuenca en el bosque circundante, aunque esta sea pequeña. Asimismo, los nutrientes liberados por la descomposición de la hojarasca en la cuenca de la cocha constituye otra fuente de enriquecimiento. Finalmente, las cochas aisladas son recargadas por el agua de lluvia (o alimentadas por la napa freática subterránea). En cualquier caso, el agua que ingresa contribuye con bajas concentraciones de nutrientes al cuerpo de agua. Para compensar estos aportes está la evaporación de la superficie, especialmente durante la temporada seca. Cashu, por ejemplo, pierde medio metro de profundidad de forma rutinaria, debido a la evaporación, durante una temporada seca intensa. El agua evaporada no contiene nutrientes, por lo que la cocha experimente una ganancia neta de nutrientes.

Todas las cochas examinadas son servidas por un canal de salida que extrae el exceso de agua al río en tiempos de alta precipitación. Estos canales tienden a secarse durante la temporada de estío, pero pueden transportar agua durante los periodos húmedos. Una lluvia fuerte, complementada por la escorrentía local, puede incrementar el nivel de la cocha y generar flujo de salida. La lluvia tiene el efecto de diluir el contenido de nutrientes de la cocha en proporción directa con la cantidad de precipitación. Sin embargo, una lluvia intensa en las cabeceras del río incrementará el nivel de este y producirá un flujo contrario del agua en el canal de salida de la cocha. Mientras que el flujo de salida consiste principalmente en agua de la cocha mezclada con agua de lluvia, baja en nutrientes, el flujo de ingreso del río lleva sedimentos frescos al lago que luego se aloja en el fondo.

El agua de río, llena de sedimentos, puede transportar una carga de nutrientes frescos a la cocha, aumentando el contenido de nutrientes en el agua. Otra consecuencia de las incursiones del agua de río es que los sedimentos depositados en el fondo de la cocha, reducen la profundidad de la cocha de forma continua. La deposición de los sedimentos fluviales parece ser el principal mecanismo de envejecimiento de una cocha.

Nos dimos cuenta hace muchos años, a partir de la observación de Cocha Cashu vs. Cocha Totora que los lagos envejecen a diversos ritmos. Cocha Cashu es un lago bastante aislado del río, por lo tanto este debe elevar su caudal en varios metros antes de que el agua sea forzada a ingresar al canal hacia el lago, fenómeno que ocurre solo unas pocas veces durante el año. En contraste, Cocha Totora, que es un lago de tipo fluyente, está conectado al río a través de un arroyo permanente que une al lago de forma directa con el río. Cada vez que el río crece –incluso apenas un metro– el agua es dirigida hacia la cocha y esta recibe una carga de sedimentos.

Así, en el periodo de 40 años, observamos la desaparición gradual de cocha Totorá. El agua se hizo cada vez menos profunda hasta que a inicios del año 2000 no se pudo navegar en ella en canoa. Tiempo después, todo lo que quedo de ella durante la temporada seca fue un lodazal. Finalmente, en el transcurso de casi tres años, un denso pastizal de *Panicum* se esparció sobre el lodazal y Totorá dejó de existir. Mientras tanto, en el mismo periodo, Cashu ha permanecido esencialmente sin cambios, parece la misma que en 1973 cuando la vi por primera vez, y su profundidad ha permanecido constante.

Hemos usado los ejemplos de las Cochas Cashu y Totorá para enfatizar las diferencias entre las cochas aisladas y las conectadas (fluyentes). Entre ambos extremos representados por estas cochas existe un espectro de estados intermedios. Algunos pueden recibir arroyos que fluyen cargados de agua durante la temporada de creciente pero corren casi vacíos o se secan por completo durante la estación seca. Estos lagos persisten en un estado de fitoplancton o desarrollan fringing mats de vegetación flotante? La respuesta es que no sabemos. Otra situación encontrada aparece cuando un arroyo ingresa a mitad del lago y deposita una suerte de represa de sedimentos que cierra uno de los brazos de la cocha (referido aquí como “brazo muerto”), de forma que la mitad de la cocha queda aislada o semi aislada mientras que la otra experimenta el flujo del arroyo. Encontramos estas condiciones, por ejemplo, en la Cocha Sophuapa. Dichas condiciones intermedias entre los extremos de aislamiento vs. conexión por un arroyo permanente crea ambigüedades tanto en las características de las cochas como en nuestra habilidad para interpretarlas. De hecho, algunas cochas no encajan claramente en una u otra de las categorías señaladas.

Queda mucho por hacer todavía antes de entender por complete todos los mecanismos ambientales que causan los cambios de las cochas de un estado a otro. Los datos reunidos en nuestra expedición constituyen solo el comienzo. Aunque existen muchos vacíos en nuestro conocimiento, uno parece ser particularmente importantes, y es nuestro desconocimiento de los regímenes hidrológicos de muchas de las cochas del río Manu. El agua puede fluir hacia dentro o fuera de las cochas entre las coberturas flotantes sin ser visible a los ojos de un observador en una canoa o kayak desde la superficie. Por ejemplo, el drenaje de Cocha Cashu, un lago que conocemos muy de cerca, es invisible desde el mismo lago, pero visible si un camina a través del bosque circundante. Otro aspecto importante del régimen hidrológico de la cocha es qué tanto fluctúa el agua a lo largo del año, en otras palabras, el aislamiento de la cocha. Los lagos que experimentan grandes fluctuaciones, como muchos de los ubicados arriba de Tayakome, son drenados varias veces y pueden

perder nutrientes y peces durante la temporada de lluvias, mientras que las cochas más estables son probablemente acumuladoras de nutriente y por lo tanto más productivas. Aportes de sedimentos de los ríos son claves para determinar la longevidad de las cochas, pero también pueden contribuir con el aporte de nutrientes. Las respuestas, incluso a las preguntas más básicas, permanecen sin contestar. Por ejemplo ¿las cochas reciben más nutrientes a partir de los sedimentos del río o de la hojarasca y la escorrentía del bosque circundante? Por lo tanto, hay todavía mucho que aprender, un hecho que esperamos sirva de inspiración para otros investigadores para usar nuestras observaciones como una base sobre la cual sostener sus trabajos futuros.

## LITERATURA

Belcon, A.U., J.J. Swenson, S.C. Fritz, L.C. Davenport, J.W. Terborgh, P.A. Baker, en revisión. A Twenty-three Year Timeline of Ecological Stable States and Regime Shifts in Amazon Oxbow Lakes. Presentado al Diario Internacional de SIG.

Davenport, L.C. 2008. Behavior and ecology of the giant otter (*Pteronura brasiliensis*) in oxbow lakes of the Manu Biosphere Reserve, Peru. Ph.D. thesis, University of North Carolina – Chapel Hill. Disponible de <http://www.proquest.com> (publication number AAT 3331036).

Dent, C.L., G.S. Cumming, S.R. Carpenter. 2002. Multiple states in river and lake ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 357: 635-645.

Osorio, D., J. Terborgh, A. Alvarez, H. Ortega, R. Quispe, V. Chipollini, L.C. Davenport. 2011. Ecology of Freshwater Fish 20: 619-627.

Scheffer, M. 1998. Ecology of shallow lakes. Chapman and Hall, London.

Scheffer, M., S. Szabó, A. Gragnani, E.H. van Ness, S. Rinaldi, N. Kautsky, J. Norberg, R.M.M. Roijackers, R.J.M. Franken. 2003. Floating plant dominance as a stable state. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 4040-4045

Scheffer, M., E.H. van Ness. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584: 455-466.







**4**

**LA DIMENSIÓN  
HUMANA**

# Resolviendo el conflicto “parque-personas” en el Manu, con la estrategia “Ocupar la Amazonía”

Douglas W. Yu<sup>1,2</sup> Glenn H. Shepard<sup>3</sup>, Julia Ohl-Schacherer<sup>2</sup>, Taal Levi<sup>4,5</sup>

## RESUMEN

1) Las actividades agropecuarias, la pesca y la caza de la población Matsigenka en el Parque Nacional del Manu se practican de manera sostenible y se estima que seguirán siendo compatibles con la protección de la biodiversidad en el Manu durante el siguiente medio siglo.

2) El Parque puede reducir aún más el efecto de la caza de subsistencia en los vertebrados invirtiendo en agua potable y mejores colegios en los asentamientos principales de Tayakome y Yomibato. Esto reducirá la creación de nuevos asentamientos en el futuro y reducirá la huella de la actividad humana en el Manu.

3) El albergue “Casa Matsigenka” ha sido un fracaso financiero pero ha resultado crucial en el acercamiento entre los Matsigenka y la administración del Manu, después de décadas de conflicto y desconfianza mutua.

4) Nosotros proponemos una estrategia que llamaremos “Ocupar la Amazonía” para reforzar la representación política de las comunidades y Federaciones indígenas, incluyendo a los Matsigenka del Manu como contrapeso a los intereses de recursos comerciales, haciéndolo de manera sostenible mejorando

<sup>1</sup> State Key Laboratory of Genetic Resources and Evolution, 32 Jiaochang East Rd., Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan 650223 China

<sup>2</sup> School of Biological Sciences, University of East Anglia, Norwich Research Park, Norwich, Norfolk NR47TJ UK

NOTE: based on “Occupy Wall Street”

la salud y la educación de los indígenas y conservando sus estilos de vida. *Es el deseo de las poblaciones indígenas mantener sus ecosistemas intactos.* El ejercicio de los derechos legales de los indígenas protegerá a las reservas y parques nacionales frente a la explotación comercial a gran escala, la construcción de carreteras y al recorte de su territorio.

## ABSTRACT

1) Farming, fishing, hunting, and agriculture by the Matsigenka population in Manu Park are all sustainably practiced now and are projected to remain highly compatible with biodiversity protection in Manu for the next half century.

2) The park can ethically further reduce the long-term effect of subsistence hunting on large vertebrates by investing in potable water and better schools in the two main settlements of Tayakome and Yomybato. This will reduce the incentive to establish new settlements in the future and therefore reduce the footprint of human activity in Manu.

3) The "Casa Matsigenka" lodge has been a financial failure but has resulted in a crucial rapprochement between the Matsigenka and the Manu Park administration, after decades of mutual distrust and conflict.

4) We propose a strategy, which we call Occupy Amazon, to strengthen the political representation of indigenous communities and federations, including the Manu Matsigenka, as a counterbalance to commercial resource interests, and to do so sustainably by improving indigenous health and education and preserving lifeways. Indigenous populations already strongly desire to maintain intact ecosystems. The exercise of indigenous legal rights will protect indigenous reserves and national parks from large-scale commercial exploitation, road-building, and de-gazetting.

## INTRODUCCIÓN

Nuestra historia comienza con el libro *Réquiem por la naturaleza*, escrito por nuestro querido amigo y mentor John Terborgh (1999). Él sostiene que, en el largo plazo, el Manu pasará imperceptiblemente de ser un parque nacional a ser una reserva para sus habitantes indígenas.

---

NOTE: An English-language version is available at  
[eastanglia.academia.edu/DouglasYu](http://eastanglia.academia.edu/DouglasYu)

3 Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém do Pará, Brazil

4 Cary Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York 12545 USA

5 Department of Biology, University of Florida, Gainesville, Florida 32611 USA

Terborgh afirma que al principio las actividades de subsistencia, impulsadas por el rápido crecimiento de la población, ocasionarán una pérdida de los principales depredadores y de los dispersores de semillas, especialmente los primates, ocasionando un efecto de cascada en la biodiversidad. Segundo, conforme la población indígena aumenta su compromiso político y comercial con el mundo fuera del parque, habrá presión para que se abra a la extracción comercial.

Esta es una amenaza seria, lenta y fundamental para el futuro del Parque Nacional del Manu y es un ejemplo modelo del mismo problema que enfrentan las reservas tropicales indígenas y los parques habitados por humanos en toda la Amazonía. Empezamos, por lo tanto, un proyecto de investigación en 2004, el mismo que fue financiado por el Leverhulme Trust, para cuantificar el volumen de la amenaza para encontrar soluciones realistas.

Nuestras preguntas eran:

- 1) ¿Cuáles son los efectos presentes y futuros de la caza y la actividad agropecuaria en el Manu?
- 2) ¿Qué opciones realistas y éticas existen para reducir los efectos perjudiciales de la caza y la actividad agropecuaria en el Manu?
- 3) ¿Cuáles son las fuentes de conflicto potenciales en el futuro entre los habitantes indígenas y la administración del parque? ¿Puede solucionarse dicho conflicto?

### **Habitantes indígenas del Parque Nacional del Manu**

Nuestra atención se centra en los habitantes Matsigenka establecidos en el Manu, aproximadamente unas 500 personas distribuidas en cuatro asentamientos: Yomibato, Tayakome, Sarigemini y Maizal (**Figura 1**). La distribución por edad está sesgada hacia una población joven. Por ejemplo, en Tayakome, 97 de sus 173 habitantes (57%) son menores de 15 años.

Esta distribución es en parte el resultado de una alta mortalidad que comenzó en el año 1979 cuando el Instituto Lingüístico de Verano fue obligado a dejar el Manu, llevándose las instalaciones de atención sanitaria. Entonces la tasa de mortalidad infantil llegó a un 60%. El legado de tan terrible periodo ha contribuido a un sentimiento pro-natalidad entre la población Matsigenka actual.

Nuestro último estimado de la tasa de crecimiento es de 4.5%, lo cual se traduce en un tiempo de duplicación de 15 años (Ohl-Schacherer *et al.*, 2007).

Los Matsigenka mantienen un patrón muy tradicional de caza con arco y flecha y de agricultura de supervivencia (**Figura 6**). La persistencia en el uso de arcos y flechas proviene de una prohibición de la administración del Parque de usar armas de fuego impuesta por los bajos ingresos y por la convicción que el ruido de las armas de fuego dispersa a los primates.

Además de los Matsigenka, hay otras poblaciones indígenas que viven en las regiones fronterizas del Manu, todas ellas están muchísimo más integradas al mercado que los Matsigenka del Manu (**Figura 1**). Al otro lado del espectro, hay también varios grupos indígenas que están en gran medida o totalmente aislados del mundo y son unos cuantos centenares (**Figura 6**). Aunque no tenemos datos demográficos, nuestra impresión es que el tamaño de estas poblaciones ha aumentado debido a la inmigración desde fuera del parque. Se encuentra una historia antropológica completa del Parque del Manu en Shepard *et al.* (2010).

## **Efectos actuales y futuros de la caza y de la actividad agropecuaria en el Parque Nacional del Manu**

**Agricultura:** el principal cultivo Matsigenka es la yuca (*Manihot esculenta*) seguida por el maíz, el plátano, la calabaza y una gran variedad de otros tubérculos, frutas, plantas medicinales y otras especies útiles (Ohl *et al.*, 2007) Una vez al año, cada hogar Matsigenka limpia y cultiva un nuevo jardín de aproximadamente 0.5 ha. Los hombres limpian la tierra durante toda la estación seca y son necesarias varias semanas para derribar los árboles sin ayuda de motosierras. La vegetación recogida se pone a secar hasta el final de la estación seca y es quemada entre agosto y setiembre. La siembra se realiza justo antes que empiecen las lluvias. A la chacra se le da mantenimiento, eliminando la mala hierba hasta que crecen las hojas. Un campo es productivo durante dos o tres años y se vuelve a plantar anualmente. Después que cae la producción y la mala hierba vuelve a prosperar, se plantan algunas semillas de árboles y el jardín queda para la sucesión secundaria, dominada por la *Cecropia sciadophylla* (*yaaroshi*).

Algunas parcelas no cultivadas se dejan libres hasta por dos años, pero la mayoría se vuelven a limpiar después de diez o hasta 25 años. Hasta las parcelas más antiguas son más fáciles de limpiar que el bosque primario, debido a la preponderancia de los árboles pioneros blandos. Sin embargo, la mayoría de las actividades del despeje se lleva a cabo aun en el bosque primario (Ohl *et al.*, 2007)

Por lo tanto, preguntamos cuánto terreno se necesita para sustentar la agricultura de “roza y quema” (Ohl *et al.*, 2007). Clasificamos la tierra alrededor de los asentamientos Matsigenka para identificar las parcelas que se consideran adecuadas para el cultivo. Luego utilizamos la fórmula de Brush (1975) para calcular la cantidad máxima de personas (Ps) que puede ser sostenidas indefinidamente por esta agricultura, suponiendo que hay algún periodo sin explotar lo suficientemente largo para recuperar la fertilidad total.

$$Ps = D \times \frac{A}{C \times (A + B)}$$

**A** es el promedio del periodo de cultivo (dos años), **B** es el periodo sin explotar, **C** es el tamaño de la parcela por persona (0.07 hectáreas, estimado con medidas directas). Para **B**, utilizamos estimados de 20 a 50 años para bosques altos (no inundables) y de diez años para bosques bajos, que ocasionalmente son inundados por el río. La **D** es la cantidad total de tierra arable en cada escenario.

Consideramos dos situaciones. En la primera, **D** incluía la tierra que estaba dentro de los 4 km, desde el río Manu y sus principales tributarios y era plano (<10 de inclinación) y bien drenada (tipo Fluvisols-Cambisols). La **D** excluía el área para turistas y aquellas áreas donde hubiera indígenas no contactados. Esto nos dio un total de 30,945 hectáreas para las parcelas bajas y 15,897 para las parcelas altas, que, juntas, pueden sostener 82,414-94,325 personas indefinidamente, dependiendo del periodo de descanso.

En el segundo escenario, incluimos solamente las parcelas adecuadas dentro de un perímetro de 500 metros a partir de los asentamientos Matsigenka de Tayakome y Yomibato, que es donde se encuentran la mayoría de las parcelas. Esta zona muy restringida contiene solamente 690 hectáreas de tierras bajas y 90 hectáreas de bosques altos, pero puede igualmente sostener indefinidamente a 2,138-2,813 personas. Los Matsigenka declaran que la tierra cultivable es abundante y que solamente consumen aproximadamente la mitad de la producción de cualquier parcela. El resto es un seguro pero también simplemente el resultado de la facilidad para cultivar alimentos.

Considerando que la población actual solo comprende unas 500 personas, está claro que la agricultura de “roza y quema” requiere, y requerirá por décadas solamente una pequeña cantidad de las tierras del Manu. La conservación de la agricultura y la biodiversidad en el Manu no están en conflicto.

**Caza:** la proteína de la dieta Matsigenka se basa en una combinación de pesca y caza. No tenemos información alguna sobre la pesca, pero, en cualquier caso, es probable que la pesca tenga menor impacto sobre la dotación de peces del Manu de la que tiene la agricultura en el bosque, debido a la alta productividad de los ríos. La caza de grandes vertebrados, por otro lado, representa el costo más alto en la biodiversidad debido al asentamiento humano. Los Matsigenka aprecian la carne de los monos choros y maquisapa por sobre todas las cosas. Sin embargo, estas dos especies no solo son importantes por sí mismas, también son dispersores clave de semillas y ayudan a mantener la diversidad de las especies de árboles (Terborgh *et al.*, 2008). Estas dos especies son especialmente vulnerables debido a la caza (Peres, 1990).

En 2004-2005 utilizamos un monitoreo participativo en los cuatro asentamientos Matsigenka para cuantificar las especies que se caza y en qué cantidades se realiza (los detalles metodológicos en Ohl-Schacherer *et al.*, 2007). Estos datos constituyen un "perfil de cantidad obtenida" y pueden compararse con las medidas históricas de la cantidad obtenida que se había registrado desde 1988. Si una especie está siendo exterminada por la caza, entonces debería declinar en el tiempo como una proporción de la cantidad total obtenida.

Durante más de un año, 99 cazadores registraron 2,089 individuos, para un total de 15,875 kg de presa despellejada, el equivalente a 30 piezas de ganado vivo de los Estados Unidos. Usamos el 'venerable' índice de Robinson y Redford (1991) para determinar qué especies se cazaban de manera no sostenible dentro de los cotos de caza de Tayakome y Yomibato. El coto de caza es un área con un radio circular de 10 km alrededor del perímetro del asentamiento, que representa la distancia máxima a la cual uno puede moverse durante una incursión de caza de un día.

Identificamos cinco especies: mono maquisapa, mono choro, paujil, la pava de monte y la huangana. Es importante notar que el índice Robinson y Redford es conocido por sobrestimar el rendimiento máximo sostenible (RMS), lo cual significa que una especie está siendo sobreexplotada cuando la cantidad excede el RMS Robinson y Redford. Sin embargo, los monos choro y maquisapa no mostraron síntomas estadísticos de disminución desde 1988, y por lo tanto, no hubo evidencia que, a pesar de la explotación local, la abundancia de estas especies estuviera disminuyendo. De manera similar, el consumo per cápita entre 2004-2005 no mostró disminución si se compara con los datos de 1988. Más bien encontramos que las especies que son más vulnerables a la caza se capturan a mayor distancia de los asentamientos.

Juntos, estos datos son consistentes con la dinámica de origen y descenso: las poblaciones de monos choros y maquisapa están aumentando por poblaciones de fuera de los cotos de caza de cada asentamiento.

En conclusión, la caza durante el 2004-2005 fue sostenible, sin signos de disminución, excepto en la vecindad inmediata de los asentamiento Matsigenka. Pero, ¿qué se puede esperar en el futuro? No solamente crecerán las poblaciones Matsigenka en las siguientes décadas, sino que las poblaciones en crecimiento generarán nuevos asentamientos y existe la posibilidad concreta que los cazadores Matsigenka empiecen a usar escopetas, que son al menos diez veces más efectivas para matar las presas.

Para responder estas preguntas, creamos modelos (Levi *et al.*, 2009, Levi *et al.* 2011a; Levi *et al.*, 2011b). Para mayor simplicidad, modelamos solamente monos maquisapa, que tienen un menor crecimiento poblacional que los monos choros. Si los primeros pueden sobrevivir la cacería, suponemos que otras especies de crecimiento más rápido sobrevivirán también.

Cada asentamiento Matsigenka significa la disminución de las especies cazadas y crea una zona de disminución en el coto de caza que rodea a cada asentamiento. En nuestro modelo, proyectamos el crecimiento de estas zonas de disminución dentro de escenarios múltiples, en los cuales variamos (1) el número y la distribución espacial de los asentamientos Matsigenka (**Figura 1**) y el arma utilizada (**Figura 6**): flecha o escopeta. Nuestro arco de tiempo es de 50 años, durante el cual hacemos crecer a nuestra población de cazadores (131) hasta una población final de 770 cazadores para el 2059, con un total de población Matsigenka de 3,560 personas.

La respuesta corta es que dentro de 50 años, todos los escenarios muestran que la mitad o más del Manu seguirá conteniendo poblaciones de monos maquisapa según su capacidad de carga,  $25 \text{ km}^{-1}$ , incluso en el escenario más extremo, en el cual los cazadores utilizan escopetas y existen nuevos asentamientos a lo largo del río Manu, lo cual resulta en 13 asentamientos (**Figuras 2 y 3**).

En resumen, la caza de supervivencia es ahora compatible (Ohl-Schacherer *et al.*, 2007) y lo seguirá siendo (Levi *et al.*, 2009-2011b) con la protección de la biodiversidad en el Manu.

La razón de estos resultados es que los humanos son recolectores focalizados: las personas viven en aldeas y cazan en la mismas áreas. Esto significa que las grandes zonas del Manu ubicadas fuera de los cotos de caza de las aldeas no se

ven afectadas mayormente (con la excepción de las incursiones de varios días) y sirven como fuentes a largo plazo para los 'hundimientos' causados por la caza, como sostienen Ohl-Schacherer *et al.* (2007) (**Figura 4**).

Un segundo efecto, más sutil, de la recolección focalizada es que aunque crezca el número de cazadores en una aldea, su habilidad combinada de exterminar animales en la zona de caza no se incrementa de forma directamente proporcional. En su lugar, los cazadores *seudointerferen* los unos con los otros (**Figura 4**). Cuando un cazador caza un mono, esta muerte reduce temporalmente el éxito de otros cazadores en el área durante el mismo tiempo (quienes hubieran podido matar ese mono si no fuera por el primer cazador).

El fenómeno de la *seudointerferencia* da pie a una recomendación muy importante de políticas. Para minimizar el efecto de la caza en las especies que sirven de presa del Manu, la administración del parque puede invertir en escuelas y agua potable en los dos principales asentamientos Matsigenka. El agua limpia reduce la carga de enfermedades, lo cual reduce el estrés social, y reduce la fragmentación en la aldea. El tener mejores colegios desanima a las familias de separarse y de establecer nuevos asentamientos porque se crea un deseo enraizado entre los Matsigenka de educar a sus niños y las niñas postergarán los embarazos (**Figura 5**). Afortunadamente, la ONG "Casa de los Niños" ([www.houseofthechildren.org](http://www.houseofthechildren.org)) ha estado instalando sistemas de filtración de arena lenta en Tayakome y Yomibato (Proyecto Rainforest Flow). Esa ONG ha recibido mucho apoyo de la administración del Parque y necesita de nuestra ayuda para recaudar fondos y terminar el sistema en Yomibato.

Los asentamientos mayores tienen más cazadores *seudointerferentes* y este efecto es de particular importancia si los cazadores Matsigenka cambian al uso de rifles en el futuro. Presumimos, conservadoramente, que será imposible impedir este cambio o reducir su uso, pero la *seudointerferencia* reduce naturalmente el efecto exterminador general de la caza, sin importar que tipo de arma se utilice.

Así, hemos combinado la antropología, la ecología de campo y la creación de modelos para diseñar una solución de manejo contra la amenaza de la caza en el Parque Nacional del Manu. Esta solución es sólida para las generaciones futuras y se autoaplica, porque solamente las familias que se quedan en los asentamientos recibirán los beneficios de la infraestructura. Además, la solución es ética y por lo tanto políticamente realizable. Finalmente, nuestro modelo también encuentra que los efectos de la *seudointerferencia* no reduce materialmente la ingesta diaria de proteína porque los cazadores tendrán un acceso sostenido a

las poblaciones de animales que pueden cazar y que emigran de las áreas fuente y porque es también más factible apoyarse en los peces.

## ECOTURISMO

El objetivo de canalizar la aspiración de los Matsigenka del Manu de ganar dinero fue el ímpetu detrás de un proyecto financiado por Alemania para establecer un albergue de ecoturismo, conocido como “Casa Matsigenka” (Ohl-Schacherer *et al.*, 2008; Shephard *et al.*, 2008). El proyecto de US\$ 300,000 fue diseñado para crear una fuente de dinero económicamente sostenible para personas naturales, a través del trabajo y la venta de artesanía para las comunidades a través de pagos en bloque de medicinas y materiales escolares. La lógica es que, debido a que el ecoturismo requiere de bosque tropical donde no se caza, el ingreso del albergue contrarrestaría el incentivo de cazar o establecerse en la zona de turismo. Este ciclo de biodiversidad atrayendo turismo>turismo produciendo ingreso>ingreso alineando incentivos con conservación>conservación protegiendo la biodiversidad, se conoce como “el modelo estándar de ecoturismo” (Yu *et al.*, 1997).

El modelo de negocio original para la Casa Matsigenka fue que el Manu es un sitio muy atractivo para el ecoturismo, pero, a la vez, solo había un albergue dentro del parque, el Manu Lodge. Proveyendo un segundo lodge, con cabañas y baños, la Casa Matsigenka podría vender acomodaciones a los operadores turísticos que habían estado utilizando campamentos y por lo tanto habían estado impedidos de llevar turistas durante la temporada de lluvias.

Realizamos un análisis financiero del albergue durante sus primeros seis años de operación (1999-2005), y encontramos que el albergue era capaz de pagar sus costos operativos, que incluían el salario de los trabajadores Matsigenka, pero era incapaz de generar ganancias para costear la remodelación de la infraestructura, necesaria en el clima tropical, y solo proveía un pago mínimo a la comunidad. La razón principal para esta falta de ganancias era la baja venta, la cual se exacerbó tras que los operadores turísticos obtuvieron permisos para construir un campamento para la temporada lluviosa. En efecto, la Casa Matsigenka es rehén de sus propios competidores, y la comunidad Matsigenka está en grave desventaja en la competencia por las ventas, dada su experiencia casi inexistente con el mundo exterior.

Finalmente, calculamos que si el dinero de ayuda inicial hubiera sido depositado en una cuenta bancaria y el interés hubiera sido pagado de forma directa a las comunidades, con la condición de no asentarse o cazar en la zona turística, estas

hubieran disfrutado de pagos tres veces mayores de los que tienen a través de salarios, ventas y pagos. Concluimos que el proyecto de la Casa Matsigenka, en el sentido estricto, no ha cumplido con su objetivo de alinear los intereses de conservación sostenible y el desarrollo. El fallo de este proyecto contrasta en gran medida con el éxito comercial y de conservación del ecoturismo en Madre de Dios, Perú (Kirkby *et al.*, 2010; Kirkby *et al.*, 2011).

Sin embargo, el albergue ha obtenido algunos beneficios intangibles. Su extendida exposición al mundo comercial ha provisto de un gran incentivo a la gente para mejorar su nivel académico y el de sus hijos. El proyecto también ha dado lugar a un acercamiento entre las comunidades Matsigenka y la administración del parque, después de muchas décadas de mutua desconfianza y la incompreensión. Esto prepara el escenario para una futura cogestión y la defensa del parque, que es el último tema de este capítulo.

## **DERECHOS INDÍGENAS, EL SUR DEL PERÚ Y LA ESTRATEGIA OCUPAR LA AMAZONÍA?**

Terminaremos con una descripción que pensamos es la mejor y más realista vía para el Parque Nacional del Manu y las regiones adyacentes.

Primero, reconocemos que incluso si la caza, la pesca y la agricultura permanecerán compatibles con la protección de la biodiversidad, existe la posibilidad que la futura integración en el mercado de los Matsigenka dará lugar a demandas para que se les permita participar en la extracción de recursos. ¿Qué sucederá si los Matsigenka tratan de vender madera o realizar prospección minera?

Este es una amenaza real para la conservación. Sin embargo, la presencia de un población indígena empoderada y políticamente incluida en el Manu es también una enorme oportunidad de conservación. Para ver esta oportunidad, es importante reconocer que las mayores amenazas a la integridad del parque son externas, no internas. Como comentamos en Shepard *et al.* (2010):

“Escojamos o no definir a los indígenas como conservacionistas en un sentido ideal, no cabe duda de que ellos son mejores conservacionistas que las compañías madereras, colonos, mineros, ganaderos y agroindustriales que esperan el acceso a sus largamente inexplorados bosques. En este sentido, los costos evidentes para la biodiversidad del poblamiento humano local podrían ser superados por los verdaderos, incluso si fuera difícil de cuantificar, beneficios de prevenir la incursión a gran escala de intereses externos, mucho más destructivos” (p. 292)

*Los pueblos indígenas en Perú y en otros lugares de la Amazonía han defendido exitosamente sus tierras silvestres contra las industrias extractivas, lo cual ha resultado en cambios de las políticas gubernamentales.* El ejemplo más prominente en el Perú fue el ‘Baguazo’ (Shepard, 2009), en el cual los indígenas Awajún fueron asesinados cuando protestaban contra las propuestas del gobierno para facilitar la exploración de gas y petróleo en sus tierras. Los grupos indígenas en el Perú también se han movilizado contra las represas hidroeléctricas en el Río Tambo y vías de acceso en el Purús.

*Las comunidades indígenas del Perú tienen derechos legales sobre grandes extensiones de tierra.* Cualquier estrategia de conservación a gran escala debe hacerlas una pieza principal (Peres, 1993; Sheil & Lawrence, 2004; Nepstad *et al.*, 2006). En el Urubamba (las cabeceras del Ucayali), y en el Alto Madre de Dios, cerca de dos millones de hectáreas de bosques tropicales han sido titulados o reservados para las comunidades indígenas en aislamiento voluntario: 1.3 millones de hectáreas en la región del Urubamba y 0.7 en el Alto Madre de Dios. Otros dos millones de hectáreas son preservadas en áreas naturales protegidas (los parques nacionales Manu y Otishi, el Santuario Nacional Megantoni), todos ellos incluyen población indígena en sus zonas núcleo y de amortiguamiento. Por la naturaleza de su economía tradicional, organización social y cosmovisión, las culturas indígenas como Matsigenka, Piro (Yine) y Nahua (Yora) requieren de bosques primarios y recursos del bosque para sobrevivir.

En contraste, el desarrollo masivo de proyectos en la región, mayormente minería aurífera en Madre de Dios y el gasoducto de Camisea en el río Urubamba, están perjudicando a las culturas indígenas, su salud y su medio ambiente a gran escala. En general, 70% de la Amazonía peruana está actualmente concesionada para el desarrollo de proyectos petroleros y gasíferos, incluyendo partes del Parque Nacional del Manu. Como parte de la evaluación que está llevando a cabo el South Peru Panel (2012) sobre el desarrollo de los hidrocarburos en Perú, Glenn Shepard visitó la región e identificó consecuencias negativas en el campo, tanto a nivel social como medioambiental (Shepard, 2012). Cada poblador indígena entrevistado lamentó la desaparición de los peces, su principal fuente de proteínas. Pagos en efectivo indiscriminados por los derrames de gas y otros impactos han debilitado el planeamiento comunal y sus normas sociales, dando lugar a largos días de borracheras. Como las comunidades no tienen capacidad para hacer cumplir los contratos, muchos proyectos financiados por las compañías o el Estado han fracasado: tuberías proporcionan agua contaminada o nada de agua, los inodoros languidecen secos; los estanques de peces son lavados por las primeras inundaciones; un carísimo barco-hospital yace volcado.

*La degradación social está minando la bien documentada habilidad de las poblaciones nativas para proteger sus propios bosques.* La degradación concurrente de los ecosistemas circundantes y la erosión de la sociedad indígena ha sido descrita en diversas declaraciones registradas en el reporte de la South Peru Panel (2012). Por lo pronto, un hombre Matsigenka que había regresado recientemente al Manu para visitar a los miembros de su familia en Camisea declaró:

“[En el Camisea] No hay nada para vivir. No hay peces, no hay caza, El agua está contaminada. Hay muchas enfermedades. Solo hay trabajo y dinero. Pero no hay una vida para vivir”.

Una declaración similar fue hecha por un líder de la Federación Matsigenka:

“Lo que está pasando en el bajo Urubamba no es desarrollo. Es confusión... los ríos están contaminados; los jóvenes que tienen trabajos no tienen chacra... la gente tiene dinero pero la desnutrición y el analfabetismo están aumentando. No hay comida, solo latas de atún. Cuando no hay atún, hay cerveza. ¿Qué clase de futuro van a tener sus hijos?... Eso no es desarrollo. Desarrollo es educación, salud, medio ambiente: en otras palabras, vivir bien. El verdadero desarrollo ocurre en relación con nuestra visión del mundo, con la naturaleza”. [énfasis añadido]

*Sostenemos que las inversiones sociales bien focalizados en salud y educación, tanto a corto como a largo plazo, aumentarán en gran medida la capacidad de estas poblaciones para aprovechar los medios políticos y legales para defender sus áreas de bosque a nivel de ecosistema contra el cambio de uso para la extracción de recursos.* Proponemos el fortalecimiento de las habilidades de las poblaciones indígenas del Perú para acceder al gasto social, el cual aumentará su capacidad para defender sus territorios contra las amenazas ambientales de las carreteras, represas, madereros, mineros, así como compañías extractoras de hidrocarburos. Llamamos a esto el proyecto Ocupar la Amazonía.

*Nuestra estrategia es hacer posible a las comunidades indígenas convertirse en receptores y usuarios inteligentes de grandes cantidades de fondos para el desarrollo disponibles en el Perú.* El canon minero acordado para el gas de Camisea ya ha desembolsado casi mil millones de dólares a los gobiernos regionales y municipales del sur peruano, y las compañías privadas gastan cientos de miles de dólares en compensaciones directas o incentivos a las comunidades nativas (South Peru Panel, 2012). Actualmente, estos fondos no están siendo usados de formas positivas por las comunidades nativas y están contribuyendo con consecuencias sociales y ambientales negativas (Shepard, 2012).

*El camino a seguir es tomar ventaja de un método de planificación innovadora que ha sido desarrollado por las propias federaciones indígenas.* Este es un Plan de Vida holístico que define lo que constituye una ‘buena vida’ para un grupo particular en sus propios términos. Un ejemplo es el proyecto Kametsa Asaïke (‘vivir bien’) desarrollado por las Asociación Ashaninka CARE (2011) en la región del Tambo/Ene.

Proponemos que las principales federaciones indígenas en la región (COMARU, CECONAMA, COHARYIMA, FECONAYY, CEPOYY) ayuden a desarrollar Planes de Vida para las comunidades y federaciones que circundan áreas protegidas en el Urubamba y el Madre de Dios. Estos planes de vida cuentan con la legitimidad y fuerza política para coordinar esfuerzos destinados a acoger y dirigir fondos públicos hacia proyectos específicos para lograr esta ‘buena vida’: educación, salud, saneamiento comunal, proyectos económicos, bonos de carbono y algo importante: *la edificación y el ejercicio de capacidades legales y políticas para proteger las reservas indígenas y los parques nacionales de la explotación comercial a gran escalas, la construcción de carreteras y la deforestación.* Como ejemplo, el políticamente sofisticado sector de ecoturismo en Tambopata, Perú, convocó a la opinión pública y los medios masivos para revertir un esfuerzo del Ministerio de Energía y minas para desmembrar una parte del Parque Nacional Bahuaja-Sonene para la explotación petrolera (Kirkby *et al.*, 2011). Las federaciones indígenas necesitan desarrollar esta misma sofisticación política y convertirse en activistas en lo que se refiere a su territorio.

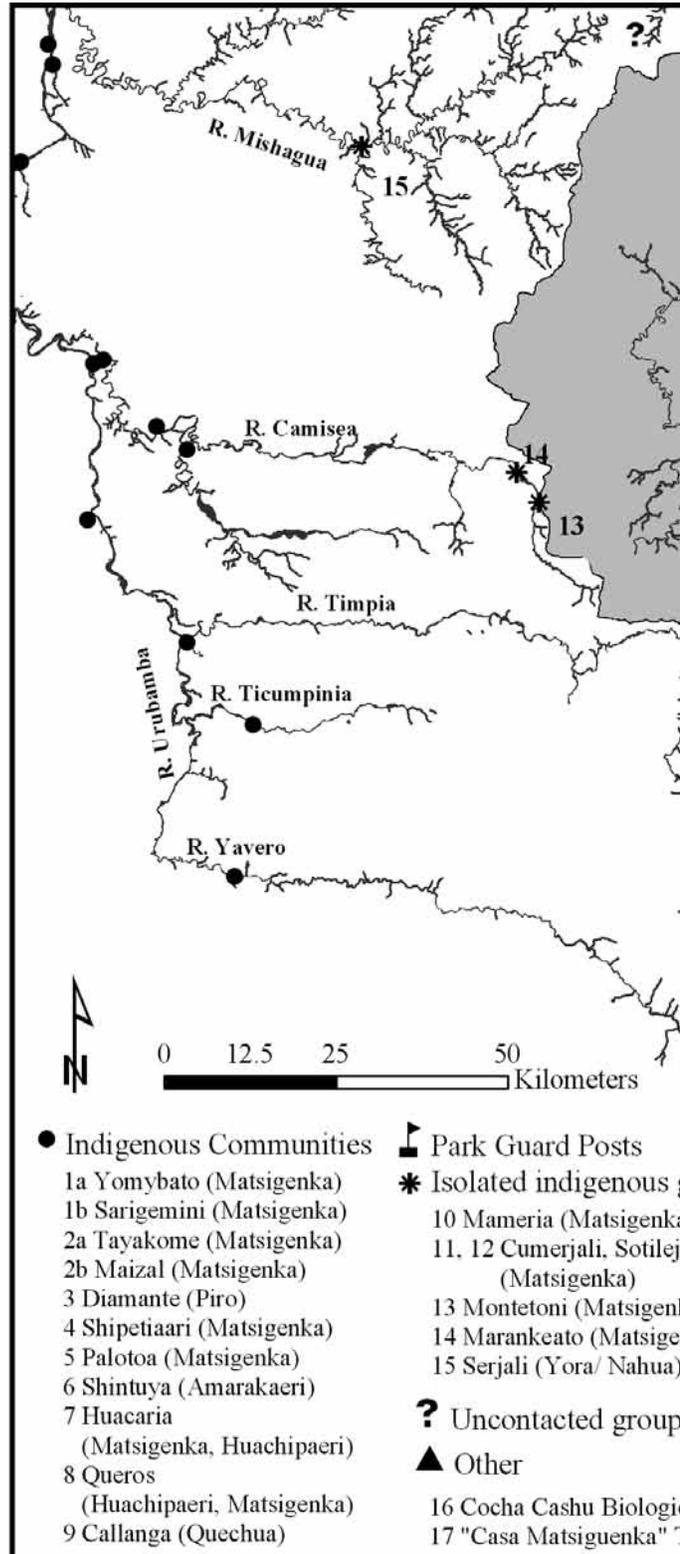
Los componentes del proyecto Ocupar la Amazonía son: (1) Refinación y enfoque de las aspiraciones comunitarias en sus Planes de Vida, un proceso intercultural participativo que se traducirá en documentos bilingües que retornarán a las comunidades y federaciones; (2) mejorar la capacidad de las normas comunales indígenas para solicitar, supervisar y hacer cumplir el gasto público adecuado a la infraestructura y el desarrollo social; (3) Intercambio de ideas de desarrollo específicas y proyectos entre las federaciones y comunidades; (4) Financiamiento de los Comités de Gestión que están legalmente empoderados (pero crónicamente desfinanciados) para integrar a los pueblos locales en la gestión de las áreas protegidas; (5) la contratación de asesores externos neutrales y asesores legales como Derecho, Ambiente y Recursos Naturales (DAR) o la Sociedad Peruana de Derecho Ambiental (SPDA) para ayudar a las federaciones indígenas en asuntos legales.

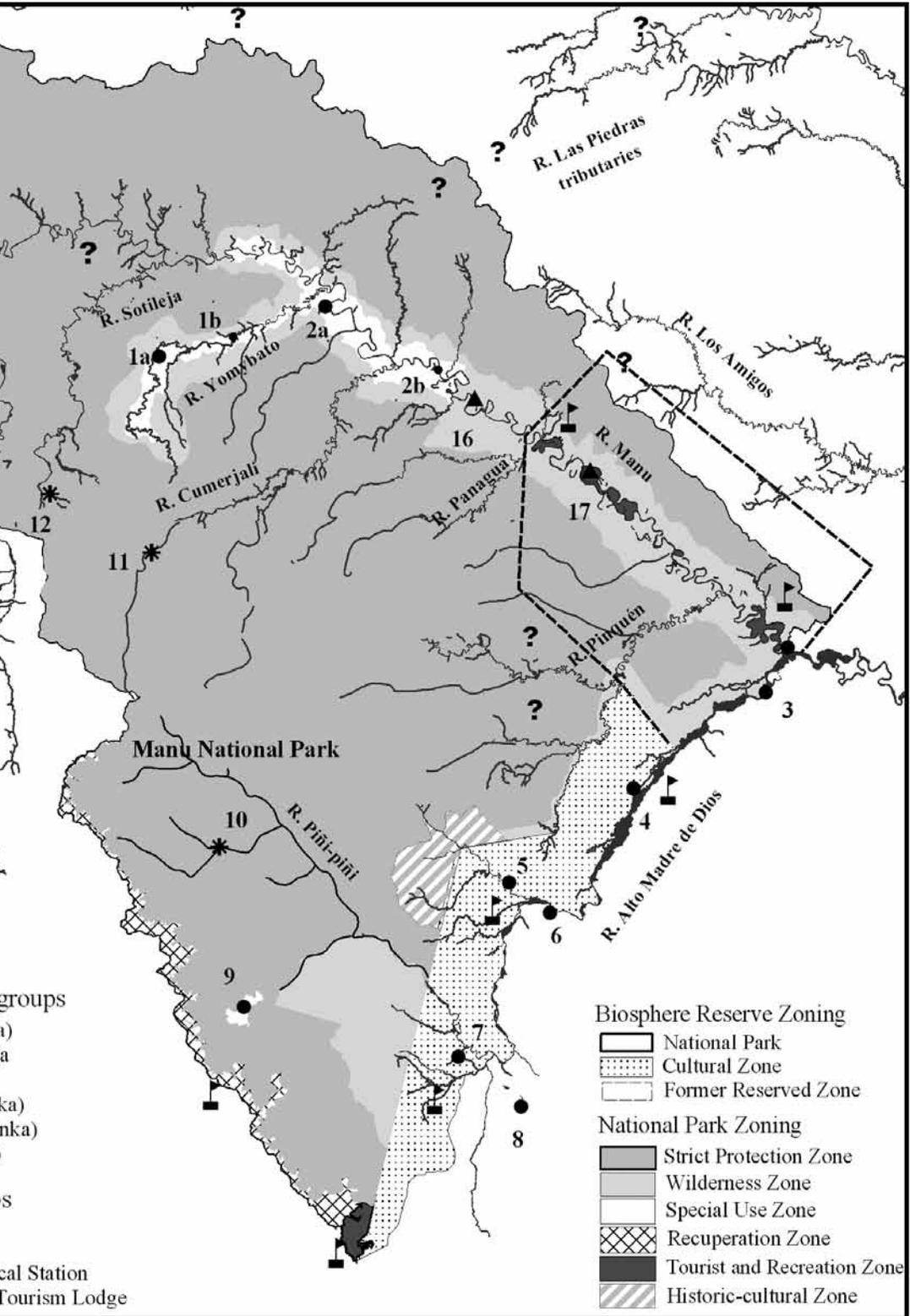
Nuestros objetivos son los siguientes:

- (1) Generar incentivos positivos para el cuidado del medio ambiente mediante el empoderamiento de las poblaciones que desean fuertemente mantener intactos los ecosistemas.
- (2) A fin de fortalecer los derechos sobre los recursos de las comunidades locales, la resolución de conflictos de tenencia y la mejora de la gestión de las tierras indígenas.
- (3) Probar políticas para distribuir los costos y beneficios de la gestión de los ecosistemas de manera justa, al direccionar las regalías del gas hacia el desarrollo y la conservación efectivas.
- (4) Mejorar el clima de resistencia mediante la protección de las reservas indígenas, que contienen intactos diversos gradientes altitudinales de bosques.

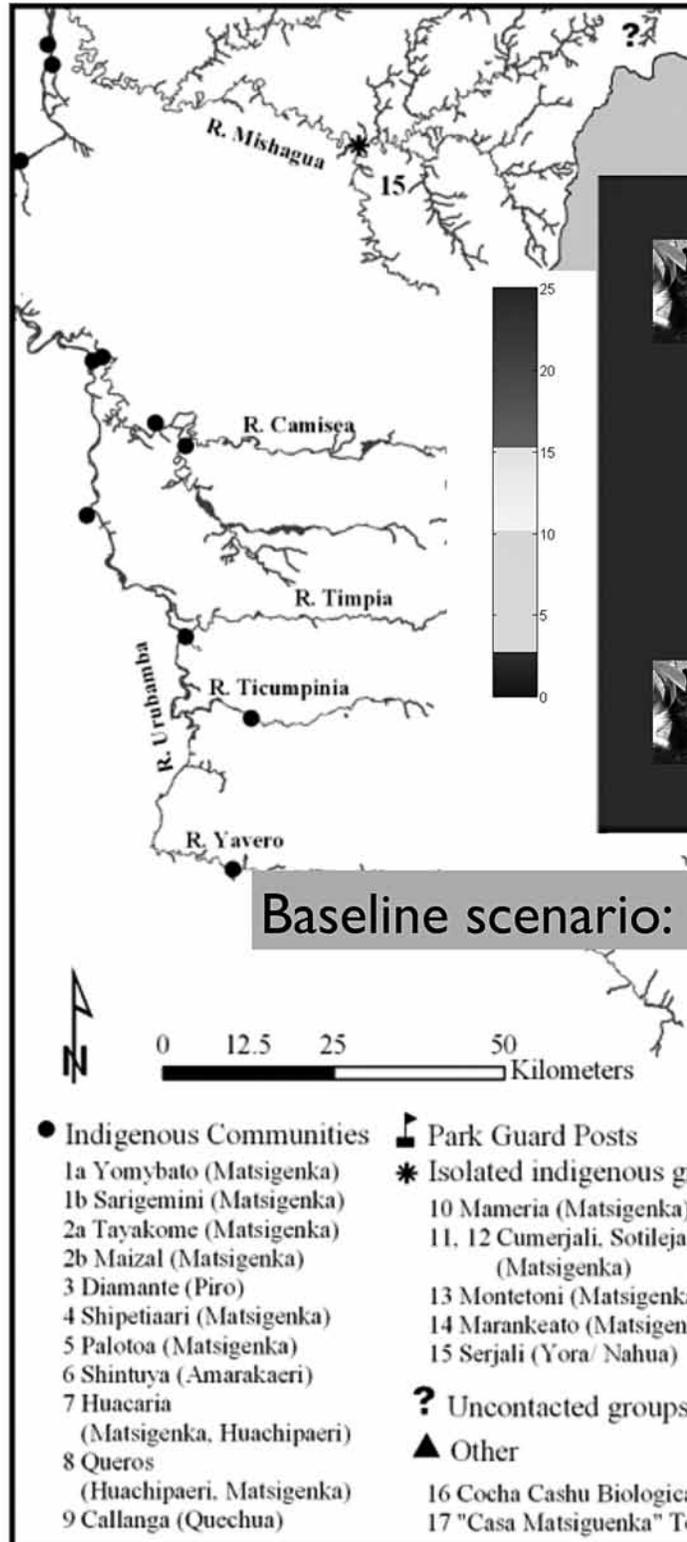
En resumen, se propone fortalecer la representación política de las comunidades indígenas y de las federaciones (un sistema de gobierno subnacional) como un contrapeso a los intereses comerciales de los recursos, y para hacerlo de forma sostenible mediante la mejora de la salud y la educación y de la preservación de sus formas de vida. Solo con una mejor educación y salud pueden tales poblaciones realmente participar en la supervisión, la cogestión ambiental de las áreas protegidas, y la producción sostenible y la certificación ambiental de sus productos agrícolas.

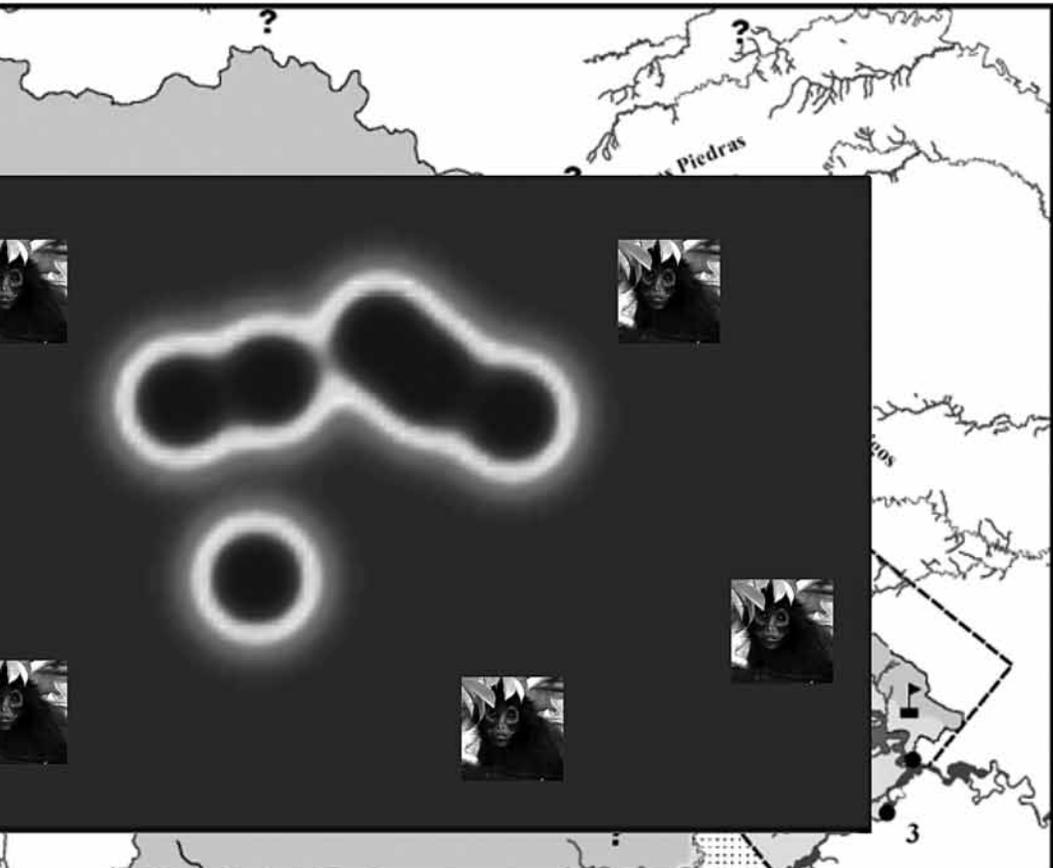
**Figura 1.** Mapa del Parque Nacional del Manu. El cuadro negro representa el área usada para nuestra simulación de caza. Los círculos blancos son los lugares proyectados para los futuros asentamientos Matsigenka en nuestros escenarios de caza. El cuadro negro es aproximadamente del mismo tamaño que todo el Parque del Manu, pero se presume, conservadoramente, que todo el Manu sea accesible para los cazadores que las áreas bajas.



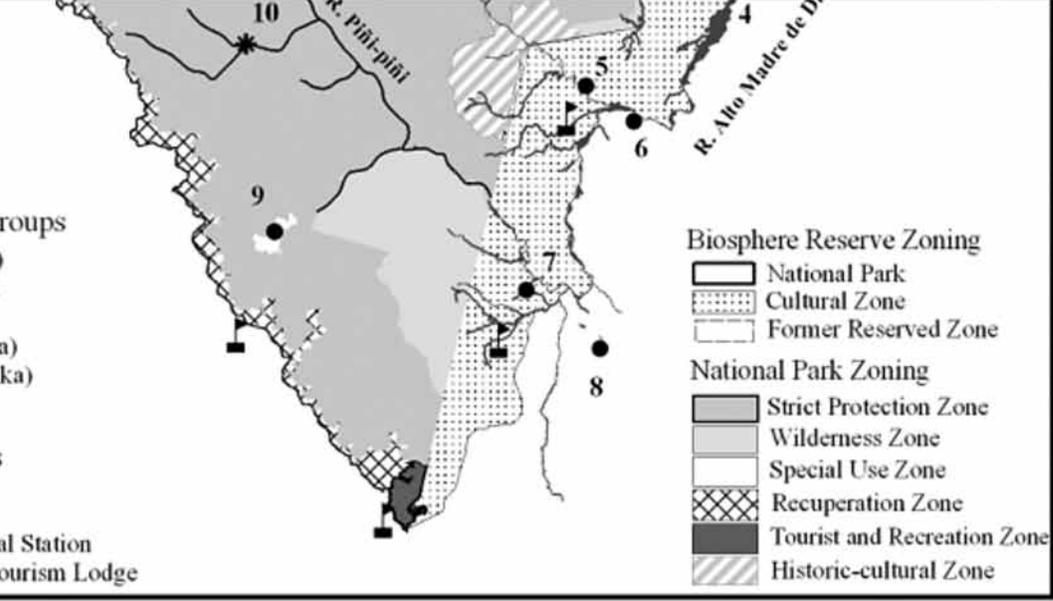


**Figura 2.** Escenario de caza (Levi *et al.*, 2009) en 50 años, suponiendo que se siga utilizando el arco y la flecha y el crecimiento solamente dentro de los seis asentamientos. Este es el escenario de base. A pesar del crecimiento poblacional de 3,560 personas de las cuales se estima que 770 serán cazadores, no habrá caza en la mayoría del Manu debido a las distancias de los centros poblados.

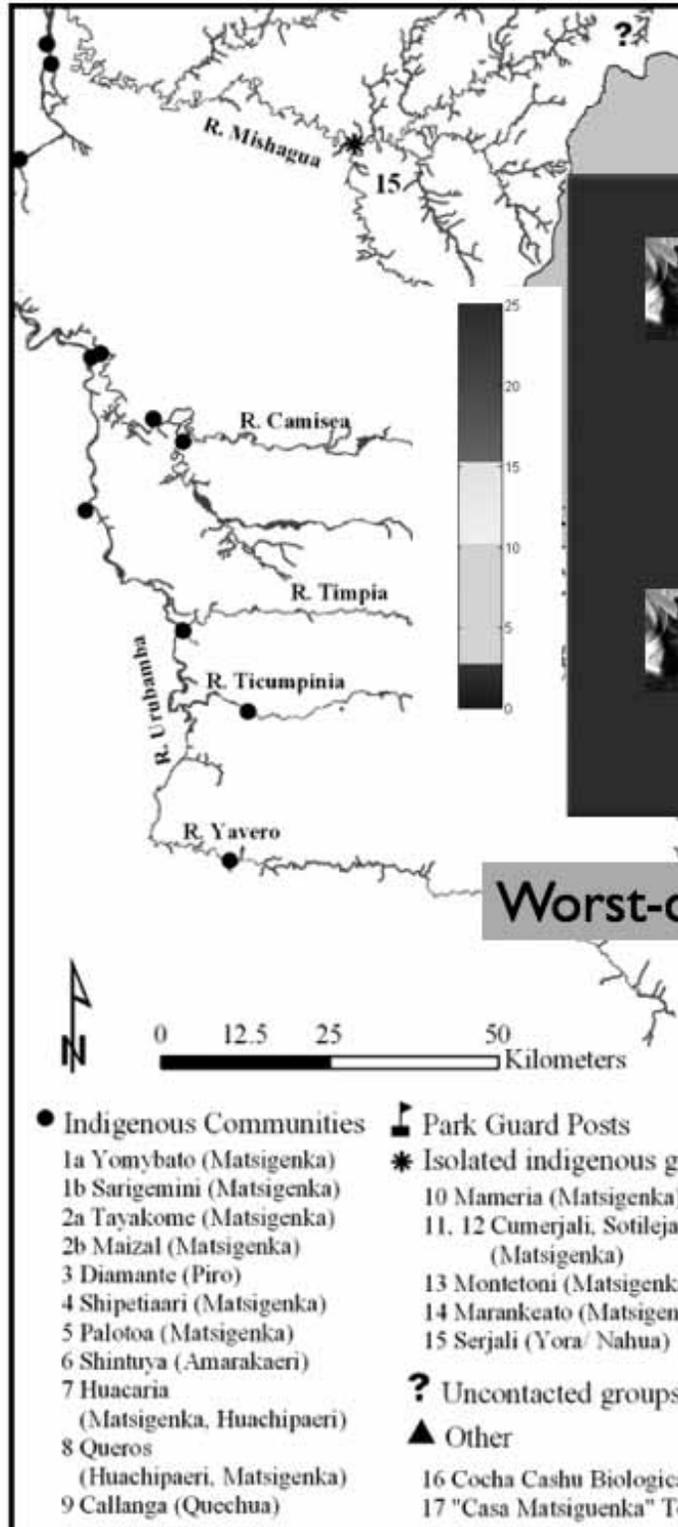


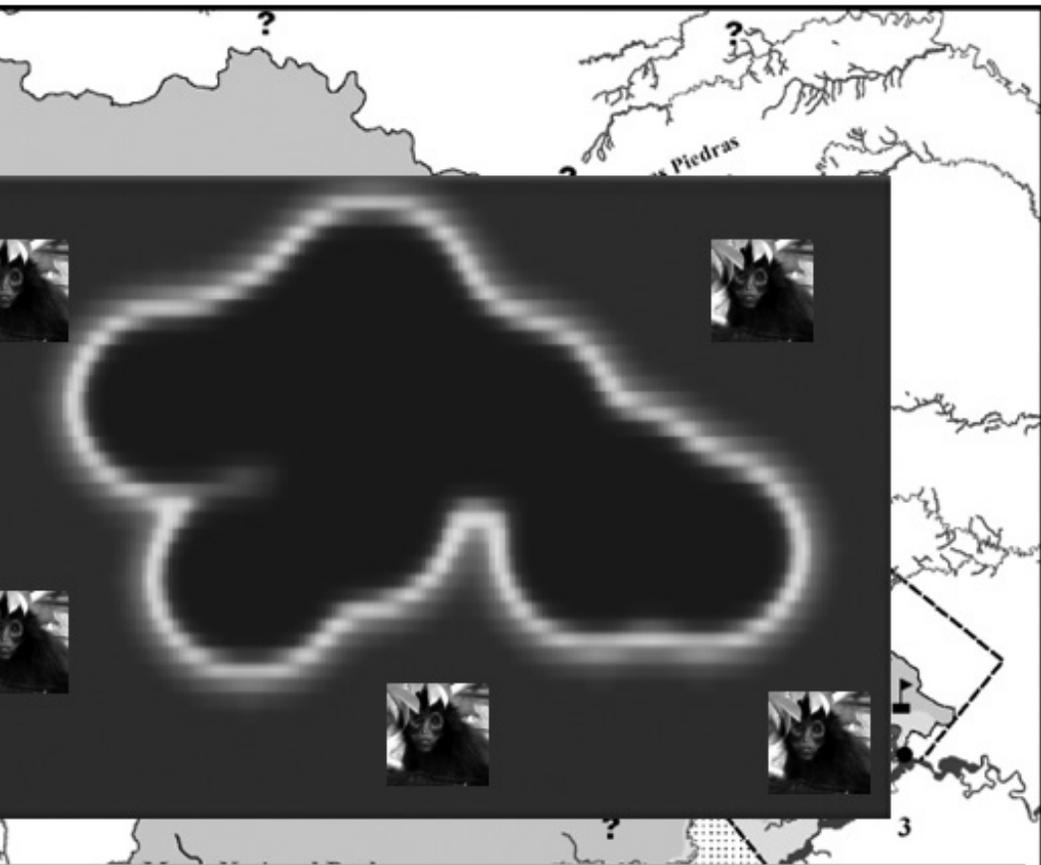


50 years from now, bow and arrow, 6 villages

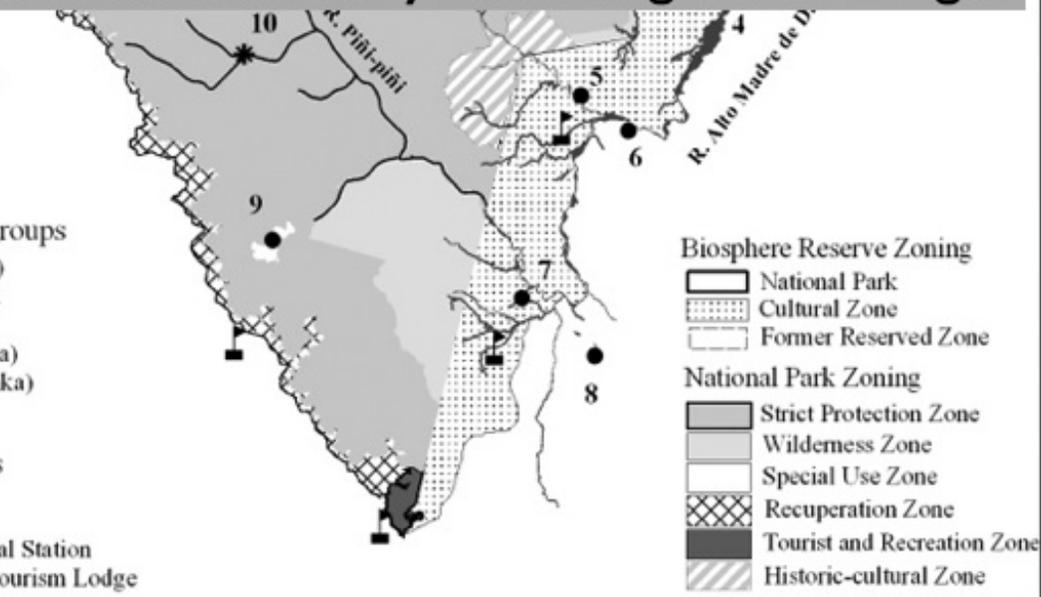


**Figura 3.** Escenario de caza (Levi *et al.*, 2009) en 50 años suponiendo que haya un cambio de tecnología y se adopte el uso de escopetas y un aumento a 13 asentamientos en total. Este es el peor escenario suponiendo que no habría incursiones externas. Sin embargo, más de la mitad del Manu quedará cerca de o en su capacidad de carga.

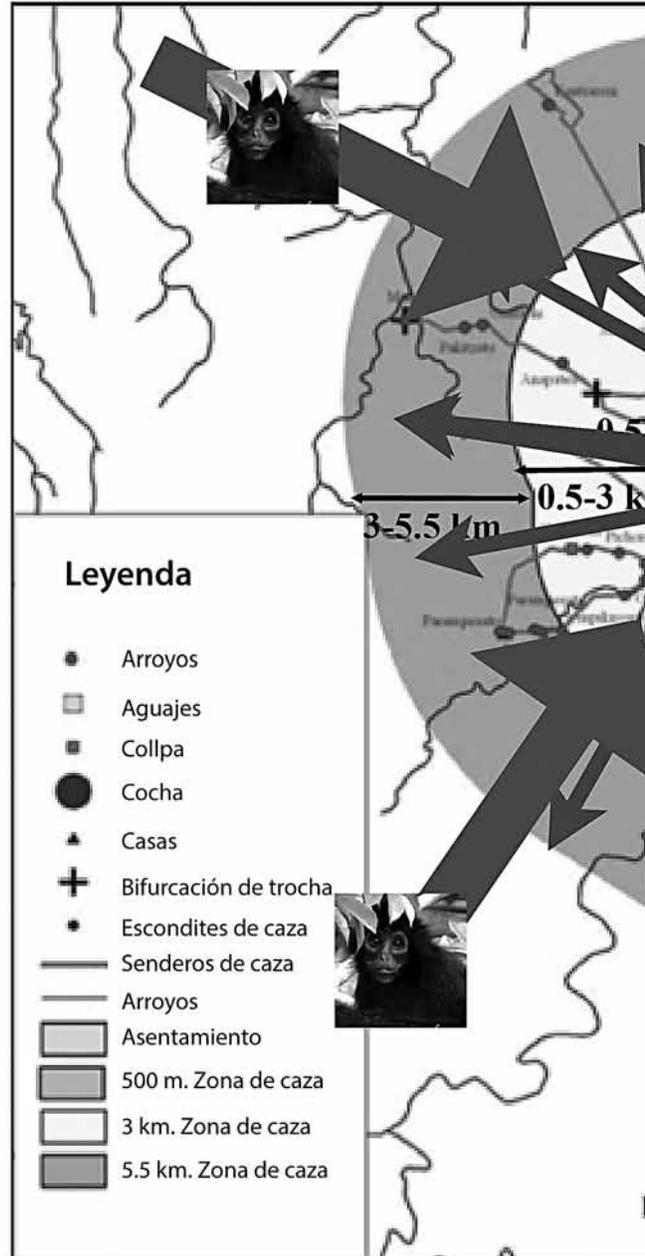




Case scenario: 50 years, shotguns, 13 villages



**Figura 4.** El efecto de la búsqueda de comida focalizada. Estos arcos concéntricos representan aproximadamente las distancias recorridas durante un medio día o un día completo desde el perímetro del asentamiento de Yomibato. Conforme crece el número de cazadores (flechas que apuntan hacia afuera), la caza se concentra en el área de caza (radio de 10 km). Esto deja a un gran número de poblaciones-fuente (fondo blanco) en la capacidad de regenerar las poblaciones de monos araña y otras especies de caza por medio de la inmigración (flechas que apuntan hacia adentro). Recuadro: la distribución de las distancias que se caminan para una caza provechosa durante el censo de 2004-2005. Cabe notar que la mayoría de las cazas exitosas no requiere de caminatas hasta la distancia más lejana, lo cual es consistente con una combinación de lo obtenido suplementado por la inmigración (Obi-Schacherer *et al.*, 2007).



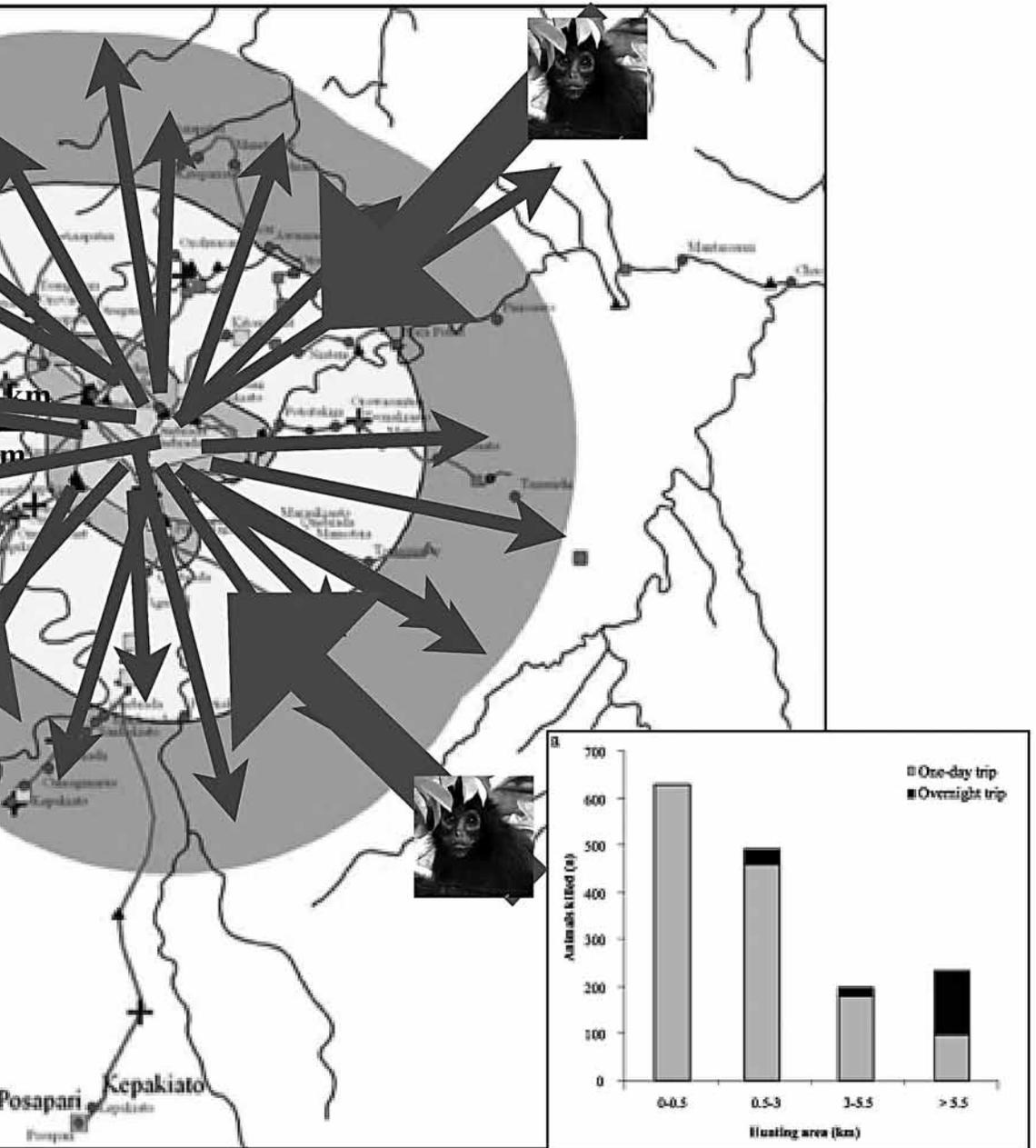
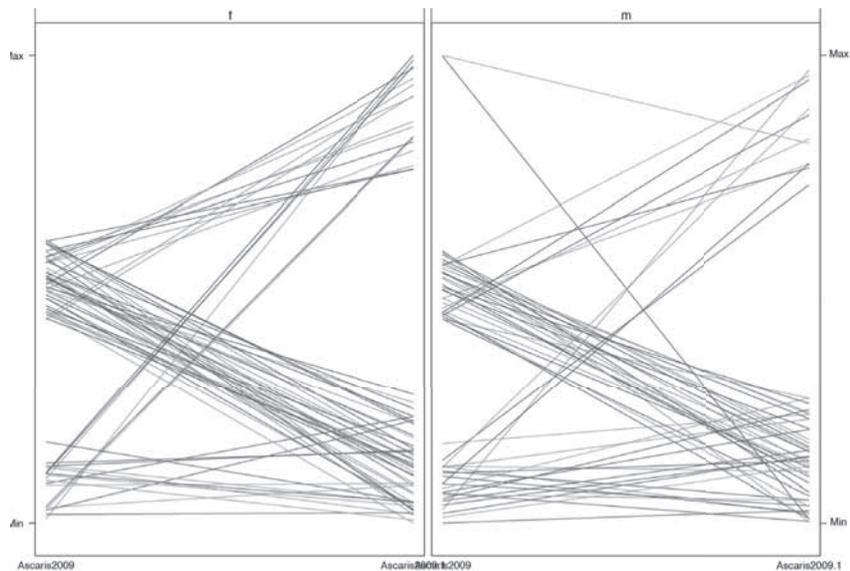


Figura 5.



## Figura 5.

Superior: Clase de enseñanza de sanidad y salud oral dirigida por el proyecto Rainforest Flow.

Mediana izquierda: Sistema de filtración-lenta de arena en Yombato instalado por la ONG Casa de los Niños ([houseofthechildren.org](http://houseofthechildren.org)). Los tanques en el fondo están llenos de arena y agua a la cual se le permite de fluir desde arriba hacia abajo y luego ir dentro del reservorio de caucho de la parte delantera. Los tanques han generado una "tapa" biológica que contiene comunidades de protozoos que consume la mayoría de las bacterias desde la alimentación del agua de riachuelo.

Mediana izquierda inferior: Abundante agua potable!

Mediana derecha: las salidas, en cada casa, quienes reciben entrenamiento en mantenimiento y salubridad.

Inferior: Gráfico de líneas paralelas de estados de infecciones por *Ascaris* (medido cualitativamente: nada, +, ++). Cada línea es un individuo censado en el 2009 y otra vez en el 2010. Las líneas hacia abajo indican a los individuos cuyo índice de infección disminuyó desde el 2009 antes de la instalación del sistema de agua potable hasta el 2010, un año después de la instalación. Las líneas planas en la parte inferior indican a las personas que no tenían una infección. Las líneas hacia arriba indican a los individuos que contrajeron la infección. Las líneas han sido "sacudidas" para eliminar la superposición. El panel de la izquierda indica a las mujeres y el panel de la derecha indica a los hombres. Hay una disminución significativa de las infecciones por *Áscaris* ("pruebas-t' emparejadas.  $P < 0.001$ ).

**Figura 6.** Cazador Matsigenka con mono choro (*Lagothrix cana*). Durante un año, los cazadores en Tayakome y Yombato registraron lo obtenido y la información relacionada (género, biomasa, ubicación, método, cazador, etc.)



## LITERATURA

Brush, S. B. 1975. The concept of carrying capacity for systems of shifting cultivation. *American Anthropologist* 77: 799–811.

CARE. 2011. Kametsa Asaike: El vivir bien de los Ashaninka del Río Ene. Lima: Central Ashaninka del Valle del Río Ene (CARE). <https://www.dropbox.com/s/bfl6079v1se5oeq/KametsaAsaike2.pdf>, CARE homepage: <http://ashanincare.org/proyectos.htm>.

Kirkby, C., R. Giudice, B. Day, R. K. Turner, L. M. Velarde-Andrade, A. Dueñas-Dueñas, J. C. Lara-Rivas *et al.* 2010. The market triumph of ecotourism: An economic investigation of the private and social benefits of competing land uses in the Peruvian Amazon. *PLoS ONE* 5: e13015.

Kirkby, C. A., B. Day, K. Turner, B. S. Soares-Filho, H. Oliveira, D. W. Yu. 2011. Closing the ecotourism-conservation loop in the Peruvian Amazon. *Environmental Conservation* 38: 6-17.

Levi, T., F. Lu, D. W. Yu, & M. Mangel. 2011a. The behaviour and diet breadth of central-place foragers: an application to human hunters and Neotropical game management. *Evolutionary Ecology Research* 13: 1-15.

Levi, T., G. H. Shepard, J. Ohl-Schacherer, C. C. Wilmers, C. A. Peres, & D. W. Yu. 2011b. Spatial tools for modeling the sustainability of subsistence hunting in tropical forests. *Ecological Applications* 21: 1802–1818.

Levi, T., G. H. Shepard Jr, J. Ohl-Schacherer, C. A. Peres, D. W. Yu. 2009. Modelling the long-term sustainability of indigenous hunting in Manu National Park, Peru: Landscape-scale management implications for Amazonia. *Journal of Applied Ecology* 46: 804-814.

Nepstad, D., S. Schwartzman, B. Bamberger, M. Santilli, D. Ray, P. Schlesinger, P. Lefebvre *et al.*, 2006. Inhibition of Amazon deforestation and fire by parks and indigenous lands. *Conservation Biology* 20: 65-73.

Ohl, J., A. Wezel, G. H. Shepard Jr., D. W. Yu. 2007. Swidden agriculture in a human-inhabited protected area: The Matsigenka native communities of Manu National Park, Peru. *Environment, Development, and Sustainability* 10: 827-843.

Ohl-Schacherer, J., E. Mannigel, C. Kirkby, G. H. Shepard Jr, D. W. Yu. 2008. Indigenous ecotourism in the Amazon: A case study of "Casa Matsigenka" in Manu National Park, Peru. *Environmental Conservation* 35: 14-25.

Ohl-Schacherer, J., G. H. Shepard Jr., H. Kaplan, C. A. Peres, T. Levi, and D. W. Yu. 2007. The sustainability of subsistence hunting by Matsigenka native communities in Manu National Park, Peru. *Conservation Biology* 21: 1174-1185.

Peres, C. 1990. Effect of hunting on Western Amazonian primate communities. *Biological Conservation* 54: 47-59.

Peres, C. 1993. Indigenous reserves and nature conservation in Amazonian forests. *Conservation Biology* 8: 586-588.

Robinson, J., & K. Redford. 1991. Sustainable harvest of neotropical wildlife, Pages 415-429. En: J. Robinson, and K. Redford, eds. *Neotropical wildlife use and conservation*. Chicago, University of Chicago Press.

- Sheil, D., & A. Lawrence. 2004. Tropical biologists, local people and conservation: new opportunities for collaboration. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 634-638.
- Shepard, G. H. 2009. Indigenous people defend rainforest as well as their rights. *Nature* 460: 457.
- Shepard, G. H. 2012. Roadless (and fishless) in Camisea: Insidious impacts of a gas pipeline in Peru. [http://ethnoground.blogspot.com.br/2012/02/roadless-and-fishless-in-camisea\\_16.html](http://ethnoground.blogspot.com.br/2012/02/roadless-and-fishless-in-camisea_16.html).
- Shepard, G. H., K. Rummenhoeller, J. Ohl, D. W. Yu. 2010. Trouble in paradise: indigenous populations, anthropological policies, and biodiversity conservation in Manu National Park, Peru. *Journal of Sustainable Forestry* 29: 252-301.
- South Peru Panel. 2012. Independent Advisory Panel on Development Issues in South-Central Peru, <https://www.dropbox.com/s/0c61qem3amjnpbh/SouthPeruPanel2012Draft.pdf>.
- Terborgh, J. 1999. *Requiem for nature*. Washington, D. C., Shearwater Books.
- Terborgh, J., G. Nunez-Iturri, N. C. A. Pitman, F. H. C. Valverde, P. Alvarez, V. Swamy, E. G. Pringle *et al.*, 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89: 1757-1768.
- Yu, D. W., T. Hendrickson, A. Castillo. 1997. Ecotourism and conservation in Amazonian Peru: short-term and long-term challenges. *Environmental Conservation* 24: 130-138



# Lecciones aprendidas en diez años de silvicultura comunitaria en la Zona de Uso Múltiple Amazónica de la Reserva de Biosfera del Manu: una síntesis

---

César F. Flores, Andrew J. Halliday, Claudia Bouroncle Seoane, Ronald Catpo Velásquez

## RESUMEN

Entre 1990 y el 2000, ProNaturaleza trabajó en el establecimiento de plantaciones a escala familiar y comunal en el ámbito amazónico de la Reserva de Biosfera del Manu. Alrededor de 47 mil plántones fueron generados en más de 100 viveros involucrando a más de 177 familias. Este documento presenta una síntesis de las lecciones aprendidas sistematizadas al final de la experiencia, centradas en la promoción del establecimiento de plantaciones entre la población local y de los sistemas de plantación en sí. Finalmente, presenta un sistema simple para estimar el éxito o impacto de las plantaciones en el contexto de forestería comunitaria.

## ABSTRACT

Between 1990 and 2000, ProNaturaleza undertook a series of communal plantations at the family and community level within the Amazonian zone of the Manu Biosphere Reserve. Around 47,000 seedlings were produced from 100

local nurseries involving more than 177 families. This paper reviews the learned lessons resulting from the process to promote tree plantations among local people. Finally, a simple system to estimate the impact of plantations in the context of community forestry is presented.

## INTRODUCCIÓN

Entre 1990 y el año 2000 el Programa Sureste de Pro Naturaleza –a través del proyecto Manu– dedicó gran parte de sus acciones al establecimiento de especies arbóreas en la Zona de Uso Múltiple Amazónica de la Reserva de Biosfera del Manu (en adelante ZUMAM). Durante este período se establecieron o reactivaron alrededor de 100 viveros familiares, cuatro viveros escolares, y siete viveros comunales. Se produjeron y plantaron alrededor de 47,000 plántones pertenecientes a más de 40 especies forestales y frutales, y se capacitaron alrededor de 90 pobladores en manejo de viveros familiares y unos 150 adicionales en el establecimiento de plantaciones. Estas plantaciones se efectuaron como parte de ensayos experimentales, como componentes de sistemas agroforestales y como plantaciones forestales convencionales.

La mayor parte de estas plantaciones se efectuaron en predios familiares; en menor grado se efectuaron plantaciones comunales y alrededor de los centros educativos. Por ello, dichas plantaciones se enmarcan dentro de la forestería comunitaria. Es decir, no priorizan la máxima rentabilidad del capital, como en el caso de las plantaciones industriales; sino que buscan el mejor uso de la mano de obra familiar para la generación de frutos, resinas, leña, materiales de construcción, madera y servicios ambientales. Estos bienes y servicios son requeridos tanto en la diaria satisfacción de las necesidades básicas como en la generación de ingreso en el corto y mediano plazo.

Hacia principios del año 2001 existían alrededor de 12,700 árboles establecidos por el proyecto. Algunos de ellos ya están brindando los bienes y servicios para los cuales fueron establecidos mientras que otros aún no alcanzan el tiempo de cosecha.

En este periodo final del proyecto, fue interés de Pro Naturaleza saber cuáles fueron las principales motivaciones que incentivaron o impidieron una mayor participación de la población en las tareas de reforestación. En cuanto al éxito de las plantaciones, se buscó saber qué especies crecen mejor en qué sitios, cuál es la mejor técnica para su establecimiento, cuáles son las tasas de crecimiento y finalmente con relación al impacto, cuánto es el beneficio logrado por dichas plantaciones.

Para ello se encargó a un equipo de investigadores y funcionarios de Pro Naturaleza realizar una evaluación *ex post* de la experiencia durante los diez años de trabajo en plantaciones familiares. Esta evaluación produjo una serie de informes y documentos que no alcanzaron a ser publicados pero que están disponibles a solicitud de los interesados. El presente documento constituye un apretado resumen de dichos resultados y da cuenta de las principales lecciones alcanzadas durante una década de trabajo en la ZUMAM de la Reserva de Biosfera del Manu.

## EL CONTEXTO DE LAS PLANTACIONES

### Reseña histórica de las plantaciones realizadas por Pro Naturaleza en la ZUMAM

En función a los objetivos, las especies utilizadas, la población participante y la estrategia del trabajo de Pro Naturaleza en la ZUMAM se puede dividir la historia de las plantaciones en dos grandes etapas:

La primera etapa se inicia en 1990 y culmina en 1995; esta etapa coincide con la ejecución del Programa de Investigación Aplicada del Manu (PIA). Este programa fue diseñado y promovido hacia fines de los 80 por el Dr. John Terborgh, y luego fue asumido y administrado por Pro Naturaleza. Fue diseñado como una oportunidad para aplicar los conocimientos aprendidos en 15 años de investigación con cedros (*Cedrela odorata*), taricayas (*Podocnemis unifilis*) y lagarto negro (*Melanosuchus niger*). En el aspecto silvicultural, esta primera etapa se puede dividir en dos fases:

- 1) **Trabajo exclusivo con cedros:** Entre 1990 y 1992 se desarrollaron acciones para conocer aspectos de la historia natural del cedro que habían sido dejado de lado en investigaciones previas, conocer la experiencia local con plantaciones de cedro (Shintuya, Shipetiari y Diamante), y efectuar ensayos de propagación usando plántulas (brinzales) de regeneración natural recogidas de los bancos ribereños del río Manu; estos ensayos apuntaban al establecimiento de cedros en sistemas agroforestales tipo Taungya.
- 2) **Inclusión del águano en la investigación:** Desde fines de 1992 hasta 1995 el Programa de Investigación Aplicada incorporó el establecimiento del águano (*Cedrelinga cateniformis*) en sistemas agroforestales, la inducción de regeneración natural de águano usando cortas de regeneración alrededor de árboles semilleros y ensayos preliminares usando estacas de águano.

La segunda etapa de las actividades de reforestación se inicia al término del Programa de Investigación Aplicada. Desde 1995 en adelante, todas las acciones de Pro Naturaleza en la ZUMAM fueron conducidas bajo un mismo programa que buscaba integrar todas las actividades agropecuarias y silvícolas bajo una perspectiva de manejo integral del predio agrícola. Así, el manejo integral del predio agrícola se denominó Sistema Integrado de Producción (SIP). En las comunidades nativas, las familias no tienen un predio formalmente linderado, sino que por derecho de uso e historia dichas familias manejan distintas porciones de la tierra comunal para la obtención de productos agropecuarios destinados a su consumo y venta; en estos casos, Pro Naturaleza estableció el término de Huertos Mixtos (HM), en lugar de Sistema Integrado de Producción. En esta etapa, el énfasis fue puesto en la transferencia de tecnología agropecuaria y silvicultural y no en la investigación. Esta etapa se caracterizó por un aumento en el número de especies leñosas utilizadas; también se amplió la cobertura geográfica y se dio inicio a programas de capacitación en manejo de viveros familiares.

### **El marco biofísico del área de trabajo**

Las plantaciones se han efectuado en predios familiares y comunales ubicados a lo largo de una estrecha franja territorial que discurre siguiendo los ríos Pilcopata y Alto Madre de Dios. Las acciones de Pro Naturaleza se concentraron principalmente desde Patria hasta la Comunidad Nativa de Diamante. Esta franja abarca un rango altitudinal desde 300 hasta 1000 metros de altitud.

Una combinación de factores fisiográficos, climáticos y de suelos hacen que este valle presente una marcada diferenciación de hábitats para el crecimiento de las plantas leñosas. Como se verá más adelante, los resultados de las plantaciones efectuadas en estos diez años, nos permitió verificar que dichas diferencias son importantes al momento de elegir las especies y los sitios para instalarlas. Con base a la experiencia en las plantaciones y las propuestas de Clark *et al.* (1990) e IMA (1998) se puede dividir las cuencas de Pilcopata-Alto Madre de Dios en cuatro zonas según su aptitud para las plantaciones forestales.

- 1) **Zona de la cuenca alta del río Pilcopata:** Esta zona cubre la parte alta de la cuenca desde Acjanaco hasta Chontachaca. Incluye principalmente bosques montanos que limitan con la puna desde los 4000 hasta los 1000 msnm. Pro Naturaleza no ha conducido actividades de reforestación en este sector porque las características de la tierra no son compatibles con actividades agrosilvícolas. Sin embargo, acciones de restauración de hábitats degradados justificarían ensayos experimentales en un futuro

inmediato. Por ejemplo, Pro Naturaleza ha establecido un plan maestro para investigación y restauración del fundo Pillahuata; actualmente está en la búsqueda de fondos para implementarlo.

- 2) **Zona de la cuenca baja del Río Pilcopata**, a lo largo de la carretera desde Chontachaca hasta la parte alta del poblado de Atalaya, e incluye la cuencas bajas de los ríos Tono, Piñi Piñi, Pilcomayo, Sabaluyoc, Q'eros y Pilcopata. Cubre el rango altitudinal desde los 1000 hasta los 500 msnm. Esta zona incluye una serie de pequeños valles que confluyen en el valle formado por el río Pilcopata. Las diferencias en la orientación, exposición y rango altitudinal de dichos valles causan diferencias en el clima local. Además las diferencias en los suelos y fisiografía hacen que esta zona sea muy heterogénea, pudiéndose distinguir al menos cinco sectores<sup>1</sup> : Tono - Castilla (Patria, Lastenia, Primavera, Castilla y Tono), Pilcopata (Pilcopata y Libertad), Huacaria (CN de Santa Rosa de Huacaria), Coloradito (Coloradito y parte de Atalaya) y Queros (Bajo Queros, Sabaluyoc, Proyecto Estari).
- 3) **Zona de la cuenca media del Alto Madre de Dios**, desde la salida del pongo de Q'one hasta la desembocadura del río Serjali, entre los 400 y 500 msnm. Por las características de suelo, clima y fisiografía esta zona se puede dividir a su vez en tres sectores: el sector ribereño ubicado a ambas márgenes del río Alto Madre de Dios que incluye suelos aluviales de origen reciente (la profundidad de los suelos y la probabilidad de no ser nuevamente destruidos por un cambio de cauce o erosión lateral diferencian este sector y son claves en las decisiones de reforestación); el sector de Salvación ubicado en las terrazas altas entre Atalaya y el río Yunguyo y el sector de Santa Cruz que comprende las terrazas altas desde el río Yunguyo hasta el río Serjali.
- 4) **Zona de la cuenca baja del Alto Madre de Dios**, al este de la cadena del Pantiacolla y comprende la cuenca baja del Ato Madre de Dios hasta su unión con el río Manu. Cubre un rango altitudinal desde los 300 hasta los 400 msnm. Esta zona se puede dividir a su vez en dos sectores: el sector ribereño, al igual que en la zona anterior incluye los depósitos aluviales recientes con diferente profundidad y riesgo de erosión y las terrazas altas.

En suma, el ámbito en el cual se desarrollaron las plantaciones tiene un paisaje muy diverso. Además, a nivel de predios familiares existe también una importante heterogeneidad de sitios debido a diferencias en la topografía y tipos de suelo.

---

<sup>1</sup> Ing. Ronald Catpo, observación personal, 2000.

## El contexto social del área de trabajo

La población asentada en el área de trabajo se estimaba en unos 5,200 habitantes (APECO, 1996). Estos pobladores se encontraban agrupados en 56 asentamientos o comunidades a lo largo del eje carretero-fluvial entre Pillahuata y Boca Manu. Esta población corresponde a unas 1,040 familias; de ellas el 18% pertenece a siete comunidades nativas (Sta. Rosa de Huacaria, Queros, Palotoa - Teparo, San Miguel de Shintuya, Shipetiari, Diamante e Isla de los Valles) pertenecientes a cuatro grupos étnicos (Amarakaeri, Huachipaire, Matziguenga y Yine). El resto corresponde a colonos provenientes principalmente de la zona andina de Cusco, Puno y Apurímac.

La diversidad socio-cultural es el rasgo más importante de los habitantes de esta región. Se hablan siete lenguas en el ámbito del proyecto; el quechua es quizás la lengua materna más empleada mientras que el castellano es la segunda lengua que sirve para interactuar fuera del ámbito familiar y comunal. Si bien la población inmigrante andina tiene en común al quechua como lengua materna, su variada procedencia hace que las instituciones<sup>2</sup> que caracterizan a las comunidades andinas se presenten aquí débiles o sean inexistentes. Esto contrasta con las comunidades nativas, las que en términos relativos, exhiben normas e instituciones sociales más definidas.

Las estadísticas demográficas revelan que la población es mayormente masculina (60% varones) y menor de 14 años (49%) (APECO, 1996). El promedio de hijos por familia es 2.6. En cuanto al grado de instrucción de los padres de familia, la mayoría sólo cuenta con instrucción primaria mientras que sólo 9% de la población tiene educación superior; este porcentaje refleja mayormente a los empleados públicos y maestros que viven en el área. De acuerdo a la misma referencia, la población no letrada asciende al 5.5% de la población.

Nuestras estimaciones indican que entre 5 y 10% de la población vivía en áreas urbanas y no tenían un lote agrícola (finca). En general la mayoría de familias en el área cuentan con lotes agrícolas de cuyas actividades agropecuarias depende su sustento; este se complementa con la caza y la pesca mientras que la extracción de madera es la principal fuente de ingreso monetario.

Una gran proporción de dichas fincas cuenta con título de propiedad o está en camino de obtenerlos; sin embargo, los conflictos entre vecinos por delimitación de linderos son todavía frecuentes. Una muestra de 75 familias evaluada por Pro Naturaleza, indica que el tamaño promedio de la propiedad agropecuaria o

---

<sup>2</sup> Se emplea el término "institución en el sentido de "institución social" y no en el sentido de "organización", "ONG" o "institución pública"

finca es de 39 ha. La mayoría de las fincas está ubicada a lo largo de la carretera y los principales ríos. En términos generales están bastante dispersas, siendo necesario recorrer en promedio una hora a pie para trasladarse de una finca a otra. Movilizarse desde Pillahuata hasta Boca Manu puede requerir entre 7 y 8 horas bajo buenas condiciones de carretera y navegación; mientras que el viaje de retorno puede tomar 3 horas adicionales (viaje en contra de la corriente del río), sin considerar el ingreso a Tono (15 km) y Huacaria (7.5 km).

La propiedad agrícola ha sido otorgada por el estado principalmente para labores agropecuarias; sin embargo, estudios de zonificación de la capacidad agrícola realizados en 12 fincas indica que sólo un 60% de dichas tierras tiene capacidad de uso agropecuario, el resto de tierras son calificadas como de protección (14%) y forestal (26%).

## MÉTODOS

El presente trabajo de sistematización estuvo abocado a la búsqueda de lecciones aprendidas sobre el proceso, el producto y el impacto luego de diez años de labores de reforestación en la Zona de Uso Múltiple Amazónica de la Reserva de Biosfera del Manu.

Esta sistematización se inició con un taller en el cual participaron los técnicos de Pro Naturaleza. Luego de una revisión de los conceptos generales sobre sistematización, se procedió a contar la historia del proyecto, e identificar los hitos que dividieron el proceso en varias fases. Luego del análisis y comparación de los objetivos y logros de dichas fases, los participantes procedieron a identificar las lecciones aprendidas. En este caso, las lecciones vienen del punto de vista de los técnicos.

La segunda fase del proceso consistió en una evaluación de campo del estado de las plantaciones efectuadas. Asimismo se buscó la opinión de la población participante para recoger su versión de las lecciones. Para ello se eligió una muestra aleatoria y estratificada; los estratos reflejaron cada una de las dos fases en las cuales se dividió los diez años del proyecto y la pertenencia o no de los participantes a alguna comunidad nativa. Aunque se seleccionaron 74 familias participantes de un total de 177, sólo pudieron ser entrevistadas 42 de ellas (24%). En cada una de las familias seleccionadas se evaluó el tamaño y estado de sus principales plantaciones; asimismo se sostuvo una entrevista de grupo focal (incluyendo a ambos responsables de la familia), en 25 de las familias seleccionados y en las 17 restantes se efectuó una versión corta de las entrevistas de grupo focal.

Las entrevistas tuvieron por objetivo indagar: la percepción de los participantes del beneficio obtenido de las plantaciones ejecutadas, su opinión sobre la cantidad y calidad de la capacitación y asesoría recibida, los conflictos generados por el proyecto, la asociación entre la disponibilidad de recursos y el éxito de las plantaciones y, finalmente, una primera aproximación de la versión de los pobladores de las lecciones aprendidas.

Para evaluar el nivel de éxito (impacto logrado), con las plantaciones efectuadas por Pro Naturaleza, se evaluaron 126 plantaciones de las cuales se tenían registros recientes. Para ello se asignó un puntaje a cada plantación visitada de acuerdo al cumplimiento de los criterios indicados en la **Tabla 1**.

No se asignó puntaje en el noveno criterio (vigor de los árboles) porque no se recabó adecuadamente esta información para el total de las 126 plantaciones. Se asignó el puntaje de uno (1) si la plantación cumplía satisfactoriamente el criterio bajo evaluación. Si el criterio se cumplía de manera indiferente o no se cumplía sin causar perjuicio o sin generar percepciones negativas se asignaba el valor de 0 (cero). En cambio, si la plantación había logrado un efecto contrario en algún principio dado (no proporcionó beneficio directo sino gastos en mano de obra, generó discordia entre vecinos, redujo la superficie de tierra agrícola del predio, está sobredimensionada, crece tan lento que ha desanimado a los titulares a seguir reforestando), se le asignó la unidad negativa (-1). De este modo el mínimo valor que una plantación puede alcanzar en este caso es -9 y el máximo valor es de 9.

## LECCIONES APRENDIDAS

### Sobre el proceso

Gran parte de la población dentro de la ZUMAM tenía poca costumbre de plantar árboles. Fue necesaria una continua interacción entre el personal de Pro Naturaleza y los pobladores del área para que incorporen esta práctica en sus quehaceres cotidianos. A lo largo de este proceso hemos descubierto varias condiciones o factores que favorecen el establecimiento de plantaciones exitosas (**Tabla 2**).

**Tabla 1.** Criterios empleados para calificar una plantación familiar o comunal como exitosa.

Criterios		Observaciones
Impacto		
1	Se aprovecha la plantación	Los bienes y servicios producidos por la plantación serán también aprovechados por el propietario o titular de la tierra donde está instalada la plantación. La equidad en la distribución del beneficio de las plantaciones es un criterio básico del éxito.
2	La población está capacitada	Como consecuencia de establecer y dar mantenimiento a la plantación, los usufructuarios han aprendido las técnicas para continuar con la tarea por sí solos; y los técnicos entienden mejor las necesidades y racionalidad de los usufructuarios. Es decir, ha existido transferencia de conocimientos (en ambos sentidos).
Proceso		
3	También genera servicios ambientales	La especie empleada satisface tanto las expectativas de producción de bienes como también la de proveer servicios ambientales. Por ejemplo, no creemos exitosa a una plantación que tiene un alto rendimiento si esto ocurre a costa de una acelerada erosión del suelo o no provee de hábitat a la fauna local.
4	No compite con cultivos agropecuarios actuales o futuros	La plantación está ubicada en áreas donde no ocasionará en el mediano y largo plazo conflictos con otros usos de la tierra. Un buen trabajo de zonificación del predio ayudará a determinar aquellas áreas que deberían estar con plantaciones (agroforestería y convencionales) y que áreas no deben usarse porque se reservan para uso agropecuario.
5	Se ubica en áreas libres de conflictos sobre derechos de propiedad	La plantación está ubicada en áreas donde no existe conflicto sobre los derechos de uso de dichas áreas. Los derechos de propiedad de la plantación y de la tierra donde está instalada deben ser reconocidos por los vecinos.

Criterios		Observaciones
6	El tamaño se ajusta a los objetivos de la plantación	El tamaño de la plantación se ajusta a los objetivos de bienes y servicios esperados por el propietario. Las grandes extensiones no siempre son un indicador de éxito. Los agricultores en la ZUMAM no tienen la mano de obra ni los recursos de capital para abrir y mantener más de 2 ha por año. Lo pequeño también es hermoso.
Silvicultura		
7	Supervivencia adecuada	La supervivencia de la plantación es lo suficientemente adecuada para obtener la cantidad de bienes esperada. Por ejemplo, en las condiciones ambientales de la ZUMAM, pretender cosechar más de 100 árboles maderables de una misma especie por hectárea no tiene sentido.
8	Tasa de crecimiento aceptable	La tasa de crecimiento de los individuos en la plantación es al menos igual a la observada cuando dicha especie crece en el bosque sin intervención humana.
9	Vigor de la plantación (no evaluado)	Los individuos lucen vigorosos. Es decir, los individuos presentan buena forma, la altura de la copa es al menos un quinto de la altura total del árbol, el follaje es copioso y verde.
10	Presencia de un exuberante sotobosque	Existe un exuberante sotobosque que acompaña a la plantación. Este criterio es aplicable principalmente a plantaciones con árboles mayores a 5 metros. La presencia de sotobosque y otras especies que están emergiendo por entre los individuos plantados es más eficiente en la protección del suelo, otorga complejidad en la estructura de la plantación lo cual es utilizado por la fauna local. Finalmente contribuye en la inmovilización (secuestro) de carbono.

## Sobre el producto

Las limitaciones de espacio no nos permiten cubrir adecuadamente todas las lecciones sobre las plantaciones (especies, sistemas apropiados, espaciamiento, crecimiento, etc.). Aquí presentamos sólo las lecciones que eran menos obvias al inicio del trabajo.

En términos generales, entre 1990 y 1999, el equipo del proyecto trabajó con al menos 40 especies leñosas, de las cuales existen registros continuos de al menos 31 especies (**Tabla 3**). De ellas, 26 son nativas del área de trabajo y 5 son nativas de otras zonas de la cuenca amazónica; en su mayoría son especies maderables o productoras de frutos, y algunas de doble propósito.

La información disponible indica que en estos diez años se instalaron casi 46,000 plántones con aproximadamente 150<sup>3</sup> participantes familiares. Durante la primera fase se tiene registros de instalación de 10,705 plántones, y en la segunda de 34,934. Estas cifras son aproximadas, y probablemente representan cantidades mínimas, debido a que algunas plantaciones no fueron registradas por los técnicos del proyecto, ni por los mismos participantes. Según la evaluación de campo, el 42% de las plantas sembradas en ambas etapas está vivo. La extrapolación de este porcentaje permite estimar que alrededor de 19,168 árboles se encuentran aún en pie. Por otro lado, tomando el promedio de 102 árboles por participante encontrados durante la evaluación de campo, nos da una segunda estimación de alrededor de 15,250 árboles vivos en parcelas familiares en la zona. Es decir el número de plantas vivas después de 10 años puede ser estimado con confianza entre 15-20,000. Sin embargo, la muestra sugiere que problemas sanitarios, pobre mantenimiento o pobre crecimiento estarían afectando a más del 25% de las plantas vivas.

En cuanto al área reforestada, los datos de la evaluación de campo sugieren una densidad inicial de plantación de 169 árboles/ha, número consistente con un espaciamiento inicial de plantación de 6 metros y mortandad promedio de 40%. Esto nos da un estimado del área total reforestada al final del proyecto de entre 90-115 ha, o entre 0.6-0.75 ha/participante. La variación entre participantes es muy alta; sin embargo sabemos que son pocos los participantes con plantaciones cuya área total superan las 2 ha.

---

3 Son las 141 familias registradas para el periodo 1996-2000, más aproximadamente 9 familias que participaron en el PIA pero no posteriormente.

**Tabla 2.** Condiciones o factores favorables que facilitan el proceso de establecer plantaciones familiares o comunales exitosas.

Factor Clave	Observaciones
1 Motivación	<p>Las plantaciones han funcionado mejor cuando los participantes han estado motivados. Aquí destacan las personas de avanzada edad, quienes por lo general siempre han puesto un especial interés en dejar árboles para que puedan ser cosechados por sus hijos y nietos. Entre las acciones exitosas que motivan a la población a plantar árboles, se incluyen las reuniones donde se muestran los productos que se pueden obtener de los árboles (degustación de frutos, forraje, empleo de leña). Las severas mortalidades tienen un efecto desmoralizador en los pobladores que por primera vez incursionan en plantaciones forestales. Debe evitarse trabajar a gran escala con una especie en particular cuando no se sabe nada sobre su comportamiento en plantaciones.</p>
2 Compromiso y participación	<p>Las plantaciones demandan tiempo para las operaciones de limpieza; lamentablemente aún no se dispone de técnicas silviculturales que eviten esta necesidad. El tiempo es un recurso escaso, y se asigna en forma prioritaria a las labores agrícolas, domésticas y pecuarias. Se requiere de un alto nivel de compromiso para brindar mantenimiento a las plantaciones. En este punto es importante resaltar que la familia entera debe participar en todo el proceso: decisión de qué plantar, dónde plantar y los cuidados que están dispuestos a brindarle. Asimismo, la probabilidad de éxito de las plantaciones se acrecienta cuando la población participa desde la planificación de los proyectos.</p>
3 Planificación a nivel de predio o finca	<p>Es necesario llamar la atención sobre la importancia de la zonificación del predio o finca para el éxito de las plantaciones familiares. La zonificación debe ser un proceso en el cual la familia conoce las características de su predio y toma decisiones sobre el uso que le dará a cada unidad agropecuaria y forestal. De este modo la instalación de las especies leñosas se percibe como un componente tan importante como los cultivos y los animales domésticos. Creemos que los objetivos de producción de una familia no son estáticos, estos cambiarían en función de la demanda que los hijos generan conforme van creciendo y requieren educación superior (generalmente fuera de su lugar de origen). Si bien es cierto que la zonificación brinda las pautas del manejo de la finca, el énfasis en alguno de los componentes productivos del predio (agrícola, pecuario o forestal) iría modificándose para dar paso a la combinación que mejor satisfaga las necesidades dominantes. Es cuando los hijos son mayores cuando crece el interés sobre la actividad forestal.</p>

Factor Clave		Observaciones
4	Asesoramiento técnico permanente	A pesar del gran esfuerzo desplegado por los técnicos, este no fue suficiente para brindar un asesoramiento técnico adecuado. A pesar que no sabemos cuál es el nivel adecuado de contacto con la población involucrada, creemos que existe una correlación positiva entre el éxito de las plantaciones y la presencia constante del personal técnico para responder a las interrogantes que surgen de situaciones imprevistas; en la mayoría de los casos dichas dudas no estaban cubiertas en los folletos de extensión y capacitación elaborados por los técnicos.
5	Manejo de conflictos internos y generados por el proyecto	Entendemos como conflicto a cualquier disputa que afecte el acceso a recursos. En algunas comunidades existieron conflictos antes del trabajo de Pro Naturaleza; dichos conflictos fueron exacerbados cuando el proyecto seleccionó promotores para los trabajos de plantación; esto originó un sesgo en la canalización de apoyo a sólo algunas familias dentro del poblado. Es importante que los diagnósticos socio-económicos puedan identificar a tiempo los conflictos existentes en el ámbito de las comunidades antes de iniciar alguna intervención. Otra fuente de conflictos ocurre por las diferencias en la visión y estilo de trabajo de otras instituciones presentes en el área. Algunos proyectos pagaban a las familias para establecer sus plantaciones dejando el mensaje erróneo que siempre debían ser remunerados para estas tareas. Estas diferencias entre instituciones han sido difícil de resolver; se requiere mucho diálogo y paciencia para evitar que políticas asistenciales perturben la marcha de proyectos no paternalistas.
6	Trabajo con el apoyo de las escuelas locales	Encontramos sumamente importante trabajar en las escuelas con viveros y plantaciones escolares. Hemos podido verificar que los niños en las áreas rurales son un elemento importante en el mantenimiento de las plantaciones. A través de la escuela ellos pueden aprender técnicas sencillas y reconocer las plántulas de las especies que se están estableciendo en las chacras de sus padres. Para los efectos de mejorar el mantenimiento de las plantaciones, resultaría útil trabajar en las escuelas rurales donde casi todos los niños participan activamente en las labores de mantenimiento de sus chacras.
7	¿Trabajo a nivel comunal?	Las comunidades no son la unidad apropiada para el establecimiento de plantaciones. Creemos que la unidad básica para planificar y ejecutar la producción es la familia y no la comunidad. En la ZUMAM la mayoría de comunidades o asociaciones de pobladores se formó por agricultores con fincas individuales que se asociaron para facilitar la titulación de sus predios, la construcción de escuelas o la instalación de servicios básicos. La conducción de actividades productivas a nivel comunal (e.g. empresas comunales), no ha dado buenos resultados desde el punto de vista económico; al contrario, acrecentó las diferencias existentes. La excepción la constituyen las comunidades nativas. Sin embargo, aun en este caso el trabajo comunal sólo funciona con éxito para el establecimiento y no para mantenimiento.

**Tabla 3.** Principales especies leñosas utilizadas por el proyecto en las plantaciones forestales dentro de la Zona de Uso Múltiple Amazónica de la Reserva de Biósfera del Manu entre 1990 y 1999.

No	Nombre Común	Nombre Técnico	Familia	USOS						
				Madera	Exudado medicinal	Fruto	Leña	Construcción rural	Palmito	Otros 4
1	Achigua	<i>Jacaranda copaia</i>	Bignoniaceae	X						
2	Aguano (Tornillo)	<i>Cedrelinga catenaeformis</i>	Fabaceae	X						
3	Alco caspi	<i>Vochisia?</i> sp.	Vochysiaceae	X				X		
4	Cacao	<i>Theobroma cacao</i>	Malvaceae			X				
5	Canela	<i>Cinnamomun zeylanicum</i>	Lauraceae							X
6	Caoba	<i>Swietenia macrophylla</i>	Meliaceae	X						
7	Catahua	<i>Hura crepitans</i>	Euphorbiaceae	X						X
8	Cedro (Cedro de playa)	<i>Cedrela odorada</i>	Meliaceae	X						X
9	Chalanque	<i>Miconia</i> sp.	Melastomataceae	X				X		
10	Cocotero	<i>Cocos nucifera</i>	Arecaceae			X				
11	Copaiba	<i>Copaifera reticulata</i>	Fabaceae	X	X					
12	Estoraque	<i>Myroxylum balsamun</i>	Fabaceae	X	X			X		
13	Ishpingo	<i>Amburana cearensis</i>	Fabaceae	X						

4 Los otros usos incluyen corteza aromatizante (canela), construcción de botes (catahua y cedro), y construcción de techos (shebón).

No	Nombre Común	Nombre Técnico	Familia	USOS						
				Madera	Exudado medicinal	Fruto	Leña	Construcción rural	Palmito	Otros 4
14	Laurel	<i>Nectandra</i> sp.	Lauraceae	X						
15	Limón	<i>Citrus limonum</i>	Rutaceae			X				
16	Limón rugoso	<i>Citrus</i> sp.	Rutaceae			X				
17	Mamey	<i>Eugenia jambos</i>	Myrtaceae			X				
18	Mandarina	<i>Citrus nobilis</i>	Rutaceae			X				
19	Marañón	<i>Anacardium occidentale</i>	Anacardiaceae			X				
20	Mazasamba	<i>Annona muricata</i>	Annonaceae			X				
21	Moena	¿?	Lauraceae	X						
22	Naranja	<i>Citrus sinensis</i>	Rutaceae			X				
23	Oje	<i>Ficus</i> sp.	Moraceae	X	X					
24	Pacae "colombiano"	<i>Inga</i> sp.	Fabaceae			X	X			
25	Pashaco	<i>Schizolobium amazonicum</i>	Fabaceae	X						
26	Pijuayo	<i>Bactris gasipaes</i>	Arecaceae			X			X	
27	Pomelo	<i>Citrus maxima</i>	Rutaceae			X				
28	Puca pacae	<i>Tachigali</i> sp.	Fabaceae	X						
29	Sacsa	<i>Otoba parvifolia</i>	Myristicaceae	X				X		
30	Sangre de drago	<i>Croton cf lechleri</i>	Euphorbiaceae		X					
31	Shebón	<i>Atalea</i> sp.	Arecaceae			X				X

## Sistemas de plantación

Las plantaciones se han efectuado bajo diversos sistemas de instalación, de los cuales los más empleados se describen en la **Tabla 4**.

Con base a las observaciones en el campo y conversaciones con los técnicos y participantes del proyecto, podemos formular algunas conclusiones generales sobre el diseño de los sistemas de plantación que resultan más apropiados para una plantación exitosa.

- Es esencial tener desde el inicio una clara idea de los productos y beneficios que se espera obtener a través del tiempo. Si se trata de plantaciones de ciclo largo, estas especies deben instalarse en sistemas que permitan la asociación con otras que generen beneficios en el corto y mediano plazo.
- El número de especies y asociaciones empleadas debe ser suficiente para lograr los objetivos definidos en las variadas condiciones de la zona del proyecto. Pero la diversidad de especies no debe ser tanta que impida el seguimiento y evaluación de la experiencia.
- La instalación de plantaciones en parcelas familiares debe partir de una zonificación del predio para identificar las áreas idóneas para diferentes sistemas de plantación. Dicha zonificación debe tomar en cuenta tanto las condiciones ecológicas del sitio, como los recursos disponibles, necesidades, habilidades e intereses del participante.
- El número de árboles instalados debe ser suficiente para generar beneficios significativos, pero no exceder las capacidades del participante – sobre todo en términos de mano de obra para el mantenimiento de la plantación.

## Sobre el espaciamiento

Al agricultor no le gusta hacer el raleo; los pobladores de la ZUMAM son esencialmente horticultores y en la horticultura no se acostumbra a ralear. El diseño y espaciamiento de la plantación debe reducir al mínimo la necesidad de eliminar árboles por razones puramente silviculturales; es decir, sin ningún beneficio para el participante.

Es fundamental que los silvicultores encuentren sistemas de plantación mixta que no requieran raleos sino cosechas escalonadas que vayan liberando paulatinamente la ocupación del suelo hasta la ocupación adecuada para la cosecha final.

**Tabla 4:** Descripción de los sistemas agrosilviculturales y plantaciones convencionales empleados por el proyecto en la Zona de Uso Múltiple Amazónica de la Reserva de Biósfera del Manu.

Sistema	Descripción
Sistemas Agroforestales	
Taungya	Se denomina Taungya a la plantación de especies arbóreas entre cultivos que han sido instalados algunas semanas antes (3 - 10 semanas). Luego que los cultivos salen queda propiamente la plantación. Algunos autores no consideran el Taungya como un sistema agroforestal propiamente, sino como una práctica agroforestal o un sistema de plantación de árboles que reduce los costos de establecimiento. Además de reducir los costos de plantación, los cultivos proporcionan excelente formación o entrenamiento de los fustes cuando los cultivos de ciclo corto (maíz, yuca, arroz) van acompañados de plátanos y árboles frutales (paca, y tal vez palto)
Cerco vivo	Este es un sistema que puede ser agroforestal si incluye especies de uso múltiple junto con cultivos. En el cerco vivo la principal función es delimitar un área, impedir el paso de animales o personas, o servir de lindero entre propiedades o parcelas. En este sistema los espaciamientos entre las leñosas son muy pequeños (menores a 2 m). En algunos casos se integra alambre de púas al cerco de leñosas. Este sistema ha sido muy poco empleado en la ZUMAM.
Huerto casero de leñosas	El huerto casero de leñosas se puede definir como el sistema convencional de huerto casero en el cual faltan las hortalizas. En el área de trabajo es muy frecuente instalar especies leñosas (frutales, maderables y medicinales) a corta distancia de la vivienda. Esto ocurre cuando los números a plantar por especie son relativamente pequeños (menos de 10). Este tipo de plantación se hace alrededor de la casa o a menos de 10 minutos de camino en forma aleatoria. Especulamos que la carencia de hortalizas y otros cultivos de corto ciclo en estas arboledas se debe principalmente a que los animales domésticos pastean alrededor de la vivienda y dañarían fácilmente hortalizas u otras especies apetecibles. En todos los casos donde las familias tenían una huerta cerca de su casa, esta estaba completamente protegida por un cerco.
Silvopasturas	Las silvopasturas en el área se limitan al manejo de regeneración natural de chalanque que se instalan espontáneamente dentro de algunos potreros. Hay muy pocos casos de este tipo y esta práctica lamentablemente no está difundida en el área. El chalanque proporciona principalmente sombra para el ganado, es de rápido crecimiento y permite usar los raleos para construcciones rústicas.

Sistema	Descripción
Plantaciones Convencionales	
Plantación en línea	La plantación en línea es uno de los métodos más empleados como consecuencia de que los participantes plantaron un número relativamente pequeño de plantas (menos de 10 generalmente) en una simple fila. Se diferencia del cerco vivo en que aquí no existe la intención de limitar el paso de personas o animales. En algunos casos también ha servido para proporcionar sombra o como ornamentación.
Corta de regeneración	La corta de regeneración consiste en abrir el dosel inmediatamente adyacente a árboles adultos productores de semillas. Esta apertura puede ser de variable intensidad y tiene como fin estimular el establecimiento de plántulas provenientes del árbol objetivo. Bajo condiciones de dosel cerrado dicho establecimiento no sería posible. Este método se ha empleado en la ZUMAM exclusivamente con el águano. Sin embargo desde hace 30 años la familia de César Vargas Zorrilla CN (Diamante) viene practicando una modalidad que puede considerarse una variante de este método de establecimiento. Él abrió chacras aledañas a un grupo de árboles de cedro maduro que encontraron hace 30 años. Desde entonces se han establecido cedros hacia los bordes de las chacras.
Enriquecimiento de bosques	Consiste en la apertura de fajas de 2-3 m de ancho en zonas boscosas y el establecimiento de plántulas a lo largo de dichas fajas. La práctica más generalizada ha sido la apertura de fajas en bosque secundario; la especie utilizada ha sido principalmente el águano. También existen algunos ensayos de plantación en vales de extracción abandonadas; en este estudio no pudimos visitar dichos ensayos. Finalmente existieron algunas iniciativas de los propios pobladores CN (Shipetiari) de plantar cedros a lo largo de las trochas; sólo se apreció alguna respuesta favorable en los lugares más iluminados.

## Supervivencia y crecimiento

La información recogida indica que el 20% de las plantas instaladas en la primera fase se encuentra vivo mientras que este porcentaje asciende a 50% para las plantas instaladas en la segunda fase. En cuanto a la supervivencia por especie, fue difícil llegar a conclusiones firmes con base a los datos obtenidos. La **Tabla 5** refleja la muy alta variabilidad de la supervivencia entre plantaciones.

En cuanto a las causas de mortalidad, no tuvimos suficiente evidencia para afirmar que los sistemas de plantación han influido en la supervivencia de las plantas. En el caso de las especies maderables, el crecimiento exitoso parece depender más del suelo, de las especies formadoras acompañantes y de las limpiezas periódicas de los cultivos acompañantes.

A partir de las entrevistas con los participantes, notamos que el corte accidental, el fuego y la competencia de lianas y maleza son las causas más frecuentes de mortalidad en las plantaciones evaluadas, representando en conjunto alrededor del 60% de los casos de mortalidad registrados. Todas estas causas están relacionadas al manejo de las plantaciones y los conflictos con vecinos (caso del fuego). Otras causas representan el 40% de los casos registrados siendo el daño por insectos y el arrastre de árboles por la erosión del río las más frecuentes.

## Sobre el impacto

Uno de los temas más controversiales en este proceso de sistematización fue la definición de éxito para las plantaciones ejecutadas. Si nuestro deseo último es conocer las lecciones que nos han de guiar para establecer plantaciones **exitosas**, entonces es una cuestión previa el poder definir qué es exitoso en el contexto de plantaciones familiares. En principio esta definición parece simple pero nos tomó tiempo arribar a algunos criterios que fueran aceptables por el equipo de Pro Naturaleza.

Basados en los criterios seleccionados, los resultados a partir de 126 plantaciones indican que en promedio las plantaciones tienen un puntaje de cuatro con valores que van de cero hasta ocho. De acuerdo a nuestro sistema de puntaje, creemos que niveles aceptables de éxito estarían indicados por valores entre 5 y 7, y que una condición deseada tendría valores mayores a 7. De este modo, la muestra evaluada nos sugiere que en promedio, las plantaciones efectuadas en la ZUMAM se encuentran por debajo del nivel aceptable de éxito.

La distribución de los puntajes en la muestra indica que sólo un 25 % de las plantaciones se encuentra en condiciones aceptables o deseables (puntaje > 5),

**Tabla 5:** Valores de supervivencia de algunas especies empleadas en las plantaciones. El valor “n” representa el número de plantaciones donde existía información suficiente para calcular la supervivencia.

ESPECIE	SOBREVIVENCIA (%)		
	Promedio	Sd <sup>1</sup>	n
Águano	52.3	27.9	5
Cacao	62.5	17.7	2
Caoba	39.0	33.8	10
Castaño	50.0	-	1
Cedro	30.1	29.1	12
Copaiba	100		1
Ishpingo	18.6	26.3	2
Laurel	1.3	1.8	2
Limón sutil	43.6	33.1	5
Marañón	56.9	33.5	5
Naranja	52.0	35.4	8
Pashaco	27.0	28.4	5
Pijuayo	38.6	38.9	7
Pomelo	80.5	88.8	2
Sangre de grado	51.8	33.4	8

<sup>1</sup>Sd = desviación estándar

mientras que el resto se encuentra en condiciones sub óptimas. Al desagregar los puntajes según los tres grupos de criterio considerados (impacto, proceso, silvicultura), observamos que en el impacto y en parte en los procesos se cuenta con bajos puntajes. Esto sugiere que se debe poner un mayor énfasis en la definición de los objetivos de la plantación y la planificación cuidadosa del establecimiento y el régimen de mantenimiento. En cuanto al impacto, ha influido mucho el énfasis puesto en especies maderables de larga rotación; en la mayoría de estos casos el beneficio previsto tardará muchos años antes de que se pueda materializar.

## AGRADECIMIENTOS

En la recopilación de información e informes ha sido invaluable la ayuda prestada por Elisbán Condori y Rosa Mary Béjar. Durante el trabajo de campo y recuperación de la información queremos agradecer la experiencia y conocimiento de Ruperto Mejía “Chachón”. Asimismo resaltar la desinteresada colaboración de las siguientes personas clave: Delfina Astete Flores, Modesto Chalco Llampi, Persi Luna Peralta, Celestino Huacac Delgado, Marcelino Gómez Layme, Manuela Ramos Sosa, Juan Soncco Pacheco, Julia Sánchez Condori, José Inquillay Apaza, Isaías Chinipa Manga, César Araoz Avilez, Humberto Vargas Zorrilla, Berta Laureano E., y Angel Trigoso Vargas. El presente trabajo de sistematización ha sido fruto del financiamiento del WWF - UK.

### ***In Memoriam:***

Justo Tecsi Berrios, Paul Chevarría Paredes, Nohemí Lazo Villafuerte, Rosa Botger Zamalloa y Antonio Arana Cardó.

## LITERATURA

Anónimo. 1998. Informes sobre manejo de semillas forestales y artesanías en la Comunidad Nativa de Diamante. Compilación de informes preparado por Pro Naturaleza. Cusco.

APECO (Asociación Peruana para la Conservación de la Naturaleza). 1996. Estudio de línea base. APECO: Programa de Educación Ambiental en la Reserva de Biosfera del Manu, Lima, 113 pp.

Arana C., Antonio; Jerí O., Julio. 1994. Informe anual tornillos: Octubre 93 - Junio 94. Informe inédito presentado a Pro Naturaleza. (Lima).

Arana C., Antonio; Jerí O., Julio. 1995. Análisis comparativo de la propagación por semillas y plántulas de regeneración de *Cedrelinga catenaeformis* dentro de la Reserva de Biosfera del Manu. Informe inédito presentado a Pro Naturaleza. (Lima).

Arana C., Antonio, Spittler M., Patrick. 1993. Manejo de regeneración natural de *Cedrelinga catenaeformis* en la zona cultural de la Reserva de Biosfera del Manu: Informe de avance 1992. Informe Inédito presentado a ProNaturaleza. (Lima).

Arana C., Martín. 1993. Informe de trabajo de campo: Proyecto cedros 1992. Informe Inédito presentado a ProNaturaleza.

- Arana C., Martín. 1994. Informe anual cedros: Octubre 93 - Junio 94. Informe inédito presentado a Pro Naturaleza. (Lima).
- Bulnes S., F. 1994. Informe de evaluación de los proyectos: Proyecto cedros (*Cedrela odorata*), Proyecto tornillos (*Cedrelinga catenaeformis*). Informe de consultoría, Lima.
- Cabello, C. 1999. Manejo de *Cedrela odorata* y *Cedrelinga catenaeformis* durante el periodo 1990-1998. Informe de trabajo presentado a Pro Naturaleza. Lima.
- Catpo V., R. 1998. Inventario de sangre de grado (*Croton lechleri*) en Madre de Dios para el desarrollo de un plan de manejo y aprovechamiento sostenible por comunidades locales. Informe de consultoría para Conservación Internacional-Perú, Puerto Maldonado.
- Cerro M., W. 1998a. Informe trimestral Abril-Junio 98: Proyecto sobre manejo de semillas forestales y artesanías en la Comunidad Nativa de Diamante. Informe presentado a Pro Naturaleza. Cusco.
- Cerro M., W. 1998b. Informe trimestral Julio-Setiembre 98: Proyecto sobre manejo de semillas forestales y artesanías en la Comunidad Nativa de Diamante. Informe presentado a Pro Naturaleza. Cusco.
- Cerro M., W. 1998c. Informe trimestral Octubre-Diciembre 98: Proyecto sobre manejo de semillas forestales y artesanías en la Comunidad Nativa de Diamante. Informe presentado a Pro Naturaleza. Cusco.
- Clark, K. E., Chalco, M., Elejalde, A. 1990. Diagnóstico socio-económico de la zona cultural y de influencia de la Reserva de Biosfera del Manu: El Departamento de Madre de Dios, Informe Preliminar. Fundación Peruana para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund (US), Lima. 121 pp.
- Clark, K. E., Chalco, M., Elejalde, A., Palomino, J., Yallico, L. A. 1990. Diagnóstico socio-económico de la zona cultural y de influencia de la Reserva de Biosfera del Manu: La subregión alto Madre de Dios/Manu, Informe Final. Fundación Peruana para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund (US), Lima. 32 pp.
- Contreras, J. 1997a. Crecimiento de *Cedrela odorata* en la reserva de biosfera del Manu. Informe Inédito presentado a Pro Naturaleza, (Lima), s.p.
- Contreras, J. 1997b. Manejo de la regeneración natural de *Cedrelinga catenaeformis* Ducke "Tornillo" en la Reserva de Biosfera del Manu. Informe Inédito presentado a Pro Naturaleza, (Lima).
- Chalco, M., Meneses, E. 1994. Informe anual del proyecto "Conservación y Desarrollo Ecológicamente Sustentable en la Reserva de Biosfera del Manu". Informe Inedito presentado al World Wildlife Fund, Lima.
- Flores N., C.F. 1993a. La variabilidad en el crecimiento de *Cedrela odorata* L. (*Meliaceae*) bajo condiciones naturales: influencia del sitio y la vejez relativa. Revista Forestal del Perú 20(1): 39-49.
- Flores N., C.F. 1993b. La variabilidad en el crecimiento de *Cedrela odorata* L. (*Meliaceae*) bajo condiciones naturales: influencia de la iluminación de copas. Revista Forestal del Perú 20(1): 63-74.
- Flores N., C.F. 1994. Manejo de cedros (*Cedrela odorata*) bajo sistemas agroforestales: un resumen de la investigación en el valle del Manu. Revista Forestal del Perú 21(1-2): 39-52.

- Flores N., C.F. 1995. Ecuación de volumen de una población ribereña de *Cedrela odorata* en Madre de Dios, Perú. *Revista Forestal del Perú* 22(1-2): 15-26.
- Flores N., C.F. 1998. Tropical cedars (*Cedrela spp.*): new management perspectives. *TRI News* (Journal of the Tropical Resource Institute, Yale University), 17: 21-23.
- Flores N., César F., Díaz G., Juan. 1990. Evaluación preliminar de rodales de *Cedrelinga catenaeformis* Ducke (Aguano) en los ríos Manu y Alto Madre de Dios (5to Informe de Campo). Informe Inédito presentado a ProNaturaleza, Lima.
- Flores N., César F., Díaz, J., Mifflin, H., Zorrilla, V. 1990. Estado de madurez de los rodales de cedro (*Cedrela odorata*) que fueron aprovechados en la actual Zona Reservada del Manu (3er Informe). Informe Inédito presentado a ProNaturaleza, Lima.
- Flores N., César F., Lombardi I., Ignacio. 1992. Establecimiento de *Cedrela odorata* y *Ficus insipida* en la sucesión ribereña del río Manu. *Revista Forestal del Perú* 19(2): 25-35.
- Halliday, Andrew. 1998. Integrating conservation and development in the Manu Biosphere Reserve. M.Sc. dissertation. University of Wales, Wales. 59 pp.
- Halliday, A., Bouroncle, C. 2000. Memoria de la reunión sobre sistematización de experiencias de uso de recursos. Manuscrito Inédito. Pro Naturaleza, Lima.
- IMA-Instituto de Manejo de Agua y Medio Ambiente. 1998. Propuesta de ordenamiento territorial de la provincia del Manu. IMA-CTAR Madre de Dios-Parque Nacional del Manu, Cusco. 231 pp.
- JICA-INIAA. 1991a. Informe final del estudio conjunto sobre investigación y experimentación en regeneración de bosques en la zona amazónica de la República del Perú: Manual de Silvicultura. Agencia de Cooperación Internacional del Japón (JICA)-Instituto Nacional de Investigación Agraria y Agroindustrial (INIAA), s.l. 99 pp.
- JICA-INIAA. 1991b. Informe final del estudio conjunto sobre investigación y experimentación en regeneración de bosques en la zona amazónica de la República del Perú: Monografías. Agencia de Cooperación Internacional del Japón (JICA)-Instituto Nacional de Investigación Agraria y Agroindustrial (INIAA), s.l. 260 pp.
- Lamb A. F. A. 1968. Fast growing trees of the lowland tropics No 2 *Cedrela odorata*. Commonwealth Forestry Institute, University of Oxford, 46 pp.
- Luna P., Persi, 1996. Informe trimestral del Proyecto Manu-Segunda Fase. Informe inédito presentado al Ing. Modesto Chalco (Director), Pilcopata.
- Maruyama, E. 1987. Manejo de regeneración natural de tornillo (*Cedrelinga catenaeformis* Ducke) en la zona forestal Alexander Von Humboldt. Documento de Trabajo No. 03. Cenfor XII, Pucallpa. 39 pp.
- Mecinas L., J., Door R., C., Chung M., A. Moreno D., P. 1991. Micorrizas en tres especies forestales de la Amazonía peruana. *Revista Forestal del Perú* 18(2): 29-44.
- Meléndez M., Luis. 1995. Sistemas agroforestales en la Reserva de la Biósfera del Manu. Informe de consultoría para Pro Naturaleza; s.l., 74 pp.
- Oliver, C, Larson, B. C.1996. Forest stand dynamics. Update edition. John Wiley and Sons, New York, 520 pp.

Salis, A., Rojas León, G., Ramos Padilla, M., Pérez Pereyra, A. 1994. Diagnóstico socioeconómico de la provincia del Manu. .Municipalidad Provincial del Manu-Centro de Estudios Regionales Andinos “Bartolomé de las Casas”, Cusco. 134 pp.

Terborgh, J., Flores N., C., Mueller, P. & L. Davenport. 1997. Estimating the ages of successional stands of tropical trees from growth increments. *Journal of Tropical Ecology* 14: 833-856.

# Avances hacia un modelo de gestión comunal de bosques en el Corredor Manu-Amarakaeri

Un modelo en construcción en las Comunidades Nativas en el sureste peruano

Patricio Zanabria Vizcarra, Carlos Arévalo Coba, Raquel Orejas, Frank Hajek

“La comunidad se estanca sin el impulso del individuo, el impulso desaparece sin la comprensión de la comunidad”

William James

## RESUMEN

Las comunidades nativas asentadas entre el Parque Nacional del Manu y la Reserva Comunal Amarakaeri viven del bosque. De él obtienen tanto productos de subsistencia (carne, frutas, semillas, peces, etc.) como ingresos monetarios para mejorar su calidad de vida (resultante de la venta de madera y otros recursos). Sin embargo, las comunidades sienten que este uso está causando la degradación de los recursos disponibles. Su auto-diagnóstico es que esta degradación se debe, en buena parte, a fallas de organización. Dichas fallas conllevan a que los acuerdos sobre control y uso de los recursos naturales, tomados en sus Asambleas Comunales, no se respeten a cabalidad. Esto conlleva a una disminución de los valores de confianza, reciprocidad y solidaridad, los cuales son esenciales para la vida armoniosa en Comunidad.

El presente artículo trata de esclarecer algunas de las causas de degradación del bosque en Comunidades Nativas y propone un marco conceptual, la Gestión Comunal de Bosques (GCB), con el cual abordar los problemas y retos comunales para la gestión sostenible. Dicho marco conceptual es un esfuerzo por hacer explícito las estructuras y procesos de gobierno, organización y acción que se dan día a día en comunidades de la amazonia. A la luz de otros conceptos de manejo de bosques, específicamente la Forestería Comunitaria y el Manejo Forestal Comunitario, tomamos como base para nuestra reflexión la gestión adaptativa que se vienen dando en Shipetiari, una Comunidad Matsigenka de 24 familias.

En base al trabajo en marcha proponemos tres conclusiones preliminares: (1) La GCB es en la práctica la integración de los procesos de gobierno, organización y acción, debiendo resultar en beneficios sociales, económicos y ambientales para la comunidad, (2) La GCB está estrechamente vinculada al territorio como espacio físico, económico y espiritual, abarcando tanto actividades productivas para autoconsumo (caza, pesca, recolección, otros) como para comercialización (extracción maderera, ecoturismo, otros), y (3) Fortalecer la GCB incluye un profundo análisis por los comuneros de los aspectos sociales para la toma y cumplimiento de decisiones, como base para que las comunidades lleguen a ser autogestionarias y puedan enfocarse en adoptar soluciones técnicas de manejo forestal.

## **ABSTRACT**

The indigenous communities between Manu National Park and the Amarakaeri Communal Reserve live from the forest. From it they obtain both subsistence products (meat, fruits, seeds, fish, etc.) as well as monetary income to improve their quality of life (resulting from the sale of timber and other resources). However, communities feel that this use is causing the degradation of available resources. The self-diagnosis is that this degradation is due, in large part, to organizational failures. These failures, in turn, result in Communal Assembly agreements regarding the control and use of natural resources not being fully respected. This leads to a decrease in the values of trust, reciprocity and solidarity, which are essential for harmonious community life.

This article attempts to clarify some of the causes of forest degradation in native communities and proposes a conceptual framework of Community Forest Stewardship (CFS) with which to address the problems and challenges of communal forestry. This framework is an effort to make explicit the structures

and processes of governance, organization and action that occur every day in Amazon communities. In light of other forest management concepts, specifically Community Forestry and Community-Based Forest Management, we use as an example for our reflection the adaptive management activities that are taking place in Shipetiari, a community of 24 Matsigenka families.

Based on work in progress, we suggest three preliminary conclusions: (1) That CFS is in practice the integration of governance, organization and action processes, that should result in social, economic and environmental benefits for the community, (2) That CFS is closely linked to communal territory as a physical, economic and spiritual entity, covering both traditional subsistence (hunting, fishing, gathering, etc.) and commercial activities (logging, ecotourism, etc.), and (3) Strengthening CFS includes a thorough analysis by community members of the social aspects of decision-making and implementation, as a basis for communities to strengthen self-management before focusing on technical solutions to managing their forests.

## INTRODUCCIÓN

Las comunidades nativas ubicadas en el corredor Manu-Amarakaeri en Madre de Dios, Perú, mantienen hasta la fecha una economía de subsistencia en base a la agricultura, pesca, caza y recolección de frutos y semillas para el autoconsumo y, si hay un excedente este va a la comercialización. Pero si de comercialización como objetivo principal se trata, la actividad maderera en las Comunidades Nativas (CC.NN.) Shipetiari y Diamante es actualmente su fuente más importante de ingreso monetario. Estas actividades productivas de autoconsumo y comercialización tienen una consecuencia: los bosques comunales en general, y más aun los bosques comunales próximos a los centros poblados, tienen ahora escasos recursos naturales (RR.NN.) debido al aprovechamiento no sostenible de árboles maderables. Los mismos comuneros y comuneras afirman que la causa principal de este problema es una mala o insuficiente organización comunal. Este auto-diagnóstico<sup>1</sup> comunal nos ha llevado a preguntarnos si solo se trata de un problema de organización o también está relacionado con el desarrollo de capacidades u otras causas directas o subyacentes, como por ejemplo la falta de aplicación de técnicas forestales que contemplan el Manejo Forestal Comunitario o la Forestería Comunitaria.

En Servicios Ecosistémicos Perú (SePerú) tratamos de comprender cómo se

---

<sup>1</sup> Auto-diagnóstico: identificación de un problema que realizan los mismos comuneros y comuneras.

viene desarrollando la dinámica del acceso, control y uso de los productos y servicios del bosque en las Comunidades donde venimos trabajando (Hajek *et al.*, 2011). Se analiza como estas actividades obedecen a procesos sociales y técnicos y como SePerú puede apoyar para que el uso del bosque sea sostenible. Conceptualizamos la gestión comunal como la dinámica social que regula el acceso, control y uso de los recursos del bosque. En este artículo presentamos el ejemplo de la Comunidad Nativa Shipetiari, para poner en contexto lo que entendemos como los aspectos claves de este proceso.

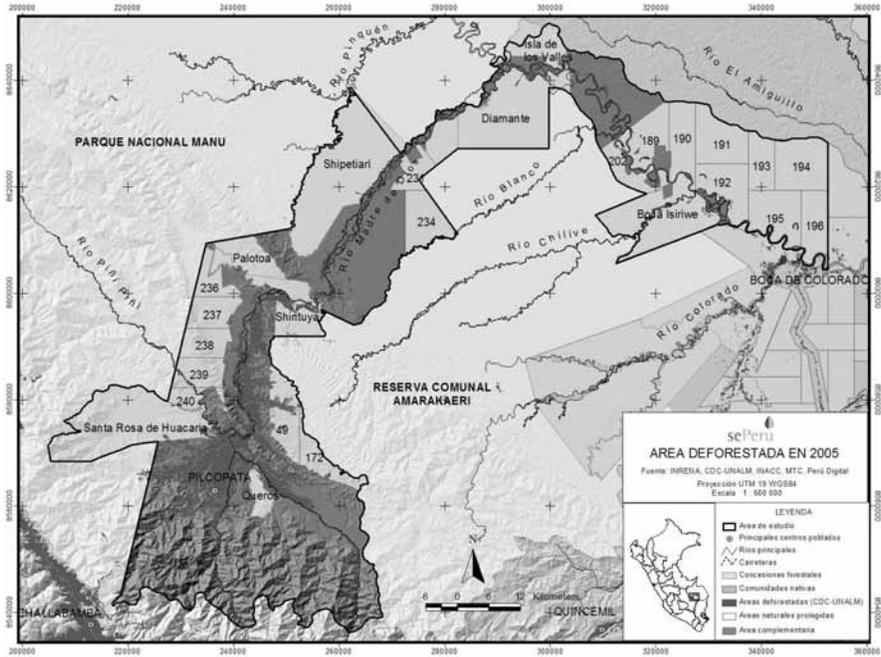
## COMUNIDAD NATIVA SHIPETIARI

Esta comunidad se formó por el agrupamiento de ocho familias del grupo étnico Matsigenka, perteneciente a la familia etnolingüística Arawak, que se movilizaban en el sector comprendido entre los ríos Shipetiari y Pinquén<sup>2</sup> hasta el río Alto Madre de Dios. En la actualidad la comunidad está formada por 24 familias todas pertenecientes a la etnia Matsigenka. Su reconocimiento oficialmente como comunidad empezó a fines de los años 1980, logrando la titulación en 1996. El territorio comunal limita en gran parte con el Parque Nacional del Manu y forma parte de la Zona de Uso Múltiple Amazónico de Amortiguamiento de dicho Parque Nacional y de la Zona de Uso Múltiple Amazónico de la Reserva de Biosfera del Manu (**Figura 1**, página siguiente). La Comunidad Nativa Shipetiari tiene su título de propiedad N° 540 inscrito en los Registros Públicos, con un título agrícola de 18,141 hectáreas y una Cesión en Uso Forestal de 8,666 hectáreas. Geopolíticamente se encuentra en la margen izquierda del río Alto Madre de Dios, distrito Manu, provincia Manu, región Madre de Dios (Zanabria & Hajek, 2012).

---

2 La margen izquierda de los ríos Shipetiari y Pinquén forman parte del Parque Nacional del Manu desde 1973.

**Figura 1.** El Corredor Manu-Amarakaeri.



## ANTECEDENTES DE ENFOQUES SOCIALES Y TÉCNICOS TRABAJADOS EN CC.NN.

Desde un punto de vista que prima lo técnico, en el Perú, el gobierno, las agencias de cooperación internacional, los Organismos No Gubernamentales (ONGs) y las empresas han promovido el manejo de bosques en territorios de Comunidades Nativas. Hoy, esas propuestas toman nuevos matices bajo dos corrientes impulsoras similares: una legal, precisada en la nueva Ley Forestal y de Fauna Silvestre N° 29763 denominada *Forestería Comunitaria*; y otra influenciada por un concepto de desarrollo sostenible apoyado por la cooperación internacional, que lleva el nombre de *Manejo Forestal Comunitario (MFC)*. Las definiciones de ambos conceptos se muestran en la **Tabla 1**. Pokorny *et al.* (2008) exponen que el MFC tiene una trayectoria más antigua en ciertos países –como en algunas zonas de México– y en otros casos se encuentra en su fase inicial –como en varias zonas de la cuenca amazónica.

**Tabla 1.** Definiciones de Forestería Comunitaria y Manejo Forestal Comunitario.

<b>Forestería Comunitaria (Ley Forestal y de Fauna Silvestre N° 29763)</b>	<b>Manejo Forestal Comunitario Según Pokorny et al. (2008) y Smith (2005)</b>
Artículo 80º: Es la actividad orientada al aprovechamiento sostenible y la conservación de bienes y servicios de los ecosistemas forestales y otros ecosistemas de vegetación silvestre que realizan los integrantes de la comunidad, en su totalidad o por grupos de interés en el interior de esta, a fin de contribuir al bienestar comunitario tomando en cuenta su cosmovisión, conocimientos, aspectos socioculturales y practicas tradicionales	El manejo de un bosque realizado por una comunidad con el objetivo de contribuir, a través de la producción forestal sostenible, a la generación de ingresos económicos para la comunidad, y a la conservación del bosque. Es un proceso social cuyo éxito depende en gran medida de la viabilidad de las instituciones creadas para cuidar el bosque y de la existencia de un contexto social que favorezca esta tarea.

Sin embargo, para Smith (2005), el Perú, a pesar de ser un país con grandes extensiones de bosque y una alta población indígena, 1,500 comunidades nativas aproximadamente, todavía tiene pocos ejemplos de MFC.

Es conocida la experiencia en años recientes de MFC desarrollado por cinco CC.NN. Shipibas en la región Pucallpa con el apoyo de la ONG AIDER, como también el caso de MFC de la C.N. Ashaninka Nueva Esperanza, también en Pucallpa, la cual está en alianza comercial con la empresa maderera Consorcio Forestal Amazónico (CFA) y es apoyada por el proyecto Amazonía Viva. No obstante, la mayoría de las comunidades nativas, desde nuestro punto de vista, simplemente extraen directamente sus recursos naturales (principalmente madera rolliza) o venden el derecho de uso de sus bosques a extractores no nativos, en ambos casos, sin respetar principios técnicos que aseguren la sostenibilidad de estas actividades.

Según Napoleón Jeri, consultor de la Cooperación de Desarrollo Alemana GIZ (2012) el Consejo Interregional de Gobiernos Regionales de la Amazonia (CIAM) impulsó la creación de la oficina de MFC en la Dirección Ejecutiva Forestal y de Fauna Silvestre del Gobierno Regional de Ucayali en la ciudad de Pucallpa. Esta oficina de MFC fue el primer modelo de gestión participativa forestal en el país promovido por las regiones amazónicas favoreciendo la institucionalización del manejo responsable de los recursos forestales de las comunidades indígenas, largamente excluidas de las políticas y programas de desarrollo nacional.

Por otro lado, hay opiniones que tratan de remarcar la importancia de la comprensión de los aspectos sociales que se dan en las CC.NN. Calderón (2011) afirma que diferentes programas y proyectos de carácter público y

privado que han intervenido previamente en el ámbito de las comunidades indígenas del Perú no han prestado atención a evaluar el nivel de capacidades organizativas de las comunidades. El mismo autor explica que desarrollar una metodología para evaluar las capacidades organizativas permite conocer las fortalezas y debilidades organizacionales, insumo principal a ser utilizado por instituciones públicas y organizaciones privadas que deseen invertir recursos humanos, técnicos y financieros en la implementación de un Programa en dichas comunidades.

Smith (2005) aclara que entender la organización en una comunidad pasa por comprender el aspecto social que las riges. Para él, el MFC es un proceso social, lo cual implica a todos los aspectos de la vida humana que relacionan a un ser humano con otro ser humano en un entretejido social. Estos entretejidos se construyen con base a relaciones económicas, espirituales, culturales y de parentesco, entre otras.

En el trabajo de SePeru con las comunidades, las personas junto con sus capacidades, conocimientos, destrezas y habilidades se convierten en la base principal de la nueva organización y la suma de estas capacidades individuales se convierten en las capacidades organizativas. Entonces las personas dejan de ser simples recursos humanos y las comunidades simples beneficiarias, para ser considerados los nuevos “socios”, partícipes de un trabajo común. El término más utilizado para describir este aspecto es el de “Talento Humano”, donde se toma especial atención a cómo se trata a las personas (basado en el principio de interculturalidad) y esto puede marcar la diferencia en el éxito de una organización. La gestión del talento humano debe conducir a la organización al reconocimiento de las personas como capaces de dotar a la misma de determinadas fortalezas, y como socios capaces de conducirla a la excelencia y donde las personas son concebidas como el activo más importante en la organización.

## **LA GESTIÓN COMUNAL DE BOSQUES (GCB)**

En base a conversaciones con comuneros líderes acerca de su auto-diagnóstico respecto de la insuficiente organización comunal, SePerú encontró en sus respuestas cuatro temas principales: Gobierno, Organización, Acción y Gestión. Con estos términos ellos explican lo que es fundamental en la comunidad, es decir, el análisis, la construcción y la toma de decisiones. Esto a su vez resulta en un modelo básico para la elaboración y el cumplimiento de acuerdos comunales en una diversidad de temas que preocupan a la comunidad.

SePeru entiende la gestión comunal de bosques (GCB) como un modelo para llevar adelante procesos de construcción y toma de decisiones, de organización para saber quien o quienes la realizaran, así como las acciones para su puesta en práctica. La GCB está enfocada con todo lo que tiene que ver con la naturaleza en su territorio, es decir, con los bosques de donde obtienen productos: madera, carne de animales silvestres (mitayo), productos forestales no maderables, pescados; así como con todos los servicios de la naturaleza: la mantención de la biodiversidad, la belleza del paisaje, la captura de carbono, etc.

En Gestión Comunal (GC) y GCB es clave tener claridad con respecto a palabras y conceptos que ayuden a las comunidades nativas a comprender y/o reflexionar mejor sobre las causas de sus problemas. Para ello, en la **Tabla 2** (página siguiente) vemos las diferentes dimensiones que abarcan las palabras: gobierno, organización y acción, que en su conjunto forman la gestión. Estos conceptos ya les son familiares a los comuneros y comuneras por el uso que le dan en su vida diaria y porque están en sus Estatutos.

Para crear un consenso y enriquecimiento necesario del uso de estos conceptos en las comunidades usamos aquí las definiciones del diccionario, además de tratar de encontrar sus equivalencias en el idioma matsigenka. Luego, tras encuentros informales y talleres comunales, se aclara en las comunidades lo que está bien y lo que se puede mejorar en la comunidad a nivel de GC. Esto se convierte en la base para la búsqueda de satisfacción de sus necesidades.

Para que quede más claro el concepto de Gestión y su importancia en la vida comunitaria la **Figura 2** muestra las tres dimensiones principales dentro de una comunidad:

- La primera, el Gobierno, que en las comunidades está dado por la Asamblea que analiza problemas coyunturales y de fondo y toma las decisiones máximas; y la Junta Directiva, que analiza los problemas y toma decisiones pero sometiéndolas en algún momento (al menos así lo hemos visto en algunas oportunidades) al visto bueno de la Asamblea.
- La segunda, la Organización, donde Asamblea y Junta Directiva asignan responsabilidades e insumos a cada comunero y comunera para un trabajo de bien colectivo.
- La tercera, la Acción, que es poner en práctica lo determinado por la Asamblea y la Junta Directiva cumpliendo cada uno el rol que le fue asignado.

**Tabla 2.** Cuadro comparativo de entendimiento de conceptos

Las conceptualizaciones comunales y sus ejemplificaciones basadas en la experiencia	Las definiciones según diccionario
<p><b>Gobierno:</b> es la autoridad que guía, dirige. <b>Explicaron que:</b> quienes dirigen a la comunidad a veces no cumplían sus funciones, o sea, no hacen respetar lo acordado en Asamblea, dando como resultado que a la hora de poner en práctica los acuerdos estos o no se cumplían o se cumplían a medias.</p>	<p><b>Gobernar:</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Mandar con autoridad o regir algo</li> <li>• Guiar y dirigir.</li> <li>• Manejar a alguien, ejercer una fuerte influencia sobre él.</li> <li>• Regirse según una norma, regla o idea.</li> </ul>
<p><b>Organización:</b> es ponerse de acuerdo, coordinando iguales y diferentes responsabilidades entre las diferentes personas que hay en la comunidad para lograr un objetivo.</p> <p><b>Explicaron que:</b> cuando se debe trabajar todos unidos, algunos no hacen caso a la responsabilidad recibida, trabajan a media intensidad la responsabilidad recibida o lo que resulta peor, prefieren hacer sus trabajos familiares, es decir, evadir su responsabilidad comunal por una responsabilidad individual y no se llegaban a poner de acuerdo para que todos asuman su responsabilidad y participación en la comunidad.</p>	<p><b>Organizar:</b> establecer o reformar algo para lograr un fin, coordinando las personas y los medios adecuados.</p>
<p><b>Acción:</b> cumplir los acuerdos. <b>Explicaron que</b> por una falta de gobierno muchos comuneros no cumplen los acuerdos tomados en Asamblea.</p>	<p><b>Acción:</b> ejercicio de la posibilidad de hacer. Resultado de hacer.</p>
<p><b>Gestión:</b> es tramitar documentación ante autoridades políticas en las que se les solicita un bien material o servicios para la comunidad. <b>Explicaron que:</b> si no se hace el seguimiento a estos trámites las autoridades de la ciudad no hacen caso a los pedidos comunales.</p>	<p><b>Gestionar:</b> hacer diligencias conducentes al logro de un negocio o de un deseo cualquiera.</p> <p><b>Diligenciar:</b> poner los medios necesarios para el logro de una solicitud</p> <p><b>Gestión:</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Acción de gestionar</li> <li>• Acción de administrar</li> </ul> <p><b>Administrar:</b> gobernar, ejercer la autoridad o el mando sobre un territorio y sobre las personas que lo habitan. Dirigir una institución. Ordenar, disponer, organizar, en especial la hacienda o los bienes.</p>

El punto de encuentro de estas tres dimensiones es la Gestión. SePerú busca que no solo se entienda en las comunidades Gestión Comunal como los trámites de documentos en las ciudades. Se busca que las comunidades enriquezcan la valoración de su Gestión Comunal, en forma explícita, como el punto de encuentro de análisis, acuerdos y acciones que se deben cumplir dentro y fuera del territorio comunal. Como ya se ha dicho, tratándose de comunidades que viven fundamentalmente del uso del bosque se considera que la Gestión Comunal de Bosques es una de las especificaciones conceptuales necesarias en las comunidades para lograr la sostenibilidad de la naturaleza.

**Figura 2.** Dimensiones para la Gestión Comunal.



La realidad muestra a menudo la debilidad de los acuerdos aprobados en Asamblea; en la práctica estos se cumplen parcialmente o no se cumplen. Consecuentemente no existe la confianza plena entre los comuneros para saber que todos cumplirán lo tratado y acordado en Asamblea. Ostrom (1990) señala que cuando los individuos aprenden que otros tienen buena voluntad para colaborar por el bien de todos, ellos también actuarán cooperativamente. En fecha posterior Ostrom (2000) afirma que los atributos que dan mayor probabilidad para que se formen asociaciones autogestionarias son la Confianza y la Reciprocidad.

Los usuarios (comuneros) confían entre sí para cumplir las promesas (acuerdos) y relacionarse unos con otros a través de la reciprocidad. Ostrom precisa sobre la confianza al señalar que nadie quiere ser un 'tonto' al adoptar costosas estrategias correctivas solo para descubrir que los demás no se ajustan a las reglas (acuerdos de Asamblea, Estatuto).

## La GCB y el Manejo Forestal Comunitario (MFC)

Sabogal *et al.* (2008) definen el MFC como una de las opciones más promisorias para alcanzar el bienestar de las poblaciones locales y la conservación de los bosques y sus servicios ambientales. El MFC, según Sabogal, tiene cinco características:

- a) Legalidad del Uso Forestal: conformidad con la legislación, elaboración de planes de manejo, autorización gubernamental.
- b) Participación local en la delimitación de las áreas de manejo: la comunidad decide que parte de su territorio será usado para el plan de manejo.
- c) Aplicación de prácticas de aprovechamiento de impacto reducido (AIR).
- d) Comercialización de los productos forestales en mercados no locales: el MFC está orientado a mercados nacionales e internacionales.
- e) Programas de asistencia técnica y capacitación: se requiere en las comunidades de conocimientos técnicos, gerenciales y financieros.

Los mismos autores señalan que se requiere incorporar estrategias para el fortalecimiento de la organización social de los productores. En particular se considera importante fortalecer la capacidad de autogestión. Y eso para SePerú no es más que la Gestión Comunal en términos generales y de manera específica es la Gestión Comunal de Bosques.

Nuevamente se plasma aquí la necesidad de desarrollar capacidades en la comunidad que permitan un enfoque holístico, integral, continuo y lógico que debe empezar con:

- 1) El conocimiento del entorno externo.
- 2) La claridad sobre la estructura y funcionamiento de la comunidad, (importante contar con un Plan de Vida.
- 3) Conocer y analizar las necesidades de capacitación.
- 4) Planificar las actividades o acciones de intervención.
- 5) Implementar y administrar el proceso de desarrollo de capacidades, el cual debe ser contrastado en la práctica.
- 6) La evaluación y monitoreo del proceso, que permitirán tomar las acciones correspondientes para mejorar el ciclo del proceso.

Con el tiempo, las comunidades nativas probablemente se vean en algún momento inclinadas a pensar que es necesario asumir el MFC como un modelo para conseguir más beneficios económicos monetarios y conservar su bosque. Quizás algunos comuneros y sobre todo los agentes externos que promuevan el MFC para un recurso natural, o varios MFC (para varios RRNN y servicios ecosistémicos) vean estas opciones como actividades en las que el conocimiento técnico prima sobre lo social.

SePerú apuesta en continuar trabajando en las comunidades para que su Gestión Comunal y la GCB sea el mecanismo y proceso social, suficientemente fortalecido, que les permita reflexionar y elegir o complementar entre valores y normas establecidas que destaquen la reciprocidad y solidaridad social, frente a otras que resalten el individualismo, acumulación personal y la competitividad. Lo cual, si no es hecho, puede crear un conflicto y resquebrajar el entretejido social y en consecuencia hacer poco viable la conservación de sus bosques y el aprovechamiento sostenible de los mismos.

## **AVANCES HASTA LA FECHA**

### **Gestión actual de Recursos Naturales en la C.N. Shipetiari**

#### **El Plan de Vida**

En 2011, la Asamblea Comunal acordó que junto a SePerú deberían comprender mejor la situación de su comunidad a través de un diagnóstico Social/Organizacional-Económico-Ambiental. El resultado sirvió para plantearse a nivel comunal una Visión, Temas de interés (necesidades), Planes para enfrentar estas necesidades en un nivel general y los Trabajos en un nivel más específico, teniendo presente que todo esto debe estar monitoreado y evaluado periódicamente. En 2012, la comunidad terminó su primer Plan de Vida plasmándolo en un documento impreso. Dicho Plan es una herramienta básica para que los comuneros y comuneras tengan mayores elementos que los guíen para analizar la toma de decisiones, es decir, una ayuda fundamental para tener mejores probabilidades en el éxito de acuerdos.

#### **El caso de la Madera**

En la C.N Shipetiari durante el periodo 2007-2011, el acceso y uso de la madera fue controlado por la Asamblea Comunal, lo cual permitía a las familias de la comunidad que se aliasen con madereros foráneos causando estos una depredación del recurso y bajos ingresos monetarios a las familias

y a la comunidad en su conjunto. En 2012 la C.N. Shipetiari analizó esta situación e hizo primar un acuerdo comunal para realizar la extracción de la madera de forma legal. Esta Gestión tenía como base su Plan General de Manejo Forestal aprobado en 2007 dentro del cual se tenía como zona de extracción para el año 2012 la parte delimitada como Plan Operativo Anual N°2 (POA N°2). Esta vez el aprovechamiento fue en alianza con un solo maderero foráneo lo que les permitió lograr avances en capacidades comunales como por ejemplo: realizar el aprovechamiento de impacto reducido, llevar una contabilidad sencilla pero clara para la Asamblea y mejorar técnicas de aserrío; pero sobre todo, reforzar la importancia que en la comunidad se logran buenos resultados en base a la GCB.

De la misma forma, gracias a una buena GCB, pudieron aprovechar madera y venderla con valor agregado (6,800 pies tablares en piezas dimensionadas) a la Estación Biológica Cocha Cashu. Esta operación tuvo un éxito para la comunidad en lo comercial, social y ambiental produciendo tanto beneficios monetarios a nivel familiar –los que trabajaron aprovechando, aserrando y transportando la madera– como beneficios monetarios colectivos.

Lamentablemente, en el 2012 la Comunidad se vio perjudicada por actos de corrupción en el control forestal de la provincia Manu. La responsable técnica del control forestal en Villa Salvación (capital de la provincia Manu) entregó guías de transporte de madera a comerciantes/extractores como si ésta procediera de la C.N Shipetiari. La comunidad cuando se enteró de este tráfico de guías de transporte reclamó al Programa Regional de Manejo Forestal y de Fauna Silvestre, negando que ellos hayan solicitado estas guías de transporte y que la madera proviniera de su territorio. En Agosto del 2012 OSINFOR realizó una inspección de campo para verificar que los volúmenes de madera que señalaban las guías de transporte entregadas a los comerciantes por la funcionaria forestal habían sido o no aprovechados en Shipetiari, así como también para verificar si la existencias de madera según lo presentado y aprobado en el POA N°2 en el 2012 eran reales.

Los directivos de la comunidad y comuneros en general no comprenden hasta ahora estos mecanismos de evaluación, inspección ocular y cómo es la interrelación entre una entidad pública nacional sobre bosques (OSINFOR) que hace un informe de su inspección, y el Programa Regional de Manejo Forestal y de Fauna Silvestre (PRMFFS) del Gobierno Regional de Madre de Dios, que recibe este informe y debería usarlo como insumo para determinar las sanciones correspondientes.

En estos momentos la CN Shipetiari espera que el PRMFFS, con el informe de OSINFOR, atienda el pedido de la Comunidad que busca conseguir la ampliación de la vigencia del POA N°2 en vista que no han aprovechado ni el 10% que les permitía dicho POA. Para que avancen estos trámites, la Sociedad Peruana de Derecho Ambiental (SPDA) ha estado guiando a la Comunidad en presentar documentación así como en el seguimiento de la misma. Hasta la publicación de este artículo ni el OSINFOR, ni el PRMFFS han dado una respuesta sobre el tema de la corrupción denunciado, ni del pedido justo de ampliación de vigencia del POA N°2. Sin una buena información y comprensión de estos mecanismos 'administrativos' la comunidad ve limitada su capacidad para hacer una gestión adecuada de extracción maderera, no pudiendo alcanzar los beneficios sociales, económicos y ambientales esperados.

### **El caso del Ecoturismo**

En la década de 1990 la comunidad acordó iniciar la actividad de ecoturismo. La ONG CEDIA apoyó en la construcción de un salón comunal, que también tenía ambientes para hospedar a turistas. Los turistas llegaban gracias a la coordinación entre la ONG y operadores turísticos. En 2006, la ONG Pro Naturaleza consiguió financiamiento del Fondo de las Américas (FONDAM) para construir un albergue, llamado Pankotsi, así como para capacitar a comuneros y comuneras en guiado, preparación de comidas y cuartería. Las gestiones comunales permitieron que los comuneros fuesen fundamentales para la construcción del albergue, ya que ellos pusieron mano de obra para cargar la madera, y por otra parte, delimitaron una porción del territorio comunal para la conservación y el ecoturismo. Lamentablemente, terminada la construcción de Pankotsi la comunidad no estaba lo suficientemente capacitada para gestionar empresarialmente el ecoturismo, específicamente en temas de contabilidad, cálculo de costos de operación y de acceso a mercado y ventas. Esta falta de capacitación originó que la llegada de turistas en los últimos seis años no haya superado la treintena de personas anualmente.

La gestión comunal del turismo ha marcado dos momentos desde el 2010. En el primer momento, la Comunidad eligió en Asamblea a un Encargado del Albergue Pankotsi. A esta persona se le hizo responsable tanto del mantenimiento de la infraestructura, como de atender a los eventuales grupos de visitantes que llegaban. La dedicación esperada del Encargado era continua (a tiempo completo), sin embargo la Asamblea nunca precisó si el trabajo del Encargado era con pago o sin pago. La incertidumbre y poca llegada de visitantes, resultando en mínimos ingresos, posiblemente

resultado en esta falta de claridad y compromiso en la decisión de la Asamblea, mas bien invocando al espíritu de solidaridad del Encargado.

En un segundo momento, a comienzos del 2011 la Asamblea, viendo que un solo Encargado no podía cubrir adecuadamente los múltiples roles necesarios para operar el Albergue, decidió elegir un Comité de Turismo para realizar la gestión ecoturísticas. Este Comité consta de cuatro comuneros con los siguientes cargos:

Jefe: Coordinación general de actividades, comunicación con socios (ventas),  
Tesorero: Cobros, pagos y contabilidad.

Secretario y Logística: apoyo con provision de agua, traslado de equipajes y materiales, registro de visitantes, y otros que asigne el Jefe.

Encargado de Cuartos: Preparación y limpieza de baños, cuartos y línea blanca.

Poco a poco, este Comité ha ido consolidando sus prácticas de trabajo, mejorando y aplicando lo aprendido con los grupos de turistas que van llegando. Avances concretos hasta la fecha incluyen el desarrollo de una primera página web ([www.alberguepankotsi.com](http://www.alberguepankotsi.com)), establecer una relación con varios operadores turísticos y guías libres que trabajan en la zona, e iniciar el desarrollo participativo de un Plan de Manejo Turístico Comunal y su respectivo Plan Operativo Anual. En este Plan de Manejo Turístico, que viene siendo apoyado por SePeru y el Servicio de Cooperación Holandesa (SNV), se viene acordando sobre como mejor establecer e implementar los atractivos de naturaleza y culturales, como mejorar la atención a los visitantes, como establecer los precios de los paquetes turísticos, como llevar la contabilidad, como realizar el marketing con el apoyo del internet\*, entre otros.

No ha sido, ni es, un proceso de 'plena felicidad'. Hay momentos de gran unión comunal, pero hay también momentos de dudas, en la que algunos comuneros sienten que este proceso no avanza a la velocidad requerida, ni tampoco aporta las ganancias deseadas. Varios Comuneros sienten que la actividad turística ha requerido una gran inversión de tiempo y esfuerzo, el cual no ha sido compensado adecuadamente hasta la fecha (reciprocidad). No obstante, la Comunidad sigue avanzando con la gestión comunal del turismo, es parte de su Plan de Vida y saben bien que la GCB es una forma de lograr su Visión Comunal.

\* La Comunidad cuenta con internet desde el 2011 gracias al Programa de Capacitación e Inclusión Digital RedCampeon (<http://www.seperu.org/programa-redcampeon.html>).

SePerú ha apoyado a la viabilidad de la GCB (ecoturismo) siendo en primer lugar desde 2011 hasta la fecha un cliente del albergue, pero también tratando que la gestión entre la asamblea, la junta directiva y el comité de turismo sea funcional y que las capacidades de los miembros del comité sean mayores, de tal manera que esto ayude a que la comunidad pueda ‘conectarse’ con el interés y demandas de operadores turísticos.<sup>3</sup>

### **La GCB en el contexto de las Estructuras y Normas Comunales**

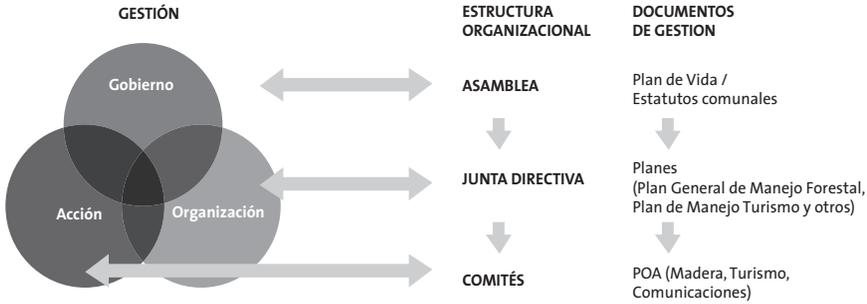
En la comunidad encontramos tres campos: Gestión, Estructura Organizacional y Documentos de Gestión que están comunicadas entre si en áreas específicas (**Figura 3**). La C.N. Shipetiari tiene un organigrama (Estructura Organizacional) que está claro para sus miembros, en cuanto a la jerarquía de la Asamblea y la Junta Directiva, y está en proceso de consolidación la utilidad y función de los Comités como órganos de apoyo en temas específicos, ya que liberan de un sobrecargo en funciones a la Junta Directiva. La Asamblea esta principalmente regida por su Estatuto, el Plan de Vida y acuerdos de Asamblea [denominados estos últimos por Ostrom (1992) como Instituciones]. La Junta Directiva gestiona y se rige por los Planes como el Plan General de Manejo Forestal y el Plan de Manejo Turístico; y los Comités regidos por planes específicos de trabajo: Plan Operativo Anual en Madera, Plan Operativo en Turismo, Plan Anual del Programa de Comunicaciones-RedCampeón, etc.

La Asamblea tiene el poder máximo en la comunidad, de allí que este gráficamente vinculada directamente con el Gobierno, aunque también es un tema que implica a la Junta Directiva, pero en menor medida. La Junta Directiva ve directamente la Organización Comunal ya que orienta y coordina para llegar a tomar decisiones a nivel de Asamblea. Mientras tanto, los Comités están directamente relacionados con la Acción ya que son vistos a nivel comunal como los órganos que hacen las actividades específicas, aunque por el momento esto también es visto en algunos temas como parte de las funciones de la Junta Directiva (**Figura 3**, página siguiente).

---

3 Mayores referencias de albergue Pankotsi, visitar pagina web [www.alberguepankotsi.com](http://www.alberguepankotsi.com)

**Figura 3.** Las relaciones entre Gestión, Estructura Organizacional y Documentos de Gestión



## CONCLUSIONES

Gestión Comunal es en la práctica un punto de encuentro de tres dimensiones: Gobierno, Organización y Acción; las cuales se interrelacionan para generar procesos que van desde plantear problemas, analizarlos y tomar decisiones, lo que debe resultar en beneficios comunales en lo social, ambiental y económico.

Si las comuneras y comuneros no tienen suficientemente clara la interrelación de estas tres dimensiones, así como la importancia del proceso para tomar buenos acuerdos, causará en primer lugar, que estos no se cumplan y en segundo lugar la pérdida de confianza entre los comuneros, un valor fundamental para la vida en comunidad.

La GCB está vinculada estrechamente con el territorio, esto es, abarca tanto las actividades productivas para autoconsumo (caza, pesca, recolección) como actividades productivas para comercialización (aprovechamiento maderero, ecoturismo, servicios ecosistémicos).

El MFC es una propuesta de trabajo con una demanda por comuneros capacitados en gerenciamiento, comercialización, financiamiento, contabilidad (cultura empresarial); destrezas que no se logran en pocos años. La GCB fortalecida es la base para que las comunidades alcancen a ser autogestionarias y así determinen con mayor libertad el MFC como una opción que surja desde las mismas comunidades y no como una 'receta' de terceros.

Las soluciones para lograr la conservación y manejo sostenible de los bosques en CC.NN. que proponen adquirir en primer lugar capacidades técnicas no deben anteponerse a las soluciones sociales. Es decir, cualquier comunidad que quiera desarrollar sus capacidades técnicas primero tiene que reflexionar lo suficiente

para entender que las relaciones entre sus miembros, los valores compartidos, la búsqueda de mecanismos de tomar decisiones bien consensuadas, son capacidades fundamentales que hacen viable la vida en comunidad lograr el bien común.

## LITERATURA

Calderón, L. 2011. Nota Técnica 3: Matriz metodológica para evaluar las capacidades organizativas de las comunidades indígenas focalizadas para la implementación de las Transferencias Condicionadas Directas. Proyecto Conservación de Bosques Comunitarios, GIZ

Hajek, F., Ventresca, M., Scriven, J., Castro, A. 2011. Regime building for REDD+: Evidence from a cluster of local initiatives in south-eastern Peru. *Environmental Science and Policy*. 201-215.

Ley Forestal y de Fauna Silvestre N° 29763.

Ostrom, E. 1992. Diseño de Instituciones para sistemas de riego auto-gestionarios. Institute for Contemporary Studies. San Francisco, California.

Pokorny, B., Sabogal, C., de Jong, W., Stoian, D., Louman, B., Pacheco, P., Porro, N. 2008. Experiencias y retos del manejo forestal comunitario en América Tropical. En: *Revista Recursos Naturales y Ambiente* 54: 81-98.

Smith, R. 2005. El manejo forestal comunitario como proceso social. En: *Revista Recursos Naturales y Ambiente* 44: 102-108.

Smith, R. C.; Pinedo, D. eds. 2002. El cuidado de los bienes comunes: Gobierno y manejo de los lagos y bosques en la Amazonía. Lima, Instituto del Bien Común/ Instituto de Estudios Peruanos.

Zanabria, P. 2010. ¿Qué tan viable es el aprovechamiento forestal a baja escala? Aprovechamiento forestal maderero a baja escala en la comunidad nativa urarina Nueva Unión. En: *Revista Xilema* 23: 20-23.

Zanabria, P.; Hajek, F. 2012. Diagnostico Socio-Económico, Ambiental y Organizacional de la C.N. Shipetiari. SePerú.

# Plan de Vida de la Comunidad Nativa Shipetiari

Comunidad Nativa Shipetiari <sup>1</sup>

## RESUMEN

La Comunidad Nativa Shipetiari está ubicada en la margen izquierda del río Alto Madre de Dios, distrito Manu, provincia Manu, departamento Madre de Dios. Somos de la etnia Matsigenka; la comunidad tiene 24 familias con un total de 120 habitantes. Nuestro territorio posee más de 26,800 hectáreas; colindamos con el Parque Nacional del Manu al norte y al noroeste, con áreas sin titular hacia el suroeste, en el sector de la cordillera Pantiacolla; por el sureste con predios titulados a familias del sector Mamajapac y predios ocupados por familias del sector conocido como Bonanza, y con el río Alto Madre de Dios hacia el este.

Nuestra 'ley comunal' está descrita en nuestro Estatuto, que ha sido inscrito en los Registros Públicos de Madre de Dios, en la Ficha N°11, Asiento 04, del Registro de Personas Jurídicas, con fecha 20 de Septiembre de 2000. Uno de los artículos de nuestro Estatuto señala: **Artículo 5°.- Son funciones de la Comunidad: a) Formular y ejecutar sus planes y programas de desarrollo en los diferentes campos o aspectos de la vida comunal, promoviendo la participación de los comuneros.**

Siendo nuestro deseo respetar lo que dice el Estatuto es que hemos querido hacer cumplir el artículo 5°, por lo que la Comunidad ha trabajado durante un año

---

1. Este artículo es una transcripción del Plan de Vida de la Comunidad Nativa Shipetiari

(mayo 2011 a mayo 2012) para lograr tener un primer Plan, al cual llamamos Plan de Vida. Este contiene nuestra Visión Comunal, y los Planes y Trabajos necesarios para lograrla; al tener todo esto escrito en un documento hemos dado un gran paso. Pero para tener utilidad este documento, al igual que nuestro Estatuto, deberán ser siempre leídos, discutidos y analizados en las Asambleas Comunales. Por tal razón se dispone su publicación para conocimiento de los interesados en general y de manera especial de los comuneros y comuneras de Shipetiari.

C.N. Shipetiari, Julio de 2012  
LA ASAMBLEA GENERAL

## PRÓLOGO

*Okari oka sankevanta vetsikaigakerira aroegi timaigatsirira shipetiariiku onti kamaigakerira tyati kamarira gavaigakerira tavageigakerira kameti neakoiganakempaniri aroegi itiri aikiro impogini atomiegi intiegi avisariegi atomiegi irorotari avetsikantaigakerorira teranika ario vetsikasbüemparo kogapage.*

Este documento, llamado Plan de Vida de la Comunidad Nativa Shipetiari, lo hemos trabajado todos los comuneros y comuneras y es muy importante porque nos servirá como una guía para poder alcanzar lo que queremos para nuestros hijos y nuestros nietos en el futuro. Así que nuestro Plan de Vida no lo hemos hecho en vano, sino como un ejemplo para nuestra Comunidad.

Gregorio Perez Diaz  
Jefe C.N. Shipetiari

## ABSTRACT

The Matsigenka Community of Shipetiari is located on the left bank of the Alto Madre de Dios River, Manu District, Manu Province, Madre de Dios Department. We are of the Matsigenka people. The community has 24 families with a total of 120 inhabitants. Our territory spans over 26,800 acres; we adjoin with Manu National Park to the north and the northwest, with untitled areas towards the south, along the Pantiacolla mountain range; along the southeast, there are properties titled to families of the Mamajapac sector and properties occupied by families of the sector known as Bonanza, and with the Alto Madre Dios River towards the east.

Our 'communal law' is described in our Statute (Estatuto), which has been registered in The Public Registry of Madre de Dios, in the File No. 11, seat 04, of The Registry of Legal Persons, on September 20, 2000. One of the articles

of our Statute states: Article 5. The Functions of the Community: a) Formulate and implement development plans and programs in different areas or aspects of communal life, promoting community member participation.

Since it is our desire to respect what the Statute decrees, we wanted to enforce Article 5; therefore the Community has worked a year (May 2011 to May 2012) in order to complete its first Plan, which we call 'Plan de Vida' (*Life Plan*). This contains our Communal Vision, and the Plans and Works necessary in order to achieve it; to have all this written in a document has taken us a large step forward. But in order for this document to be useful, and same with our Statute, they must be consistently read, discussed, and analyzed in the Community Assemblies. For this reason, its publication is available for the general knowledge of those interested and particularly the community members of Shipetiari.

C.N. Shipetiari, July 2012  
THE GENERAL ASSEMBLY

## PROLOGUE

This document, called Life Plan of the Matsigenka Community of Shipetiari, has been worked on by all of our community members and is very important because it will serve as our guide to achieve what we want for our children and our grandchildren in the future. So we have not made our Life Plan in vain, but rather as an example to our Community.

Gregorio Perez Diaz  
Jefe C.N. Shipetiari

## INTRODUCCIÓN

Cada familia que vive en la comunidad nativa Shipetiari tiene sus propias necesidades, pero también tenemos necesidades comunales que buscamos satisfacer trabajando todos unidos. Para satisfacer nuestras necesidades familiares, trabajamos extrayendo madera, haciendo chacra, recolectando frutos y semillas, pescando y mitayando, es decir, el bosque nos da todo. Todos estos trabajos los hacemos debido a que en cada familia tenemos una clara visión de lo que queremos para el futuro y tenemos planes para lograr esta visión familiar y sabemos cuales son los trabajos que deberemos realizar en las próximas semanas y meses para que estos planes se cumplan. Sin embargo, en el último año (mayo 2011-mayo 2012), hemos estado pensando más en nuestras necesidades comunales por lo que hemos llegado a respondernos preguntas

de cuál sería la Visión Comunal, cuales serían los Planes Comunales y cuales serían los Trabajos para lograr estos Planes. Las ideas de las familias al principio no estaban aprobadas comunalmente en Acta de Asamblea ya que estamos mas acostumbrados a trabajar según las necesidades urgentes que aparecen en la comunidad; pero ahora estamos aprendiendo a pensar que es bueno y necesario tener un PLAN DE VIDA y esto significa que hay que tener una Visión Comunal, tener Planes y Trabajos detallados por hacer para los próximos meses y años; todo esto hecho con bastante reflexión y anticipación, lo cual nos ayudará a la comunidad a mejorar nuestro gobierno, organización y gestión.

## **LA VISIÓN DE LA COMUNIDAD**

En Asamblea Comunal del 3 de abril de 2012 los comuneros y comuneras presentes encontramos una sola Visión, que la sentimos como una idea sencilla, que podemos lograr y que es fácil de recordar para así tenerla como guía cada vez que nosotros pensemos en planes y trabajos a futuro.

**La Visión Comunal es:**

**Lograr una buena organización comunal que sirva para trabajar bien nuestro bosque, para que los hijos tengan una mejor vida y luego ellos apoyen a la comunidad**

Nuestra Visión Comunal nos dice hacia dónde vamos y nos ayudará a no desviarnos si es que en algún momento queremos aprobar acuerdos en asamblea que no sirvan para que estemos bien organizados o para que trabajemos bien el bosque o para que nosotros y nuestros hijos tengan una mejor vida.

La Visión Comunal es lo que más queremos para nuestra vida en la comunidad. Creemos que también debe estar escrito en nuestra propia lengua por lo cual esta quedó así:

**Pokapaatsirira**

**ankemavakagaigakemparika maganiro aroegi aka atimaigira kameti  
agaveakoigakeroniri aneakoigakemparoia antavageigakeirira aikiro  
ineakoigakemparoniri impogini atomiegi.**

## **TEMAS**

### **¿Qué son los TEMAS?**

La comunidad tiene necesidades y cuando no puede satisfacer estas necesidades es por que existen problemas comunales. En la comunidad hay muchos

problemas y cuando estos se hablan o se escriben en un papel se encuentra que hay problemas que están relacionados con una idea o como aquí lo llamamos con un TEMA.

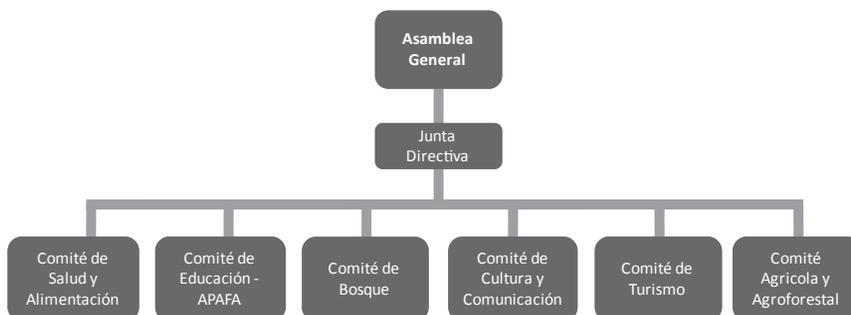
Los comuneros han encontrado que hay varios grupos de problemas y que cada grupo de problemas es un TEMA al cual se le ha puesto un nombre.

## Nuestros TEMAS:

Los Temas más importantes y que más nos preocupan, para los cuales buscamos soluciones, son:

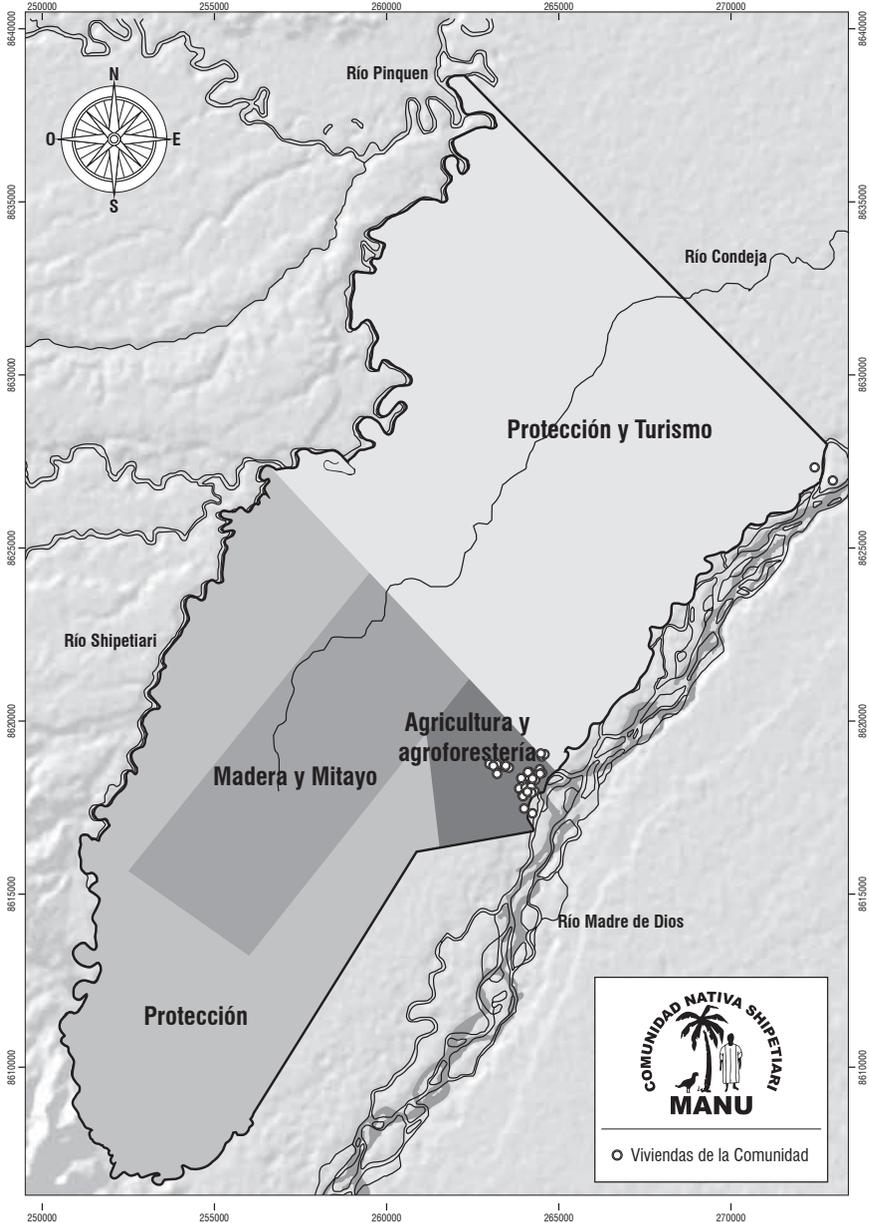
**a) Tema Organización:** esta es la base comunal, sobre la cual se hacen buenos acuerdos y se cumplen. De esta manera la vida en la Comunidad será mejor porque entre todos habrá confianza de que cada familia respetará lo acordado en la Asamblea y en lo que señala nuestro Estatuto. Nuestra organización tiene a la Asamblea arriba porque es donde se toman las decisiones comunales, la Junta Directiva está debajo porque se encarga de hacer cumplir las decisiones de la Asamblea y los Comités están más abajo ya que son órganos de apoyo que trabajan en asuntos específicos bajo la supervisión de la Junta Directiva que a su vez informa a la Asamblea.

### Organización de la C.N Shipetiari



**b) Tema Territorio, Recursos Naturales y Actividades Productivas:** el Territorio es donde está todo lo que tenemos en el presente y lo que queremos que haya para el futuro, es decir, árboles, animales, chacras y muchas cosas más. Todo eso lo queremos aprovechar sin que se acabe y la forma en la que trabajamos todo lo que hay en nuestro bosque son nuestras actividades productivas. Para asegurarnos que en nuestro futuro existan recursos naturales y podamos seguir haciendo actividades productivas es que ya hemos trabajado con todos los comuneros y comuneras nuestra zonificación del territorio comunal. Esto se

ha hecho tomando en cuenta nuestros derechos, nuestra zonificación anterior y el Plan General de Manejo Forestal actual de la Comunidad. Un resumen de la evolución de la zonificación de nuestra Comunidad está descrito en el **Anexo 1**. Nuestro territorio y nuestra zonificación pueden verse en el siguiente mapa.



**c) Tema Salud-Alimentación:** los adultos y los niños debemos tener una buena vida, por ello es muy importante tener en cuenta que lo básico es estar sano; para ello debemos evitar enfermarnos teniendo cuidado con la limpieza y tener mejor alimentación y si nos enfermamos tener buena atención médica, al mismo tiempo usando nuestras plantas medicinales.

**d) Tema Educación:** aprender, entender y pensar mejor son cosas que deseamos para nuestros hijos para que tengan una mejor vida y también para que ayuden a la comunidad a estar más desarrollada. Para esto necesitamos fortalecer el nivel educativo en nuestra Comunidad, buscando incorporar los avances de la educación moderna.

**e) Tema Cultura-Capacidades-Comunicación:** somos Matsigenkas y ese es nuestro orgullo que debemos mantener, porque nos permite ser capaces de hacer muchas cosas, pero siempre es necesario también aprender cosas nuevas, por eso nos comunicaremos mejor con gente de otras partes usando, por ejemplo, la radio y el Internet.

## PLANES

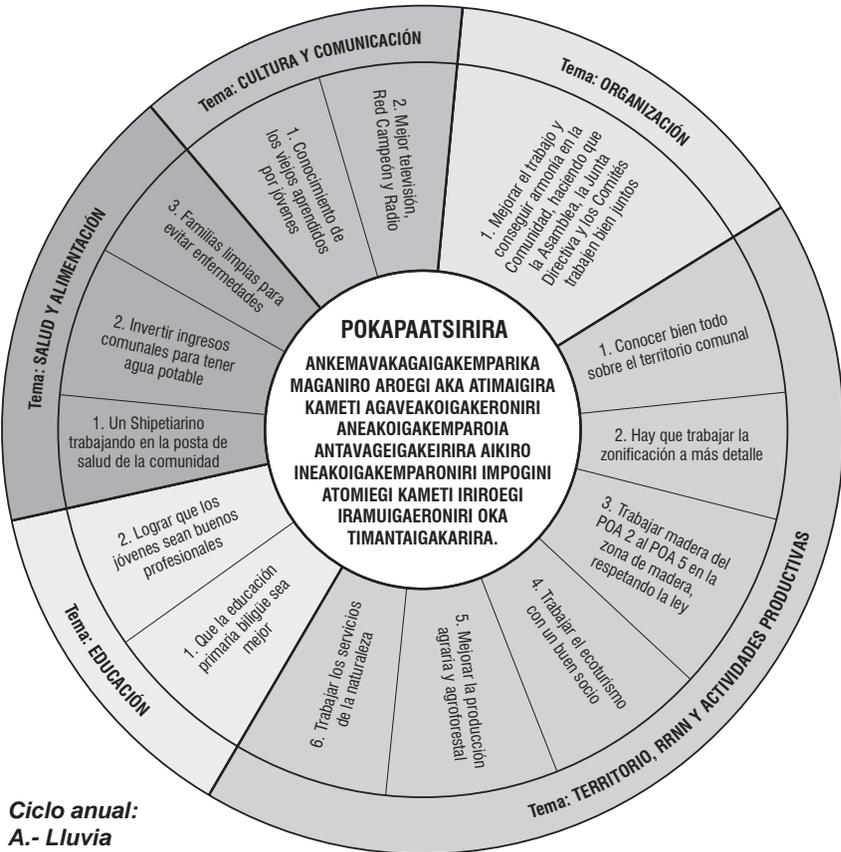
### ¿Qué son los PLANES?

Los Planes son nuestras IDEAS de lo que queremos hacer en la Comunidad y si las hacemos ayudamos a que la Visión Comunal (Pokapaatsirira) se haga realidad.

### Planes por cada Tema

Los Planes que queremos hacer los hemos unido en la **Figura 1** que aquí presentamos. Para ello hemos tenido que reconocer lo que tenemos de bueno en la Comunidad, así como lo que no está bien, plasmado en nuestro Diagnóstico Comunal. Un resumen de este Diagnóstico esta en el **Anexo 2**. Nuestros Planes están en armonía con nuestras formas tradicionales de usar el bosque y nuestro conocimiento ancestral de los ciclos de la naturaleza, como se muestra en la **Figura 2**.

**Figura 1.** Visión y Planes de la Comunidad Shipetiari



**Ciclo anual:**

**A.- Lluvia**

**B.- Nivel del río**

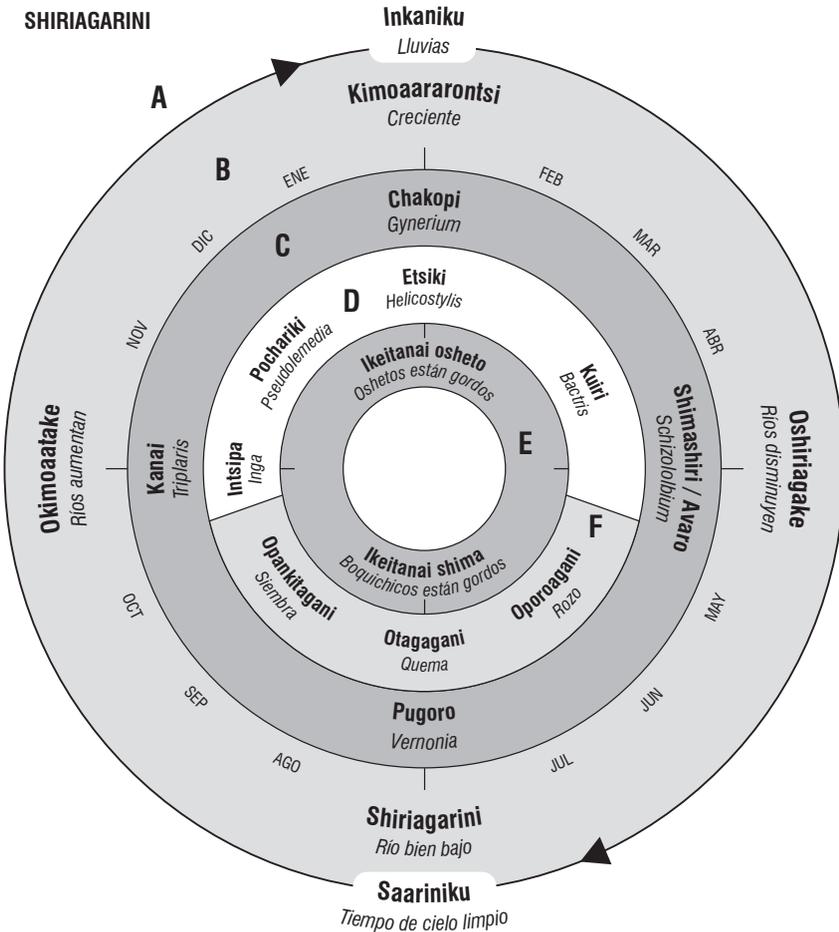
**C.- Plantas con flores**

**D.- Frutas**

**E.- Animales**

**F.- Agricultura**

**Figura 2.** Ciclos de la Naturaleza (*Shiriagarini*) y Uso Tradicional Matsigenka de los Recursos



**CICLO ANUAL:**

- A. Lluvia
- B. Nivel del río
- C. Plantas con flores
- D. Frutas
- E. Animales
- F. Agricultura

Fuente: Recopilado de Comunidades Matsigenka y adaptado de Shepard et al

**TRABAJOS**

**¿Qué son TRABAJOS?**

Si los Planes son nuestras Ideas de lo que queremos hacer, los Trabajos, son la forma en que haremos que los Planes se hagan realidad.

## Los Trabajos por cada Plan

Para que los Planes se hagan realidad, necesitamos organizar y realizar una serie de Trabajos. Para cada Trabajo necesitamos explicarlo bien y acordar quien es el responsable del Trabajo en la Comunidad. También necesitamos acordar quién puede ser un socio para apoyarnos con el Trabajo y saber cuánto costará y en que fecha debemos hacer el Trabajo. Los Trabajos más importantes que ha decidido la Comunidad se explican en la siguiente tabla. Si organizaciones externas a nuestra Comunidad quieren hacer un trabajo con nosotros pueden leer la siguiente Tabla.

TEMAS y PLANES de la Comunidad	TRABAJOS IMPORTANTES	RESPONSABLE en la Comunidad	FECHAS	SOCIOS ACTUALES o POTENCIALES
<b>1 - ORGANIZACIÓN</b>				
1.1-Mejorar trabajo y lograr armonía en la comunidad haciendo que asamblea, junta directiva y comités trabajen bien juntos	1.1.1 - Capacitación a los miembros de la Junta Directiva y de los Comités en gobierno, organización y gestión	Junta Directiva	2012-2013	Gobierno Local, FENAMAD, SPDA, SePerú, Defensoría
	1.1.2 – Lograr un buen sistema comunal administrativo y contable	Junta Directiva	2012-2013	CN Infierno
	1.1.3.- Hacer buenos Acuerdos y Contratos entre la Comunidad y terceros, con buena Asesoría Legal	Asamblea	2012 para adelante	SPDA, Defensoría
<b>2 - TERRITORIO, RECURSOS NATURALES Y ACTIVIDADES PRODUCTIVAS</b>				
2.1 - Conocer bien todo sobre el territorio comunal	2.1.1 - Cada dos meses llega a la Comunidad información útil de lo que investigan en la EB Cocha Cashu y otros	Junta Directiva	2012 para adelante	Estación Biológica Cocha Cashu, PN Manu
	2.2.2 - Hacer linderamiento en la parte noreste y suroeste con el PN Manu y trabajar otros linderos que la Comunidad no tiene bien definidos	Asamblea	2013-2014	Agencia Agraria Manu, Parque Nacional del Manu
	2.1.3 - Recibir buena explicación sobre lo escrito en nuestro Título Comunal	Asamblea	2013	SPDA
2.2- Trabajar zonificación a más detalle	2.2.1 – Desarrollar Plan de Sitio Turístico en Comunidad	Asamblea, Comité de Turismo	2013	PN Manu, CREES, SePerú
	2.2.2- Propuesta de un Área de Concesión para Conservación al suroeste de la Comunidad para prevenir invasores de madera	Asamblea	2013	CEDIA, SePerú

TEMAS y PLANES de la Comunidad	TRABAJOS IMPORTANTES	RESPONSABLE en la Comunidad	FECHAS	SOCIOS ACTUALES o POTENCIALES
2.3- Trabajar madera del poa 2 al poa 5 en la zona de madera, respetando la ley	2.3.1-Capacitarse en trabajo y mantenimiento de equipos de madera, y conocer y ver experiencias de uso del bosque de otras CCNN.	Comité de Bosques	2012-2013	PaTS, ATTFS-MDD
	2.3.2 - Conseguir asesor para negociar venta de madera y asesor legal para trámites de madera	Asamblea	2012-2013	SPDA, PaTS
	2.3.3 - Hacer informe sobre ampliación POA 2 y permiso de aserrío con castillo para enviarlo a PRMFFS-PEM y hacerle el seguimiento	Junta Directiva	2012	PRMFFS-Manu y SPDA
2.4 -Trabajar el ecoturismo con un buen socio	2.4.1 - Capacitarse en atención, administración, mantenimiento de instalaciones, cocina, guiado, etc.	Comité de Turismo	2012	RESPONSE, Rainforest Expeditions
	2.4.2 - Desarrollar los atractivos turísticos	Comité de Turismo	2012	RESPONSE, SePerú, DRIS
2.5- Mejorar la producción agraria, agroforestal, piscícola y reforestar	2.5.1 - Hacer un contrato con un comerciante platanero	Comité Agrario	2013	AgroRural, DRIS
	2.5.2 - Obtener más información de Agroldeas y Programas Regionales	Comité Agrario	2012	AgroRural, DRIS
	2.5.3 -Terminar este año la carretera hasta el frente del poblado Shipetiari	Asamblea	2013	Sub-Región Madre de Dios
	2.5.4 - Capacitarse en manejo de piscigranjas y ver ordenamiento pesquero en el Alto Madre de Dios	Comité Agrario	2013	Sub-Región Madre de Dios, CREES
	2.5.5 - Averiguar si Proyecto de reforestación Regional se puede traer a la Provincia Manu	Comité Agrario	2012	Sub Región Madre de Dios
2.6 -Trabajar los servicios de la naturaleza	2.6.1 - Recibir buena explicación sobre el trabajo con carbono forestal (REDD+)	Comité de Bosque	2012 para adelante	SePerú, DRIS, FENAMAD
	2.6.2 - Conocer más sobre otros servicios del bosque	Comité de Bosque	2013	SePerú

TEMAS y PLANES de la Comunidad	TRABAJOS IMPORTANTES	RESPONSABLE en la Comunidad	FECHAS	SOCIOS ACTUALES o POTENCIALES
<b>3 - EDUCACIÓN</b>				
3.1 - Que la educación primaria bilingüe sea mejor	3.1.1 - Comunidad contrata a un profesor extra para que enseñe en escuela primaria	Asamblea	2013 para adelante	UGEL-Salvación
	3.1.2 - Capacitación bilingüe mejor a docentes y padres de primaria	Asamblea y Comité Educación/APAFA	2013 para adelante	UGEL-Salvación
3.2 - Lograr que jóvenes de shipetiari sean buenos profesionales	3.2.2 - Desarrollar e implementar proyecto de refuerzo educativo y becas para jóvenes de Shipetiari	Asamblea y Comité Educación/APAFA	2013 para adelante	UGEL-Salvación, SePerú, PNManu
<b>4 - SALUD Y ALIMENTACIÓN</b>				
4.1 - TENER UN SHIPETIARINO TRABAJANDO EN LA POSTA DE SALUD DE LA COMUNIDAD	4.1.1 - Coordinar con MINSA-Salvación para que Posta de Salud entre en funcionamiento y envíen Técnico	Junta Directiva	2012	Sub Región Madre de Dios, MINSA
	4.1.2 - Identificar y capacitar a voluntario de la Comunidad como Técnico Enfermero	Junta Directiva	2012-2015	Sub Región Madre de Dios, MINSA
4.2 - Invertir ingresos comunales para tener agua potable	4.2.1 - Buscar un buen socio con quien realizar Proyecto de Agua Potable	Junta Directiva	2013-2014	Sub Región Madre de Dios, Casa de los Niños Indígenas
4.3 - Familias limpias para evitar enfermedades	4.3.1- Capacitarnos en cómo tratar el agua con cloro para que esté purificada	Todos	2013	Municipalidad Manu
<b>5 - CULTURA, CAPACIDADES Y COMUNICACIÓN</b>				
5.1 - Asegurar que el conocimiento (lengua, medicina, danzas y cuentos) de los viejos sean aprendidos por los jóvenes	5.1.1 - Asegurar que en el Aniversario de la Comunidad se resalte la cultura Matsigenka	Asamblea	Continuo	Municipalidad Manu, GOREMAD, COHARYIMA
	5.1.2 - Concientizar a jóvenes de que cultura Matsigenka es valiosa	Asamblea	Continuo	Todos
	5.1.3 – Desarrollar biblioteca comunal y archivo digital	Comité Comunicación	Continuo	UGEL-Salvación, COHARYIMA, SePerú

TEMAS y PLANES de la Comunidad	TRABAJOS IMPORTANTES	RESPONSABLE en la Comunidad	FECHAS	SOCIOS ACTUALES o POTENCIALES
5.2-Mejor funcionamiento de la televisión, comunicación comunal y programa redcampeón	5.2.1 - Instalación de un mural para colocar información y así todos los Comuneros estén enterados	Comité Comunicación	2012	SePerú
	5.2.2 - Hacer mantenimiento de equipos de comunicación (baterías, radio, internet)	Comité Comunicación	Continuo	SePerú
	5.2.3 - Desarrollar un proyecto con paneles solares que sirva de energía a la Comunidad	Junta Directiva	2013-2015	Sub-Región Madre de Dios, SePerú

## PLANES OPERATIVOS ANUALES

### ¿Qué son los Planes Operativos Anuales?

Son también llamados POA, es decir, son los trabajos que se harán durante un año. Estos trabajos se tienen que escribir en un papel de una manera muy detallada. Por ejemplo, en la comunidad se tiene que hacer un POA para cada actividad productiva, es decir, debe haber un POA para Madera, un POA para Ecoturismo, y otros que decidirá la Asamblea.

## MONITOREO

### ¿Qué es MONITOREAR?

Monitorear es AVISAR, o sea, la comunidad hará que algunos de sus comuneros sean los responsables de AVISAR a la Junta Directiva o a la Asamblea si los PLANES y TRABAJOS que tiene este PLAN DE VIDA se están haciendo o no se están haciendo. Monitorear es muy importante porque le hace dar cuenta a la comunidad si es que se cumplen los PLANES y TRABAJOS y así saber si está siguiendo el camino que hace que lleguemos a lograr que la VISION COMUNAL sea una realidad.

### Monitorear los Planes y los Trabajos Generales

La Asamblea decide lo siguiente:

- Quién o quiénes son los responsables en la comunidad para que cada PLAN se cumpla.
- La fecha en la que cada PLAN debe estar cumplido.

- Quién o quiénes son los responsables en la comunidad de hacer que cada TRABAJO en cada PLAN se cumpla.
- La fecha en la que cada TRABAJO debe estar cumplido.

También en Asamblea se dice quién o quiénes en la comunidad AVISARÁN si los PLANES y TRABAJOS se han cumplido o no se han cumplido en la fechas acordadas. La decisión de la Asamblea se escribe en acta y en las Asambleas de julio y diciembre los monitores informan a la comunidad.

### **Monitorear a Socios y Actores externos y viceversa**

También en Asamblea se dice quién o quiénes en la comunidad AVISARÁN si los PLANES y TRABAJOS en las que un socio o actor externo que se ha comprometido a realizar en la comunidad se han cumplido o no se han cumplido en la fechas acordadas. La decisión de la Asamblea se escribe en acta y en las Asambleas de julio y diciembre los monitores informan a la comunidad.

La Asamblea puede llegar a un acuerdo con el socio o actor externo para que estos hagan un monitoreo de cumplimiento de Planes y Trabajos a los que la comunidad se ha comprometido hacer. El acuerdo establece que el socio o actor externo en un fecha acordada informara en asamblea que ha encontrado en el monitoreo que le ha hecho a la comunidad

## **EVALUACIÓN**

### **¿Qué es EVALUACIÓN?**

La Evaluación es saber si lo que una persona o comunidad hace es bueno, regular o malo. En caso de que la Evaluación diga que lo que hizo la comunidad es regular o malo, sirve para que se pueda corregir y hacer que el resultado sea bueno.

### **Evaluación de los Planes y los Trabajos Generales**

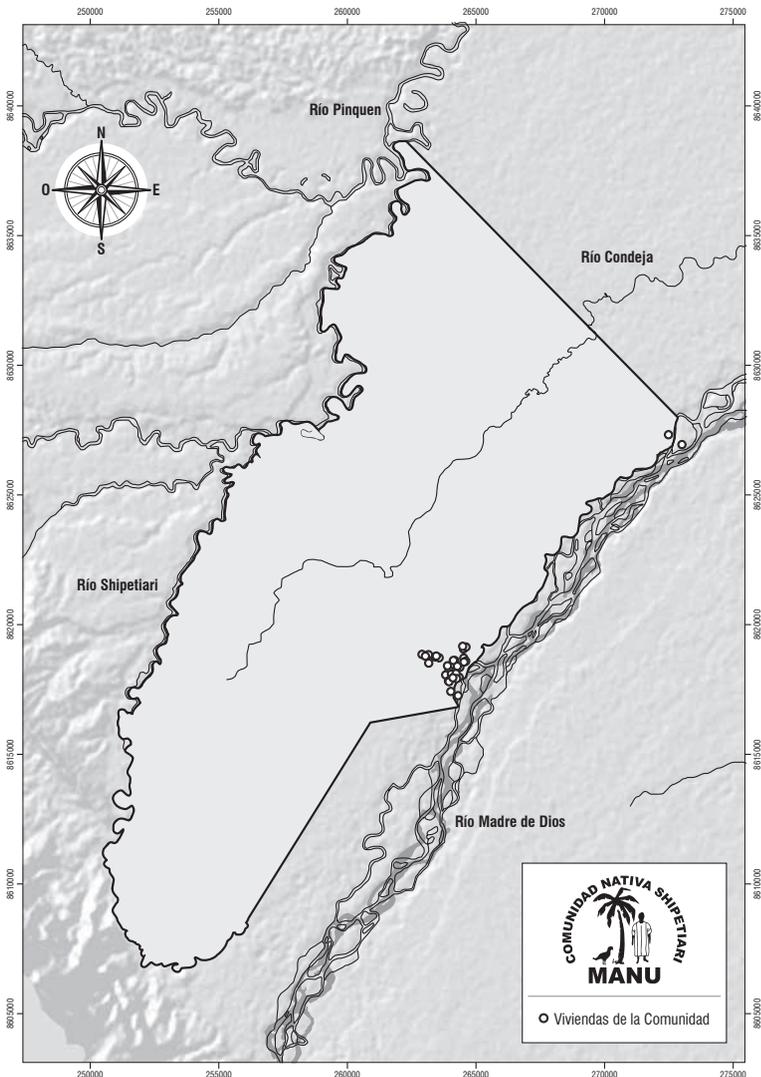
La Asamblea decidirá en su agenda que PLAN o PLANES y que TRABAJO o TRABAJOS evaluarán entre todos los asistentes para darse cuenta si el resultado es bueno o si es regular o malo. La Asamblea decidirá si se esfuerza para que los PLANES y los TRABAJOS se mejoren hasta que se logren resultados buenos o si se dan cuenta que se pueden cambiar y proponerse mejores PLANES y TRABAJOS que les ayuden a conseguir la VISION COMUNAL (POKAPAATSIRIRA).

## ANEXOS

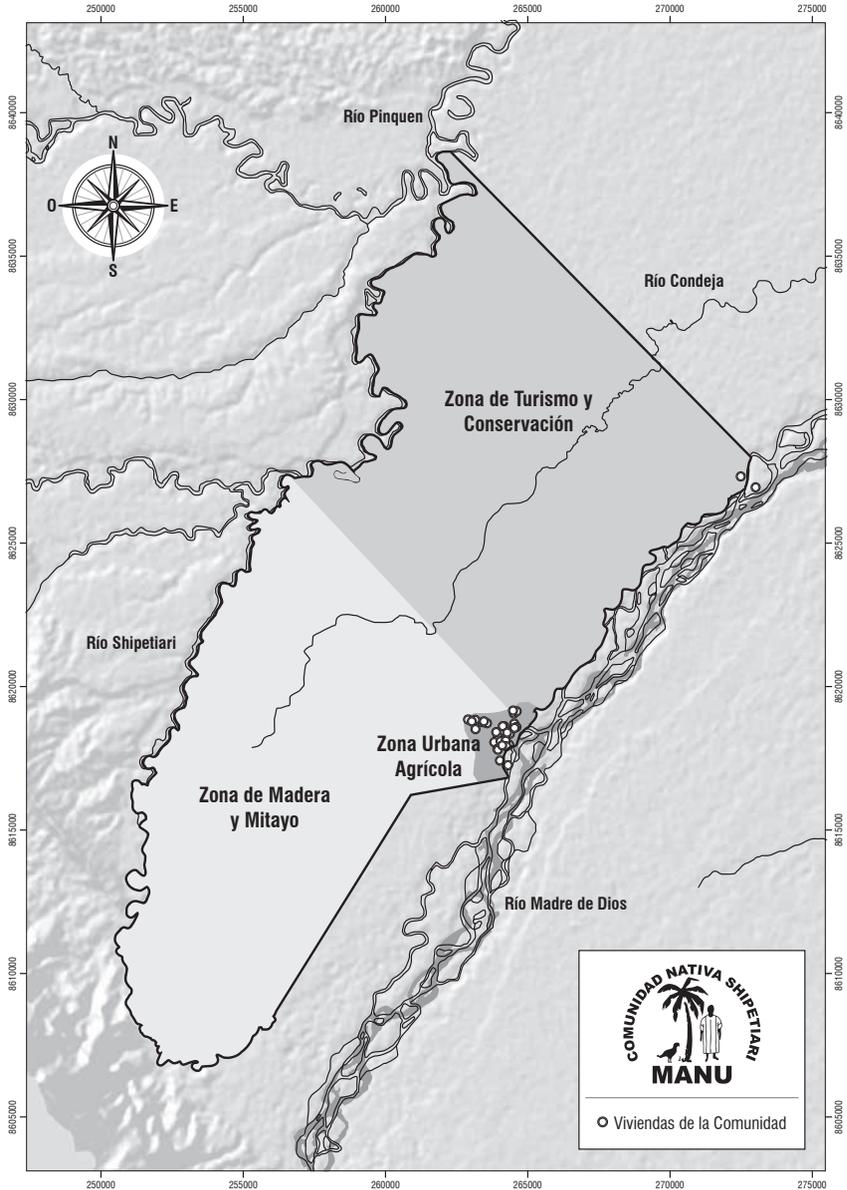
### Anexo 1

#### El Proceso de Zonificación de la Comunidad

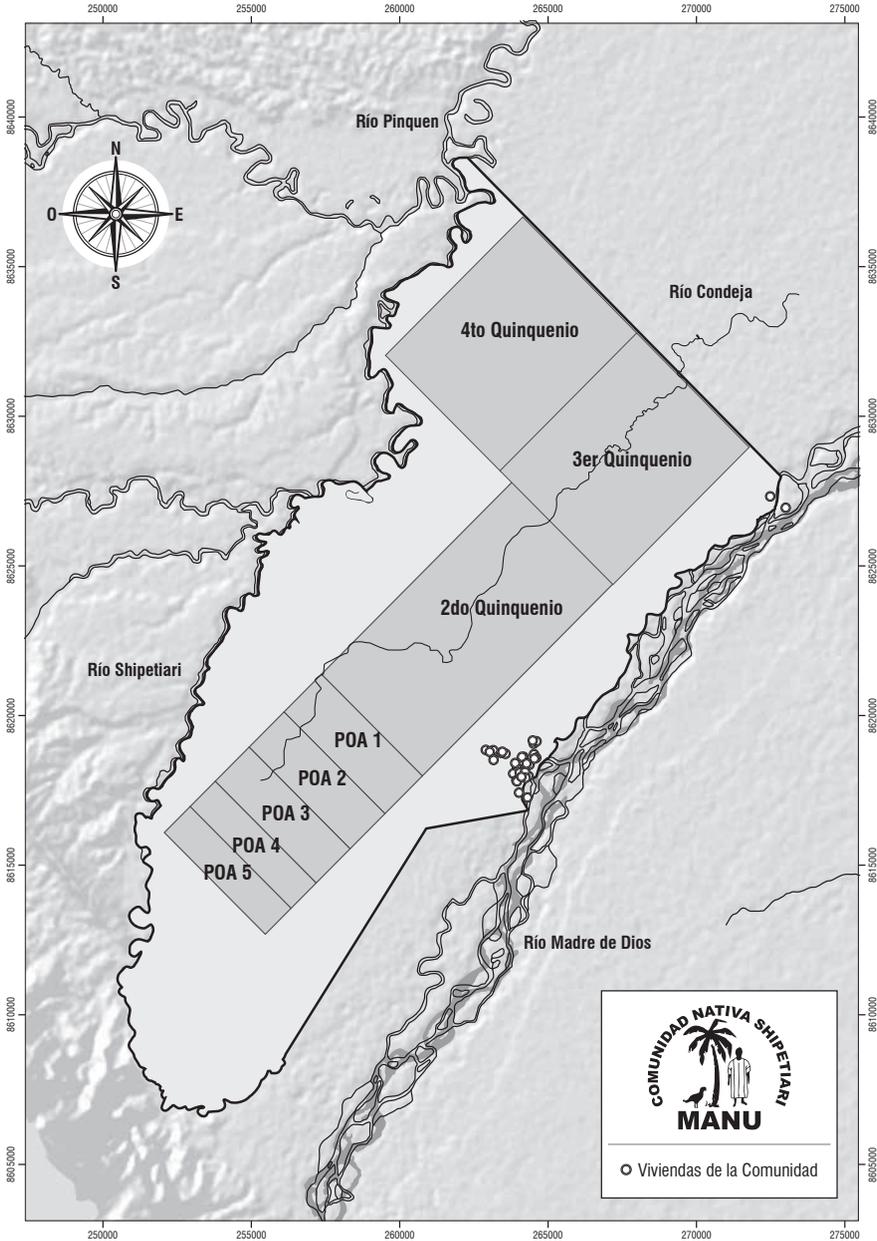
**Avance 1:** La comunidad logró que se le reconozca como Comunidad Nativa y que se obtenga un título de propiedad en el año 1996. Esto fue posible gracias a que los comuneros fundadores tuvieron una visión: *‘Tener un territorio para vivir nosotros y nuestros hijos como Matsigenka sin que nadie pueda venir a echartos de él’*, y también gracias al apoyo de la Federación Nativa del Río Madre de Dios y Afluentes (FENAMAD), y el Centro para el Desarrollo del Indígena Amazónico (CEDIA).



**Avance 2:** La C.N. Shipetiari acordó, en el año 2006, una primera zonificación general, para así ordenar el espacio para las actividades de extracción de madera, de mitayo y de turismo que se venían realizando en la Comunidad.



**Avance 3:** Desde el año 2006 trabajamos y en 2007 se ha aprobado nuestro Plan General de Manejo Forestal. Este Plan es un gran avance para trabajar bien nuestra madera. Sin embargo, este Plan no ha reconocido bien nuestra Zonificación Comunal por lo que se ha sobrepuesto a nuestras zonas de turismo y de protección.



## Anexo 2

Temas	¿Qué está bien en la comunidad?	¿Qué está mal en la comunidad?	¿Cuáles son los planes de la comunidad?
ORGANIZACIÓN	Buen manejo y rendición de dinero comunal.	Poca mano dura de la junta directiva para gobernar. Por ejemplo: no se cumplían acuerdos sobre madera.	1.-Mejorar el trabajo de la junta directiva
	Buena participación en faenas y asambleas.	Dos grupos a veces no se entienden en la comunidad: <del>metos y migrantes</del>	2.- Conseguir armonía en la comunidad haciendo que la asamblea, la junta directiva y los comités trabajen juntos.
	Se paga multas por inasistencia a faenas y asambleas		
	Todos de acuerdo en hacer y cumplir acuerdos comunales.		
TERRITORIO, RECURSOS NATURALES Y ECONOMÍA	Sí, se mantienen los linderos con bonanza y mamajapac.	No existen linderos en la parte más alta y en la parte más baja con el pnm.	1.- Conocer bien todo sobre el territorio comunal.
		Hay comuneros que no conocen todos los linderos.	2.- Hay que trabajar zonificación a más detalle
		No conocen bien lo escrito en su título de propiedad.	
	Acuerdo de tener una zona para aprovechamiento forestal maderable.		
	Acuerdo de tener una zona para conservación, protección, turismo, servicios ambientales.		
	Tienen un poa 2 aprobado.	Ya casi no hay madera y hoja cerca al poblado	3.- Trabajar madera del poa 2 al poa 5 en la zona de madera, respetando la ley.
	Aceptación comunal de trabajar el poa 2 primero una parte para beneficio colectivo y luego el resto para beneficio familiar.	No hay trabajo voluntario en la reforestación	4.-Trabajar el ecoturismo con un buen socio
		El rendimiento de la madera es muy bajo; se deja mucho desperdicio en el monte	
		Solo se pensó en la extracción de la madera para beneficio familiar (poa nº1)	

Temas	¿Qué está bien en la comunidad?	¿Qué está mal en la comunidad?	¿Cuáles son los planes de la comunidad?
TERRITORIO, RECURSOS NATURALES Y ECONOMÍA		La mayoría no sabe negociar el aprovechamiento maderero	4.-Trabajar el ecoturismo con un buen socio
		No tenemos permiso escrito para aserrío con castillo	
		Es lento pedir ampliación del poa n°2	
		No se conoce bien técnicas de tumbado y aserrío	
		No se sabe como hacer denuncias por extraccion ilegal de madera	
	Sí, nos da algunos ingresos económicos para el bien de la comunidad	Comuneros mitayan en área de conservación.	
		El albergue se está deteriorando por el casi nulo uso de turistas y en consecuencia el desanimo de los comuneros para invertir su tiempo en mantener algo que no les produce beneficios.	5.- Mejorar la produccion agraria, agroforestal y piscigranja
	Muchos sienten que la producción comercial la tienen que diversificar a una agricultura más intensiva.	La produccion de la chacra no es fácil de vender.	6.-Trabajar los servicios ambientales
	Hay 2 comuneros comprometidos en tener su piscigranja.	El pescado en el mdd escasea porque los mestizos pescan con dinamita y nativos con barbasco.	
	Todavía tenemos bastante buen bosque.	Algunos comuneros tienen miedo de perder una parte de su territorio por desconocer los servicios ambientales.	
		Primero se quiere asegurar ganancias de dinero para luego hacer servicios ambientales	1.-Que educacion primaria bilingüe sea mejor
		Los padres que tienen sus hijos estudiando fuera de la comunidad consideran al profesor de shipetiari de muy mala calidad.	2.-Lograr que jóvenes de shipetiari sean buenos profesionales

Temas	¿Qué está bien en la comunidad?	¿Qué está mal en la comunidad?	¿Cuáles son los planes de la comunidad?
		Alumnos que asisten a escuela de shipetiari no aprenden en parte porque están mal alimentados	1.-Que educacion primaria bilingüe sea mejor
	Padres contentos con el aprendizaje de sus hijos fuera de la comunidad.	Padres preocupados por que no saben si hijos que estudian fuera querrán volver a la comunidad.	2.-Lograr que jóvenes de shipetiari sean buenos profesionales
	Tener una posta de salud bien equipada.	No tener un sanitario/ enfermera nombrada para la posta nueva.	1.-Tener un shipetiario trabajando en la posta de salud de la comunidad
SALUD Y ALIMENTACIÓN	Querer comprar buenos medicamentos para la posta.		2.-Invertir ingresos comunales para tener agua potable
	Tenemos un pozo de agua que no se seca.	Tenemos agua no purificada.	
	Existen conexiones de tuberías de agua en algunas casas.		3.-Familias limpias para evitar enfermedades
	Algunas familias consumen agua hervida.	Enfermedades frecuentes en los niños y adultos: diarreas y respiratorias.	
	Adultos desean que sus hijos mantengan la cultura matsigenka.	Hay costumbres que ya no se hacen: usar cushma, usar plantas medicinales, cazar con trampas, poca reciprocidad y solidaridad.	1.-Asegurar que los conocimientos (medicina, lengua, danzas, cuentos, etc) de los viejos sean aprendidos por los jóvenes
	Todos en la comunidad usan como primera lengua el matsigenka.	Pocos niños y jovenes practican el uso de arco y flecha.	2.-Mejor funcionamiento de la televisión comunal, radiocomunicación y programa redcampeón
	Mujeres adultas practican preparación de masato.		
	Tenemos parabólica, televisor y receptor satelital.	No hay suficientes energía para equipos	
	Tenemos radiofonía.	Solo captamos 1 canal en televisor	
	Tenemos Internet.	No tenemos correos electrónicos de autoridades para comunicarnos con ellos vía internet	
	Tenemos comuneros capacitados en uso de internet.	No se tiene muchas computadoras para que la comunidad practique	

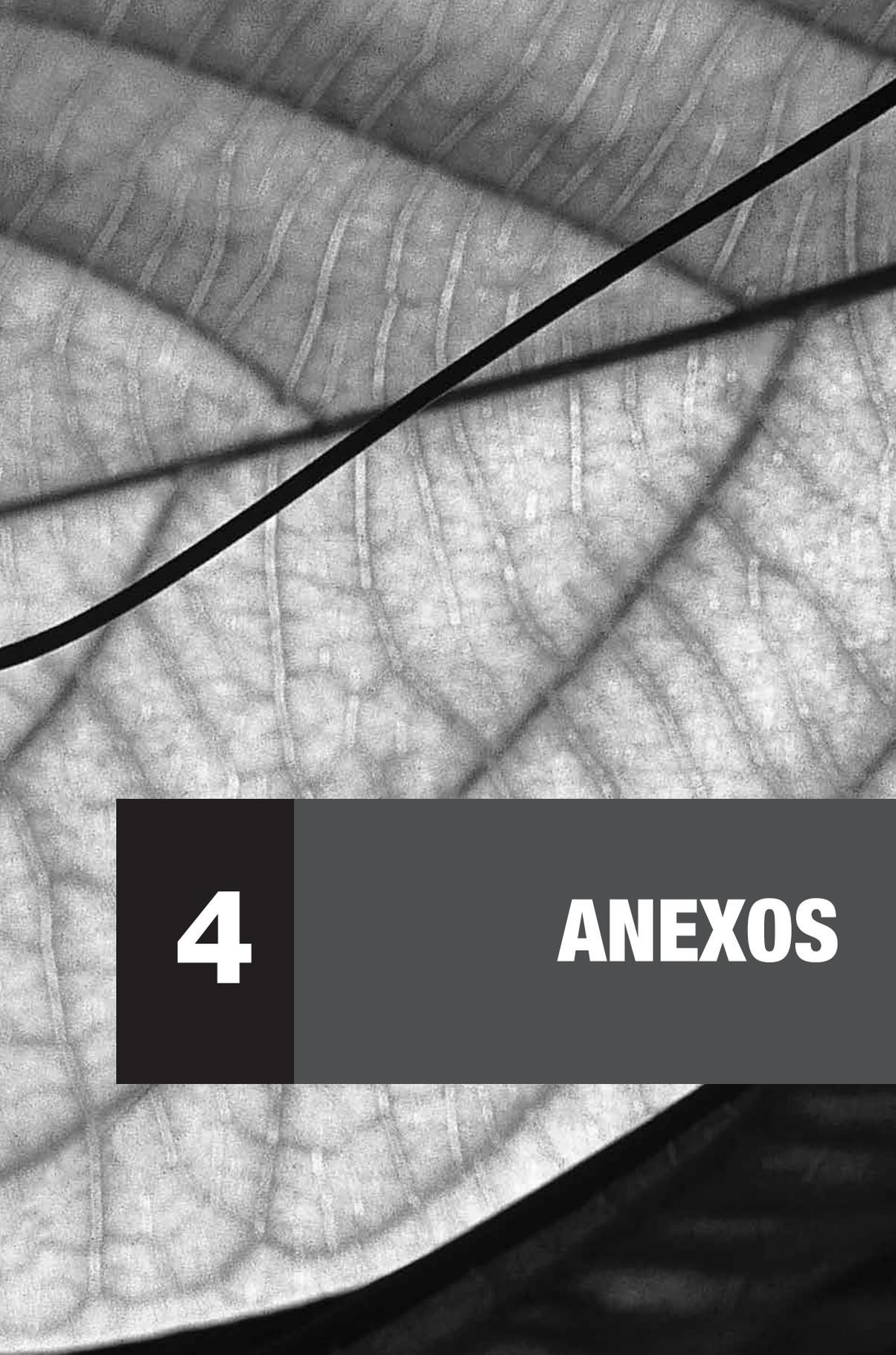
### Anexo 3

#### El Proceso de Implementacion del Plan de Vida









**4**

**ANEXOS**

**Tabla 1.** Relación de tesis elaboradas en los alrededores de Cocha Cashu

N°	Título	Año	Tipo	Autor	Universidad
1	The role of pathogens in determining plant recruitment and distribution patterns in a western Amazonian floodplain.	2009	Doctorado	Álvarez-Loayza, Patricia	Rutgers University, EE.UU.
2	The effects of heterogeneous landscapes on habitat selection, dispersal and population dynamics of small mammals in Cocha Cashu, Peru.	2002	Doctorado	Beck, Harald	University of Miami, EE.UU.
3	The roles of predation and competition in nest niche differentiation: Evidence from termitarium nesting parrots and trogon	1999	Doctorado	Brightsmith, Donald	Duke University, EE.UU.
4	Ecology and genetics of color vision in <i>Callicebus brunneus</i> , a Neotropical Monkey.	2009	Doctorado	Bunce, John A.	University of California, Davis, EE.UU.
5	Ethnobiology and the population ecology of Neotropical palms.	2010	Doctorado	Choo, Juanita	University of Texas at Austin, EE.UU.
6	Factors affecting post-dispersal seed and seedling survival of two tree species in the Amazon forest.	1994	Doctorado	Cintra, Renato	Duke University, EE.UU.
7	Behavior and ecology of the giant otter ( <i>Pteroneura brasiliensis</i> ) in oxbow lakes of the Manu Biosphere Reserve, Perú	2008	Doctorado	Davenport, Lisa C.	University of North Carolina, EE.UU.
8	The effect of habitat structure and visibility on territory shape and space use: Theoretical and empirical studies.	1991	Doctorado	Eason, Perry K.	University of California, Davis, EE.UU.
9	Foraging behavior and adaptive radiation in the avian family Tyrannidae.	1978	Doctorado	Fitzpatrick, John W.	Princeton University, EE.UU.
10	Mating tactics and socioecology of male white-bellied spider monkeys ( <i>Ateles belzebuth chamek</i> ).	2008	Doctorado	Gibson, K. Nicole	Yale University, EE.UU.
11	Dynamics and causes of facultative polyandry in saddle-backed tamarins ( <i>Saguinus fuscicollis</i> ).	1987	Doctorado	Goldizen, Anne W.	University of Michigan, EE.UU.

Nº	Título	Año	Tipo	Autor	Universidad
12	Sand-colored nighthawks parasitize the anti-predator behavior of three tropical beach-nesting bird species.	1989	Doctorado	Groom, Martha J.	University of Florida, EE.UU.
13	Social and ecological consequences of food competition in brown capuchin monkeys.	1985	Doctorado	Janson, Charles H.	University of Washington, Seattle. EE.UU.
14	Understanding vertebrate frugivores through foraging theory: fruit-patch use, diet composition and the abundance of curassows (Aves: Cracidae).	2004	Doctorado	Jiménez, Iván	University of Missouri – Saint Louis, EE.UU.
15	Seed predation and group size in rainforest peccaries.	1980	Doctorado	Kiltie, Richard A.	Princeton University, EE.UU.
16	The influence of seed dispersal on primary forest succession in an Amazonian floodplain forest.	1993	Doctorado	Losos, Elizabeth C.	Princeton University, EE.UU.
17	The social system of the saddle-back tamarin ( <i>Saguinus fuscicollis</i> ): An examination of the adaptive basis of reproductive strategies based on a thirteen year study of demography and behavior at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru.	1994	Doctorado	Mendelson, Jan	University of California, Davis. EE.UU.
18	The ecological basis for female social dominance: A behavioral study of the squirrel monkey ( <i>Saimiri sciureus</i> ) in the wild.	1990	Doctorado	Mitchell, Carol L.	Princeton University, EE.UU.
19	The behavioral ecology of mixed-species bird flocks in Amazonian Peru.	1984	Doctorado	Munn, Charles III.	Princeton University, EE.UU.
20	The interplay between uncertain juvenile recruitment and reproductive strategy in the Neotropical frog <i>Edalorhina perezii</i> .	1999	Doctorado	Murphy, Peter J.	Duke University, EE.UU.
21	Ecological factors affecting the diversity of tropical tree seedlings.	2007	Doctorado	Paine, C. E. Timothy	Louisiana State University, EE.UU.
22	A large-scale inventory of two Amazonian tree communities.	2000	Doctorado	Pitman, Nigel C. A.	Duke University, EE.UU.

N°	Título	Año	Tipo	Autor	Universidad
23	Diversité et modes de reproduction du Peuplement d'Anoures de Cocha Cashu (Parc National Manu, Pérou)	1991	Doctorado	Rodríguez, Lily. O.	Université Paris VI (Pierre et Marie Curie). Francia
24	Regeneration ecology and population structure of the emergent tree <i>Dipteryx micrantha</i> , (Fabaceae, "Shihuahuaco") in floodplain forests of the Manu river, Amazonian Peru.	2004	Doctorado	Romo, Mónica	Turun yliopisto (Universidad de Turku), Finlandia.
25	Linking spatial patterns of seed dispersal and plant recruitment in a neotropical tree, <i>Viola calophylla</i> (Myristicaceae).	2003	Doctorado	Russo, Sabrina E.	University of Illinois, Urbana, USA
26	Lobo de Río ( <i>Pteronura brasiliensis</i> ) – Presencia, uso del hábitat y protección en el Perú (Versión en Español).	1997	Doctorado	Schenck, Christof	Ludwig-Maximilians-Universität, Alemania
27	The monoterpenes of <i>Gutierrezia sarothrae</i> : Chemical interactions between ants and plants in Neotropical ant gardens.	1988	Doctorado	Seidel, J. L. 1988.	University of Utah, EE.UU.
28	Pharmacognosy and the sense in two Amazonian societies.	1999	Doctorado	Shepard, Glenn, Jr.	University of California, Berkeley
29	Regeneration from seed in a Neotropical rain forest.	1996	Doctorado	Silman, Miles. R.	Duke University, EE.UU.
30	Eco-Etología del Lobo de Río ( <i>Pteronura brasiliensis</i> ) en el Sureste del Perú. Spanish translation	1996	Doctorado	Staib, Elke	Ludwig-Maximilians-Universität, Alemania
31	Fruit to sapling: an ontogenetically integrated study of tree recruitment in an Amazonian rainforest.	2008	Doctorado	Swamy, Varum	Duke University, EE.UU.
32	Ecological and social correlates of party size in the black spider monkey, <i>Ateles paniscus chamek</i> .	1987	Doctorado	Symington, Margaret	Princeton University, EE.UU.
33	Army ants and obligate ant-following birds: a study of ecology, spatial movement patterns, and behavior in Amazonian Peru.	2003	Doctorado	Willson, Susan K.	University of Missouri-Columbia.
34	Polyspecific association and interspecific communication between two Neotropical primates: Saddle-back tamarins ( <i>Saguinus fuscicollis</i> ) and Emperor tamarins ( <i>Saguinus imperator</i> ).	1997	Doctorado	Windfelder, Tammy L.	Duke University, EE.UU.

Nº	Título	Año	Tipo	Autor	Universidad
35	Costs and benefits of nocturnality for the night monkey ( <i>Aotus</i> ).	1985	Doctorado	Wright, Patricia C.	City University of New York, EE.UU.
36	Floristics and hydrology of upper amazonian swamps.	2002	Maestría	Ancaya, E.	Wake Forest University, EE.UU.
37	Frugivory and primary seed dispersal by spider monkeys ( <i>Ateles paniscus</i> ) and howler monkeys ( <i>Alouatta seniculus</i> ), and the fate of dispersed seeds at Manu National Park, Peru.	1994	Maestría	Andresen, Ellen	Duke University, EE.UU.
38	Variation in the density and diversity of seed rain in two Neotropical rainforests (at Cocha Cashu and Los Amigos Biological Stations, southeastern Peru).	2007	Maestría	Baiker, Jan	Swiss Federal Institute of Technology, Suiza.
39	Primary succession of lianas in an Amazonian floodplain forest.	2003	Maestría	McManus,	Wake Forest University, EE.UU.
40	Bird activity and seed dispersal in two neotropical trees: <i>Guarea macrophylla</i> and <i>Trichilia quadrijuga</i> (Meliaceae).	1999	Maestría	Prado, F.	Texas State University, San Marcos; EE.UU.
41	Soil chemical changes accompanying a primary riparian succession in Manu National Park, Madre de Dios, Peru.	1994	Maestría	Riley, Marina. P.	Duke University, EE.UU.
42	Seasonal variation in fruit consumption and seed dispersal by canopy frugivorous bats in lowland mature and successional forest of Peru (Cocha Cashu Biological Station).	1993	Maestría	Romo, Mónica	University of Missouri-St. Louis, EE.UU.
43	Two studies of the palm <i>Astrocaryum macrocalyx</i> : Spatial distribution patterns and variation in leaf size and shape.	1992	Maestría	Smith, Una R.	Duke University, EE.UU.
44	Lekking behavior of the round-tailed manakin ( <i>Pipra chloromeros</i> ) and patterns of advertisement call evolution in the <i>Pipra erythrocephala</i> .	1996	Maestría	Tello, José. G.	University of Missouri-St. Louis, EE.UU.
45	The ecology of the hoatzin ( <i>Opisthocomus hoazin</i> ) in Peru.	1987	Maestría	Torres, Beatriz.	Ohio State University, EE.UU.

N°	Título	Año	Tipo	Autor	Universidad
46	Descripción de la presencia de parásitos intestinales en "maquisapa" ( <i>Ateles belzebuth chamek</i> ) en grupos sociales de la Estación Biológica Cocha Cashu, Madre de Dios.	2008	Bachillerato Licenciatura	Carrasco, F.	Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú.
47	Estimación de la producción de hojarasca en un bosque sucesional en el Parque Nacional Manu.	1991	Bachillerato Licenciatura	Cornejo V., Fernando	Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú.
48	Caracterización de brinzales de <i>Cedrela odorata L.</i> en las áreas inundables cercanas a Cocha Cashu, río Manu.	1990	Bachillerato Licenciatura	Flores N., César	Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú.
49	Population status, spatial relations, growth, and injuries in black and spectacled caiman in Cocha Cashu.	1985	Bachillerato Licenciatura	Herron, John C.	Princeton University, EE.UU.
50	Mixed-species flocks of passerines in southeastern Peru.	1977	Bachillerato Licenciatura	Munn, Charles III	Princeton University, EE.UU.
51	Parasitismo Gastrointestinal en el Mono Tocón Moreno ( <i>Callicebus brunneus</i> ) que habita en bosques con diferente grado de perturbación antropogénica en el Departamento de Madre de Dios.	2008	Bachillerato Licenciatura	Nole, Inés	Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.
52	Aspectos ecológicos de los peces en la Estación Biológica Cocha Cashu, Parque Nacional Manu, Madre de Dios.	2008	Bachillerato Licenciatura	Osorio, Darwin	Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú.
53	Observations on the ecology of a Peruvian Ameiva lizard.	1989	Bachillerato Licenciatura	Petty, J.	Princeton University, EE.UU.
54	The ecology and behavior of an avian terrestrial frugivore, the white-winged trumpeter <i>Psophia leucoptera</i> , in southeastern Peru.	1985	Bachillerato Licenciatura	Price, Jennifer J.	Princeton University, EE.UU.
55	Estudio ecológico del lobo grande del río ( <i>Pteronura brasiliensis</i> ) en el Parque Nacional del Manu, Dpto. de Madre de Dios.	1983	Bachillerato Licenciatura	Torres, Beatriz	Universidad Nacional Agraria La Molina, Perú.

**Tabla 2.** Lista parcial de los proyectos de investigación aprobados por las autoridades del Parque entre 2000 y 2009, los cuales incluyen el ámbito de la Estación Biológica de Cocha Cashu. Para un listado actualizado en formato digital consulte la página web de la Estación. Fuente: Parque Nacional del Manu, 2012.

N°	Título del Proyecto	Año	Investigador Principal
1	Dinámica y crecimiento de Bosques, dispersión de semillas, y medidas de luz en el PNM	2009	Varum Swamy
2	Dinámica y crecimiento de bosques, dispersión de semillas y medidas de luz en el Parque	2008	John Terborgh
3	Efectos positivos y negativos de las especies de pecaríes	2008	Harald Beck
4	Hormigas legionarias y hormigueros obligados: estudio de ecología, patrones de movimiento espacial y comportamiento en la cuenca amazónica del Perú.	2008	Susan S. Willson
5	Depredación de Primates por Aves de Presa en Sudamérica: Consecuencias comportamentales en relación a intentos de depredación, simulación o reales	2008	Amy Marie Porter
6	Efectos de las relaciones de parentesco en la composición de grupos y los modelos demográficos de pichicos ( <i>Saguinus fuscicollis</i> y <i>Saguinus imperator</i> )	2008	Rachele E. Walsh
7	Efectos de población y dispersión en las palmeras <i>Atalea butiraceae</i> y <i>Astrocarium murumuru</i>	2008	Juanita Poh Sung Cho
8	Estudio de Migración intra-amazónica de aves acuáticas: ganso de Orinoco ( <i>Neochen jubata</i> ), rayador negro ( <i>Rynchops niger</i> ) y gaviotín pico grande ( <i>Phaetusa simplex</i> )	2008	Rob Williams
9	Las Cochasy y la Sociabilidad del Lobo del Rio en el PNM	2008	Lisa Clare Davenport

N°	Título del Proyecto	Año	Investigador Principal
10	Proyecto para entender el balance del carbono de los bosques Amazónicos	2008	Oliver L. Brindley Phillips
11	RAINFOR un proyecto para entender el balance de los Bosques Amazónicos	2008	Oliver L. Brindley Phillips
12	Aspecto del uso de frutas, dieta y complemento de Aves	2008	Mercedes Foster
13	Dinámica y crecimiento de bosques, dispersión de semillas y medidas de luz en el Parque	2007	John Terborgh
14	Hormigas legionarias y hormigueros obligados: estudio de ecología, patrones de movimiento espacial y comportamiento en la cuenca amazónica del Perú	2007	Susan K. Willson
15	Demografía de <i>Saguinus fuscicollis</i> y <i>S. imperator</i>	2007	Tammy Winfelder
16	El rol de los herbívoros en el mantenimiento de la biodiversidad de los árboles bosques tropicales de las tierras bajas del Parque.	2007	Varum Swamy
17	Las cochas y la sociabilidad del lobo de río en el Parque	2007	Lisa Davenport
18	Estudio de regeneración de parcelas permanentes en la amazonia peruana	2007	Timoty Russell
19	Aspecto del Uso de frutos por aves	2007	Mercedes Foster
20	Dinámica y crecimiento de bosques, dispersión de semillas y medidas de luz en el Parque	2006	John Terborgh
21	Estrategias de Emparejamiento y Territorialidad de los monos maquisapa macho de vientre blanco ( <i>Ateles belzabeth chameck</i> ) en el PNM	2006	Kimberly Nicole Gibson
22	Reclutamiento de plántulas y disposición de recursos en la amazonia occidental	2006	Charles Eliot Timothy Paine
23	El rol de los herbívoros en el mantenimiento de la biodiversidad de los árboles bosques tropicales de las tierras bajas del Parque.	2006	Varum Swamy

Nº	Título del Proyecto	Año	Investigador Principal
24	Diversidad y estudios ecológicos de Mamíferos en el PNM	2006	Víctor Pacheco
25	La Utilidad del ADN barcoding en los estudios tropicales	2006	Kyle Dexter
26	Efectos positivos y negativos de las especies de pecaríes	2006	Harald Beck
27	Efecto de la cacería en la diversidad de árboles en el bosque inundable del sureste del Perú	2005	Gabriela Nuñez Iturri
28	La importancia Relativa de la dispersión y el establecimiento en el reclutamiento de plántulas	2005	Charle Eliot Timothy Paine
29	Efectos positivos y Negativos de las especies pecaríes, <i>Tayassu pecari</i> y <i>Pecari tajacu</i> sobre las comunidades de plantas	2005	Harald Beck
30	Estrategias de Emparejamiento y Territorialidad de los monos maquisapa macho de vientre blanco ( <i>Ateles belzabeth chameck</i> ) en el PNM	2005	Kimberly Nicole Gibson
31	Distribución de árboles Tropicales	2005	Kyle Dexter
32	Dinámica del Crecimiento del Bosque, dispersión de semillas y medida de luz en el PNM	2005	John Terborgh
33	Reclutamiento de plantas y la disponibilidad de recursos en la amazonia occidental	2005	Charles Eliot Timothy Paine
34	El sistema Genético y el comportamiento con respecto a la Visión de color en la población silvestre de <i>Callicebus brunneus</i> , un mono del nuevo mundo	2005	John Bunce
35	Aspecto del uso de fruto de aves	2005	Mercedes Foster
36	Rol de herbívoros en el mantenimiento de la Biodiversidad de los arboles en los bosques tropicales de tierras bajas en el Parque Nacional del Manu.	2005	Varum Swamy

N°	Título del Proyecto	Año	Investigador Principal
37	Regeneración Vegetal tras la muerte extensiva del bambú <i>Guadua sarcocarpa</i> en amazonia del oeste-	2005	Regina Peón
38	Proyecto lobo de rio	2005	Frank Hajek
39	Cochas y la sostenibilidad de lobo de rio ( <i>Pteronura brasiliensis</i> )	2005	Lisa Davenport
40	La Importancia Relativa de la Dispersión y el Establecimiento en el Reclutamiento de las Plantas	2004	Charle Eliot Timothy Paine
41	Investigación sobre la Diversidad de Insectos y su Interrelación con Plantas en el Parque Nacional del Manu	2004	Trond Halvor Larsen
42	Efectos de los Mamíferos Grandes y pequeños en la regeneración de árboles en Bosques de Tierra Baja en el Sur Este del Perú.	2004	Gabriela Nuñez
43	Efectos positivos y negativos de las especies pecarías, <i>Tayassu pecari</i> y <i>Pecari tajacu</i> sobre las comunidades de plantas	2004	Harald Beck
44	Estrategias de Emparejamiento y Territorialidad de los monos maquisapa macho de vientre blanco ( <i>Ateles belzabuth chameck</i> ) en el PNM	2004	Kimberly Nicole Gibson
45	Aspectos espaciales y estructurales de la comunidad de bambú, que promueven la especialización del pájaro de la Amazonia	2004	Daniel Jason Lebbin
46	La demografía de <i>Sanguinus fuscicollis</i> y <i>S. Imperator</i>	2004	Tammy L. Winfelder
47	Herbívora en relación a la elevación: Bosques altos de montaña y bosques de tierras bajas del Parque Nacional del Manu	2004	Kenneth James Felley, María del Carmen Chavez
48	Distribución de árboles Tropicales	2004	Kile Dexter
49	Monitoreo 2004 <i>Cedrela</i> spp	2004	César Flores Negrón

Nº	Título del Proyecto	Año	Investigador Principal
50	El sistema Genético y el comportamiento con respecto a la Visión de color en la población silvestre de <i>Callicebus brunneus</i> , un mono del nuevo mundo	2004	John Bunce
51	Dinámica del Crecimiento del Bosque, dispersión de semillas y medida de luz en el PNM	2004	John Terborgh
52	El rol de los herbívoros en el mantenimiento de la diversidad de los árboles en los bosques tropicales de tierras bajas del PNM"	2004	Varum Swamy
53	Sociedad del Lobo de Rio	2004	Lisa Davenport
54	Proyecto Lobo de rio	2004	Frank Hajek
55	La Ecología Química y el comportamiento en los jardines de Hormigas	2004	Elsa Youngtsteadt
56	Especialización por hábitat y evolución del complejo de palmas <i>Geonoma macrostachys</i> (Arecaceae)	2003	Julissa Roncal
57	Uso del radar de banda "P" para estimación de biomasa de bosque	2003	Reiner zimmerman
58	Ecología de alimentación de lobo de rio <i>Pteronura brasiliensis</i>	2003	Lisa Davenport
59	Dinámica del Crecimiento del Bosque, dispersión de semillas y medida de luz en el PNM	2003	John Terborgh
60	Conservación y ecología del perro de orejas cortas <i>Atelocynus microtis</i> Zona de trabajo Cocha Cashu.	2003	Renata Pereira
61	Hormigas Legionarias y hormigueros obligados: Un estudio de ecología patrones de movimiento espacial y comportamiento en la cuenca amazónica del Perú	2003	Susan Willson Hilman
62	Interacción entre el bambú ( <i>Guadua</i> sp) y las hormigas	2003	Diane W. Davidson

N°	Título del Proyecto	Año	Investigador Principal
63	Estrategias de Emparejamiento y Territorialidad de los monos maquisapa macho de vientre blanco ( <i>Ateles belzebuth chameck</i> )	2003	Kimberly Nicole Gibson
64	Sociedad del Lobo de Río ( <i>Pteronura brasiliensis</i> )	2003	Lisa Davenport
65	La frecuencia de visión tricromática en la población silvestre de <i>Calicebus moloc</i> , un mono del nuevo mundo	2003	John Bunce
66	Efectos de los Mamíferos Grandes y pequeños en la regeneración de árboles en Bosques de Tierra Baja en el Sur Este del Perú.	2003	Gabriela Nuñez
67	La demografía de <i>Sanguinus fuscicollis</i> y <i>Sanguinus imperator</i>	2003	Tammy Windfelder
68	La Importancia Relativa de la Diseminación y el establecimiento de las semillas en la limitación del reclutamiento	2003	Timothy Paine
69	Aspecto del Uso de Frutos por Aves	2003	Mercedes Foster
70	Ecología y Conservación del Perro y orejas cortas	2003	Renata Leite
71	Crisneja un recurso forestal agotable en los poblados nativos de Madre de Dios	2003	Marcela Moreno
72	Ocurrencia de plántulas de <i>Dipterix michranta</i> en el bosque maduro y sucesional	2003	Mónica Romo Reategui
73	Aspecto del uso de frutos de aves	2002	Mercedes S. Foster
74	El efecto de la cacería en la diversidad de árboles en el bosque inundable del Sur este peruano	2002	Gabriela Nuñez Iturri
75	Estudios de Lobo de Río ( <i>Pteronura brasiliensis</i> )	2002	Frank Hajek
76	Ecología de alimentación de Lobo de Río ( <i>Pteronura brasiliensis</i> )	2002	Lisa Davenport
77	Sistema de Reproducción de <i>Crypturellus bartleti</i>	2002	Wendy M. Schelsky

N°	Título del Proyecto	Año	Investigador Principal
78	Estudio comparativo de la ecología de plantas tropicales y sub tropicales	2002	John Terborgh
79	Dinámica del crecimiento de bosques, Dispersión de semillas y medida de la luz en el PNM y RB	2002	John Terborgh
80	Estudios sobre la estructura de la vegetación y biodiversidad	2002	Miles Silman
81	Orquídeas y otras plantas ornamentales promisorias de la RB y PNM	2002	Washington Galiano
82	Dispersión, predación de semillas y regeneración de <i>Dipterix micranta</i>	2002	Mónica Romo R.
83	Consecuencias ecológicas de especialización del forrajear extremo en un bosque tropical inalterado	2002	Susan Willson Hilman
84	Sistema de Reproducción de <i>Crypturellus bartleti</i>	2002	Wendy M. Schelsky
85	Conservación y ecología del perro de orejas cortas <i>Atelocynus microtis</i> Zona de trabajo Cocha Cashu.	2002	Renata Pereira
86	Comunicación vocal de los trompeteros ( <i>sophia leucopter</i> ) contexto de repertorio y referencia funcional	2002	Joseph Tobias
87	Investigación científica de la demografía de <i>Saguinus fuscicollis</i> y <i>S. emperor</i>	2002	Tammy Windfelder
88	Estudio de factibilidad: Ecología y comportamiento social del mono Maquisapa ( <i>Ateles paniscus</i> ) en el PNM	2001	K. Nicole Gibson
89	Estudio de orquídeas y otras plantas ornamentales promisorias de la RBM y el PNM	2001	Washington Galiano (Pro Manu)
90	Dieta, uso del hábitat y censo del Paujil <i>Mitu tuberosa</i> (Cracidae)	2001	Ivan Jimenes, K. Heckhardt, J. Parra G. Londoña.
91	Comunidades de pequeños mamíferos de Cocha Cashu, PNM-Perú	2001	H. Beck King

N°	Título del Proyecto	Año	Investigador Principal
92	Sistema de Reproducción de <i>Crypturellus bartletti</i>	2001	Wendy M. Schelsky
93	Distribución especializada del género <i>Geonoma</i> (Arecaceae) en un Bosque Tropical Iluvioso Peruano	2001	Julissa Roncal Calderón
94	Efectos de la pérdida de agentes dispersores en la regeneración de bosques tropicales, EBCC	2001	Gabriela Nuñez
95	Los patrones de dispersión de semillas y la regeneración de plántulas y arbolitos en <i>Virola calophylla</i> (Myristicaceae)	2001	Sabrina Russo
96	Conservación y ecología del perro de orejas cortas <i>Atelocynus microtis</i> Zona de trabajo Cocha Cashu.	2001	Renata Pereira
97	Ecología de alimentación del lobo de Río <i>Pteronura brasiliensis</i> , Zona de trabajo Cocha Cashu.	2001	Lisa Davenport
98	Dinámica y crecimiento de Bosques, dispersión de semillas y medidas de luz, PNM y RBM	2001	John Terborgh
99	Dispersión, reclutamiento e historia de vida de árboles tropicales en la EBCC	2001	Miles Silman
100	Proyecto trompeteros	2001	Natalie Seddon
101	Estudio de las hormigas y sus relaciones con plantas e insectos,	2001	Diane Davidson
102	Proyecto lobo "estudio de las cochas del PNM	2001	Frank Hajek
103	Comportamiento social del mono maquisapa <i>Ateles paniscus</i> Zona de trabajo Cocha Cashu.	2001	Kymerly Nicole Gibson
104	Las consecuencias ecológicas de la especialización de forrajear extremo en un bosque tropical inalterado	2001	Susan Willson Hillman
105	Crisneja un recurso forestal agotable en los pobladores nativos de Madre de Dios	2000	Marcela Moreno
106	Percepción de colores en visión de picaflores	2000	Douglas L. Altshuler

Nº	Título del Proyecto	Año	Investigador Principal
107	Dispersión, reclutamiento e historia de vida en árboles tropicales	2000	Miles Silman
108	Inventario de plantas trepadoras en relación con la diversidad de los árboles, en el sector bajo de la cuenca del río Manu	2000	Robyn Burnham
109	Éxito de las dispersiones de semillas y el establecimiento de plántulas de un árbol de <i>Virola calophylla</i>	2000	Sabrina Russo
110	Comunidades de Pequeños Mamíferos de Cocha Cashu - PNM	2000	Harold Beck-King
111	Conservación y ecología del perro de orejas cortas <i>Atelocynus microtis</i>	2000	Renata Leite
112	Estudio de las hormigas y su relación con plantas e insectos	2000	Diane Davidson
113	Dispersión, prefeción de semillas y regeneración de <i>Dypterix micranta</i>	2000	Mónica Romo
114	Estudios sobre lobo de río	2000	Frank Hajek
115	Ecología de alimentación de lobo de río <i>Pteronura brasiliensis</i> PNM	2000	Lisa Davenport
116	Dinámica y crecimiento de Bosques dispersión de semillas y medidas de luz PNM	2000	John Terborgh
117	Las consecuencias ecológicas de la especialización de forrajear extremo en un bosque tropical inalterado	2000	Susan Willson Hillman
118	Comparación de la Ecología de Dispersión por Árboles Generalistas y Especialistas en un Bosque Tropical	2000	Gabriela Nuñez Iturri



A close-up, black and white photograph of a metallic surface, possibly a blade or a piece of machinery. The surface is highly reflective and shows fine, parallel lines, suggesting a polished or machined texture. A dark, diagonal shadow or crease runs across the upper portion of the frame, creating a strong sense of depth and perspective. The lighting is dramatic, highlighting the metallic sheen and the intricate details of the surface.

**5**

**AUTORES**

## AGUSTÍN MISHAJA

Miembro de la Comunidad Nativa de Infierno, vecina de la Reserva Nacional Tambopata. Trabaja con el Centro de Investigación de Tambopata como guía y botánico. Agustín participo en el documental “Candamo, la última tierra sin hombres”.

## ALAN LIEBERMAN

Trabajó para el programa del Smithsonian-Cuerpo de Paz del Medio Ambiente en Colombia (1977-1981). Entre 1984 y 1986, estableció un Centro de Datos para la Conservación en Cali, Colombia, para The Nature Conservancy-Programa Internacional. Entre 1993 y 2000, manejó el Programa de Conservación de Aves Amenazadas de Hawai como parte del Peregrine Fund. Ha tenido varios cargos en el Zoológico de San Diego, incluyendo curador de aves, curador de reptiles y recientemente, fue nombrado director de Programas de Conservación Regional en el Instituto de la Investigación para la Conservación del Zoológico de San Diego. Actualmente, actúa como asesor del equipo de gestión de la Estación Biológica de Cocha Cashu. E-mail: alieberman@sandiegozoo.org

## ALEXANDER DAMIÁN PARIZACA

Es Bachiller en Ciencias con especialidad en Biología por la Universidad Peruana Cayetano Heredia (2012-Lima) con estudios en temas de Conservación, Biodiversidad, Ecología y Botánica. Ganador de la beca Taylor a cargo del Missouri Botanical Garden, sede Oxapampa, Pasco. Actualmente se desempeña como investigador asociado en el laboratorio de Cultivo in vitro de tejidos vegetales (LID-UPCH) y como consultor ambiental en el área de flora y vegetación en distintos proyectos de selva y sierra del Perú. E-mail: adporchid@gmail.com

## AMANDA DE LA TORRE

A lo largo de su labor científica, (IngFor, BsC, MsC, PhD) se ha especializado en los campos de la genética, genómica y biología evolutiva de árboles. Durante su maestría en la Universidad Agraria la Molina, estudió la diversidad genética de *Cedrela odorata* en el Manu. Realizó su tesis de doctorado en la UBC (University of British Columbia) en Canadá, estudiando el flujo de genes, diversidad y adaptación de *Picea glauca* y *P. engelmannii*. Trabaja en el departamento de Ecología y Ciencias Ambientales en la Universidad de Umea en Suecia. E-mail: amandarodltd@gmail.com

## ANA CRISTINA PALMA

Estudiante de doctorado en la Universidad James Cook (Australia), e investigadora asociada del Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena (CIEM) y de la

Fundación Proyecto Primates. Tiene experiencia en socioecología de primates y dispersión de semillas. Actualmente investiga procesos que pueden influir el éxito de semillas y plántulas en diferentes ecosistemas. E-mail: anacpalma@gmail.com

### **ANDREW J. HALLIDAY**

Es editor independiente de publicaciones académicas en el ámbito de las ciencias naturales y sociales. Tiene un postgrado en el manejo de paisajes protegidos. Entre 1989 y 2001 trabajó como coordinador de proyectos integrados de conservación y desarrollo en Ecuador y Perú. Entre 2004 y 2013 fue profesor asociado en el programa Ambiente, Desarrollo y Estudios Internacionales de la Open University, UK. E-mail: andrewhalliday2001@yahoo.co.uk

### **ARUNINA SEN**

Es una estudiante india, que actualmente opta por su PhD en la Universidad de Pensilvania. Aunque es una apasionada de las hormigas legionarias, ella estudia también corrientes hidrotermales en aguas profundas, pero espera regresar a la investigación de hormigas en algún momento. Está interesada en conservación y educación, y sueña con regresar a Perú para perseguir estos intereses. E-mail: borshusen@gmail.com

### **BENEDICTO BACA ROSADO**

Es MSc. Biólogo y Docente Principal en la Universidad Nacional de San Antonio Abad del Cusco-Perú (sede Puerto Maldonado). Es especialista en manejo de fauna silvestre y acuática, y actualmente trabaja en las áreas de Biología, Ecología, Zoología y Entomología. Ha producido 25 publicaciones entre libros y artículos. Es candidato a Doctor en Ciencias Biológicas (UNMSM-Perú), y en Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible (UNFVR-Perú). Tiene experiencia profesional en Manu en el Proyecto Caimanes en la Estación Biológica de Cocha Cashu. Fue asistente de investigación en el Proyecto de Guacamayos (Wildlife Conservation International). Fue Investigador del Proyecto Bioecología de Ramphastidos (Tucanes) en el Manu. E-mail: cires\_animal77@hotmail.com

### **BRUCE LARSON**

Es un investigador enfocado en diversas áreas: estudios básicos en stand dynamics (especialmente el desarrollo de patrones de asociaciones de especies mixtas y efectos de densidad en asociaciones monoespecíficas), silvicultura (especialmente temas de economía y biodiversidad), y manejo de bosques (especialmente certificación de bosques). Bruce es profesor de la FRBC Chair of Silviculture, en la Universidad de la Columbia Británica. E-mail: bruce.larson@ubc.ca

### **CARLOS ARÉVALO COBA**

Con formación de profesor, Carlos trabajó siete años en el sureste peruano como educador en diferentes centros educativos nacionales y en el programa de capacitación docente del Ministerio de Educación. Entre 2003 y 2009 trabajó con la Sociedad Zoológica de Frankfurt, primero coordinando el área de educación ambiental y en los últimos cuatro años como coordinador de capacitación. Apoyó con el desarrollo de la Estrategia y Plan de Capacitación del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SINANPE) y tuvo a su cargo la implementación del Nodo Sur de Capacitación. Desde 2008, colabora como capacitador con el equipo de la Universidad Estatal de Colorado. Carlos obtuvo su Licenciatura en Pedagogía y su Maestría en Psicopedagogía en la Universidad Marcelino Champagnat, Lima. E-mail: carlos.arevalo@seperu.org

### **CARLOS LAZO GAGO**

Especialista en Sistemas de Gestión de Calidad y Ambiental, y tiene un Bachiller en Ingeniería Forestal con experiencia en desarrollo rural para organizaciones de pequeños productores de café y cacao. Desarrolla proyectos de reforestación y captura de carbono como alternativas a la agricultura migratoria y cultivos ilícitos. Además es especialista en circuitos cortos de comercialización en café y cacao. E-mail: carlos\_lzg@hotmail.com

### **CÉSAR F. FLORES NEGRÓN**

Es investigador de bosques tropicales y trabaja en Cocha Cashu desde 1986, primero como asistente de investigación y luego como investigador principal en proyectos ligados a regeneración de bosques, suelos tropicales, palmeras y recientemente en eco-hidrología. Actualmente, es director de Programa de la Estación Biológica de Cocha Cashu. Posee una maestría en Ciencias del Bosque (Universidad de Yale), es ingeniero forestal y está culminando su trabajo doctoral en estudio de cedros tropicales. E-mail: cflores@gmail.com

### **CÉSAR I. A. VELA**

Consultor particular para los diferentes proyectos de investigación de ecología y de desarrollo sostenible en la amazonia peruana. Ha trabajado con los pobladores locales de la amazonia en los diversos proyectos de desarrollo sostenible por parte del gobierno peruano. También ha participado en varios proyectos de investigación sobre ecología tropical, cambio climático y de manejo de recursos naturales para instituciones no gubernamentales. E-mail: velacaesar@yahoo.com

### **C.E. TIMOTHY PAINE**

Es lector en la Universidad de Stirling. Ha trabajado en la EBCC desde 1999, enfocado en los mecanismos que generan la estructura de la comunidad entre plántulas. Su investigación incluye la población y la comunidad ecológica de bosques tropicales. Una pregunta de particular interés tiene que ver con cómo la variación en el desempeño individual influye en la demografía, y en consecuencia, en el ensamble y dinámicas de la comunidad. E-mail: [cetpaine@gmail.com](mailto:cetpaine@gmail.com)

### **CLAUDIA BOURONCLE SEOANE**

Tiene un MSc en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), y 22 años de experiencia en la planificación, monitoreo y autoevaluación de proyectos de conservación, principalmente con ProNaturaleza en Perú y CATIE. Su trabajo en Mesoamérica incluye proyectos y programas en forestería, agroforestería, agricultura, manejo de cuencas y adaptación al cambio climático. Fue coordinadora ejecutiva de la Maestría en Práctica del Desarrollo del CATIE y actualmente es investigadora del Programa de Cambio Climático y Cuencas de la misma institución. E-mail: [cbouron@catie.ac.cr](mailto:cbouron@catie.ac.cr)

### **DOUGLAS W. YU**

Es lector en Biología de la Conservación en la Universidad de East Anglia (Norwich, Reino Unido), e investigador principal en el Instituto Kunming de Zoología (Kunming, China). Ha trabajado en Madre de Dios desde 1991 en una variedad de temas, incluyendo simbiosis entre hormigas y plantas, ecología especial, ecoturismo, etnoecología y etnozooloía, así como caza de carne Silvestre. Sus intereses actuales se sitúan entre game theory models de la evolución del mutualismo, y el uso de metabarcoding para censos de biodiversidad a gran escala. E-mail: [dougwyu@gmail.com](mailto:dougwyu@gmail.com)

### **EDWIN QUISPE**

Ha sido promotor del Centro de Investigación y Capacitación Río Los Amigos entre 2004 y 2011. Tiene interés en botánica y ecología en general.

### **FABIOLA PARRA RONDINEL**

Investigadora asociada en el Centro de Investigaciones en Zonas Áridas. Ella hizo su doctorado en la Universidad Nacional de México, con el tema de domesticación y distribución de la variabilidad genética de *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) en México. Es especialista en investigación sobre

conservación y manejo in situ de recursos genéticos, conservación de ecosistemas naturales, agro ecosistemas y conocimientos tradicionales, con énfasis en zonas áridas y semi-áridas. E-mail: fparra2@gmail.com

### **FERNANDO CORNEJO-VALVERDE**

Es un investigador asociado y botánico de campo para los Andes y el Programa de Biodiversidad Amazónica. Ha publicado numerosos artículos científicos como resultado de 20 años de estudio en bosques tropicales, incluyendo cuatro años de investigación en Panamá. Sus intereses son la ecología y botánica de bosques tropicales, así como la conservación, el uso sostenible y el manejo de recursos naturales. Uno de sus proyectos recientes más importantes involucró estudios de biología y economía de la castaña (*Bertholettia excelsa*, Lecythidaceae) en Madre de Dios, Perú. E-mail: fcornejo@brit.org

### **FIONA A. WILKINSON**

Trabaja en el Museo Nacional de Historia Natural en Washington, D.C. Tiene un posgrado en Artes y las Ciencias Interdisciplinarias y sigue incorporando la biología, la fotografía, y el cine en todos de sus proyectos. Durante los últimos 15 años, ha estudiado y publicado varios manuscritos sobre la ecología reproductiva de varios chotacabras neotropicales, así como diversos artículos sobre otros taxa (reptiles, insectos, mamíferos). E-mail: fionaalexis@yahoo.com

### **FRANK HAJEK**

Estableció Servicios Ecosistémicos Perú (SePerú) en 2009, con la aspiración de fortalecer el capital social para esquemas de servicios ecosistémicos en Perú y así conservar el capital natural de nuestro país. Es responsable de manejar las alianzas de trabajo de SePerú y de facilitar el desarrollo estratégico de la organización. Ha trabajado como ingeniero ambiental con Shell en Holanda (1994-1998), como coordinador nacional para la Sociedad Zoológica de Francfort en Perú (1999-2006), asesor principal de la Autoridad Nacional de Fauna de Zambia (2006-2008) y Coordinador del Grupo de Trabajo de Servicios Ecosistémicos de la Universidad de Oxford (2008-2009) en el Reino Unido. Tiene una Maestría en Ingeniería de Imperial College, Londres, y un MBA de la Escuela de Negocios Said de la Universidad de Oxford. E-mail: frank.hajek@seperu.org

### **GLENN H. SHEPARD JR.**

Trabaja con etnobotánica y ecología humana entre grupos indígenas de diversos países, especialmente en la Amazonía. Inició sus investigaciones con las comunidades nativas del Parque Nacional del Manu en 1986, bajo la supervisión de Profesor John Terborgh. Terminó su doctorado

en Antropología Médica en la Universidad de California, Berkeley en 1999. Actualmente es curador en etnología en el Museu Paraense Emílio Goeldi en Belém y profesor en los programas de posgrado en Ecología de la Universidad de São Paulo (USP) y del Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) en Manaus. Mantiene un blog con noticias y informaciones actualizadas sobre sus investigaciones, “Notes from the Ethnoground” <http://ethnoground.blogspot.com>. E-mail: [gshepardjr@gmail.com](mailto:gshepardjr@gmail.com)

### **INÉS NOLE BAZÁN**

Es médico veterinario, egresada de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Ha estado involucrada en proyectos de investigación en el Parque Nacional del Manu, participando en proyectos de estudio de monos tocones, pichicos, lobos de río y gansos del Orinoco. Su proyecto de tesis de grado fue un estudio comparado de parásitos en Cocha Cashu y CICRA en los monos tocones. Actualmente sigue participando en estudios en Cocha Cashu con los gansos del Orinoco y en Tahuamanu con el Callimico de Goeldi. E-mail: [inesnole@hotmail.com](mailto:inesnole@hotmail.com) hormigas legionarias. E-mail: [phlegopsis@gmail.com](mailto:phlegopsis@gmail.com)

### **IVAN P. RAMLER**

Es profesor asistente de Estadística en la Universidad St. Lawrence. Tiene un PhD en Estadística por la Universidad de Iowa (2008). Cuenta con un amplio rango de intereses incluido el trabajo colaborativo con investigadores en ciencias biológicas, desarrollando algoritmos de agrupamiento, y formas innovadoras para atraer estudiantes a la investigación estadística. E-mail: [iramler@stlawu.edu](mailto:iramler@stlawu.edu)

### **JAVIER L. DOMINGUEZ**

Estudió forestaría en la Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM). Obtuvo una Maestría en Forestaría de la Universidad de Yale en 1994 y el título profesional de Ingeniero Forestal de la UNALM en 1995. Ha trabajado en la Amazonía peruana por más de nueve años realizando investigación, consultoría, estudios de impacto ambiental, y evaluaciones socioeconómicas de comunidades en y alrededor de áreas naturales protegidas. E-mail: [javier.dominguez@dominguestein.com](mailto:javier.dominguez@dominguestein.com)

### **JEAN PAUL LATORRE FARFAN**

Botánico, interesado en ecología vegetal. Ha participado en proyectos de inventarios, dinámica y regeneración en los bosques nublados y amazónicos del sur-este peruano. Actualmente su interés se centra en la asesoría a estudiantes de pre-grado en el diseño de estudios de campo en ecología y análisis de datos. Desde el 2008 viene implementando y monitoreando dos iniciativas de Restauración Ecológica en los bosques nublados de Qosñipata -

Paucartambo (Reserva Ecológica Chontachaka) y del valle de Luccumayo - La convención (Pacha Conservancy Project) del departamento del Cusco. E-mail: [jplatorrefarfan@gmail.com](mailto:jplatorrefarfan@gmail.com)

### **JESSICA GROENENDIJK**

Fue colíder por siete años del Proyecto Lobo de Río de la Sociedad Zoológica de Francfort, ejecutando actividades de investigación aplicada y de conservación para esta especie en peligro de extinción en las áreas protegidas de la región de Madre de Dios, en estrecha colaboración con otros ONGs, la población local y operadores turísticos. Tiene una licenciatura en Biología por el Imperial College, Universidad de Londres; y una Maestría en Gestión de Recursos Acuáticos por el King's College, Universidad de Londres. Actualmente es la Coordinadora de Educación y Difusión de la Estación Biológica de Cocha Cashu y es visitante académico en WILDCRU (Wildlife Conservation and Research Unit), Universidad de Oxford. E-mail: [jessica.groenendijk@gmail.com](mailto:jessica.groenendijk@gmail.com)

### **JOHN W. TERBORGH**

Es profesor de investigación en la universidad de Duke, Durham, Carolina del Norte. Ha sido encargado de la EBCC entre 1973 y 2011. Durante este largo periodo, el ha realizado una variedad de investigaciones tratando de primates, aves, felinos, cerdos de monte, sucesión primaria y dinámica de arboles. El enfoque actual de sus investigaciones son las interacciones entre plantas y animales. E-mail: [manu@duke.edu](mailto:manu@duke.edu)

### **JOSÉ CARLOS NIETO NAVARRETE**

Es ingeniero agrónomo y es jefe del Parque Nacional del Manu, con experiencia de más de ocho años en gestión de áreas naturales protegidas del sur del Perú, como la Reserva Nacional Tambopata, Parque Nacional Bahuaja-Sonene y el Santuario Histórico de Machu Picchu. E-mail: [jnieto@sernanp.gob.pe](mailto:jnieto@sernanp.gob.pe)

### **JUAN CARLOS LARA RIVAS**

Es estudiante de maestría en la Universidad de Valladolid (España) y la Universidad Nacional Agraria La Molina (Perú). Tiene experiencia en ecosistemas tropicales de la región Madre de Dios, en líneas de investigación en ecología tropical, monitoreo de áreas naturales protegidas y sus zonas de amortiguamiento, agroforestería y manejo forestal sostenible. Actualmente investiga la relación entre la estructura y diversidad de los bosques de Tambopata y la diversidad de fauna asociada. E-mail: [j.c.larar@gmail.com](mailto:j.c.larar@gmail.com)

### **JUAN J. CHILLIHUANI CORONADO**

Colaborador del Proyecto de investigación “Estudio de los efectos de la caza de los vertebrados frugívoros sobre la dispersión de semillas y regeneración del bosque por el largo plazo en la cuenca del río Madre De Dios”. Esta ejerciendo varios tipos de Investigaciones relacionado a la Ecología de los bosques de la Región Madre de Dios, como por ejemplo el proyecto de Educación ambiental no formal con estudiantes de colegios y Universidades y su influencia en el mejoramiento de la conciencia ecológica. Es investigador asociado de la ONG Inkaterra Asociación y esta realizando la investigación con mira a la Docencia Universitaria de su región. E-mail: yoset\_008@hotmail.com, jplatorrefarfan@gmail.com

### **JULIA OHL-SCHACHERER**

Trabajó en el Parque Nacional del Manu entre 2000 y 2005. Primero se desempeñó en el proyecto FANPE (Fortalecimiento del Sistema Nacional de Areas Naturales Protegidas por el Estado de INRENA y GTZ), y luego en un proyecto de la Universidad de Norwich en Gran Bretaña. Los dos proyectos se dedicaron a los Matsigenka, en Tayakome y Yomibato. Hoy, trabaja en un Parque Nacional en Alemania. E-mail: juliaohl@gmx.de

### **KYLE G. DEXTER**

Antes de ingresar a la escuela de posgrado, trabajó durante ocho meses en Cocha Cashu, manejando la estación biológica y las investigaciones de John Terborgh. Luego, hizo su doctorado en la Universidad de Duke con Terborgh y Cliff Cunningham. Él realizó las investigaciones para su tesis en Madre de Dios, incluido Cocha Cashu. Después de terminar su tesis, viajó a Francia para realizar un posdoctorado, haciendo trabajo del campo en las Guyanas. Hoy, Kyle es profesor en la Universidad de Edimburgo (Escocia), mientras continua investigando los bosques tropicales en el Perú, Bolivia, Brasil y las Guyanas. E-mail: kgdexter@gmail.com

### **LISA C. DAVENPORT**

Tiene un PhD en Biología por la Universidad de Carolina del Norte, en Chapel Hill. Su interés primario está en comportamiento animal, ecología tropical, conservación de especies raras, ecoturismo, y el manejo de áreas protegidas y zonas silvestres para la conservación. Ha conducido investigaciones o consultorías en muchos países, incluyendo Perú, Tanzania, Gabón, Bolivia y Venezuela. E-mail: ldavenport@parkswatch.org

### **MANUEL A. RÍOS**

Es ingeniero forestal, MSc. Es profesor en la Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM) desde 1970, y ha sido consultor para el Banco Mundial, el UNDP, la FIDA, la CAN, la Comisión de Ecología del Senado Boliviano, FAO, PROFONANPE, la Escuela Superior de Negocios (ESAN), entre otros. Ha sido Decano en la Facultad de Ciencias Forestales de la UNALM entre 1993 y 1996 y Director del Centro de Datos para la Conservación (CDC) de la UNALM de 1983 hasta 1998. Es fundador y actualmente Presidente de la Junta de Administración de la Fundación Peruana para la Conservación de la Naturaleza (Pro-Naturaleza) y miembro del Directorio de la Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica (ACCA). E-mail: mar@lamolina.edu.pe

### **MARC J. DOUROJEANNI**

Ha sido decano y es Profesor Emerito de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional Agraria La Molina (Perú), vicepresidente de la UICN y de la Comisión Mundial de Áreas Protegidas, asesor *senior* del Banco Mundial, así como director general forestal del Perú. Fue, además, el primer jefe de la División Ambiental del Banco Interamericano de Desarrollo (BID) y presidente fundador de ProNaturaleza. Es autor de 15 libros. E-mail: marc.dourojeanni@gmail.com

### **MARK S. ASHTON**

Conduce investigaciones sobre los procesos biológicos y físicos que gobiernan la regeneración natural de los bosques y la creación de sus análogos agroforestales. Sus hallazgos tienen implicancias teóricas para comprender el mantenimiento de la diversidad de especies de árboles en ecosistemas forestales y la adaptabilidad de los bosques al cambio climático. Los resultados de su investigación han sido aplicados al desarrollo y testeo de técnicas de silvicultura para la restauración de tierras degradadas y para el manejo de bosques naturales para una variedad de productos maderables y no maderables. E-mail: mark.ashton@yale.edu

### **MARTHA J. GROOM**

Es profesora de Ecología y Conservación en la Universidad de Washington (Bothell), y de Estudios Ambientales en la Universidad de Washington (Seattle). Su experiencia en investigación abarca las áreas de población y ecología de comunidades, sobre todo en aplicaciones para el desarrollo sostenible y la conservación de la biodiversidad. Ha participado activamente en la elaboración de materiales curriculares, incluyendo el libro *Principles of Conservation Biology*,

publicado por Sinauer Associates. En los próximos años, espera llevar cursos de campo al Manu, y una vez más observar a las aves de las playas. E-mail: groom@u.washington.edu

### **MAURICIO HERRERA HURTADO**

Es estudiante de Maestría en la Escuela Militar de Ingeniería, y se desempeña como investigador asociado al Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado en Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Ha trabajado para varias instituciones de Conservación en Bolivia principalmente con aves. Fue coordinador del Programa Paraba Barba Azul (*Ara glaucogularis*) durante ocho años, donde implementó varias estrategias para la conservación de esta especie y su hábitat. Ha publicado varios artículos sobre comercio ilegal de fauna y aves en general. E-mail: araglaucogularis@hotmail.com, mherrera@museonoelkempff.org.

### **M. ÚRSULA VALDEZ**

Es docente en el programa de Ciencias Ambientales de la Universidad de Washington y directora del Centro de Conservación, Ciencia y Educación Tambopata. Obtuvo su título de Bióloga en la Universidad Nacional Agraria La Molina y luego hizo su maestría en North Carolina State University y su doctorado en la Universidad de Washington. Ha realizado investigaciones sobre la ecología de aves en el trópico y enseña ecología tropical, biología de la conservación, sostenibilidad, ornitología y cursos de campo. E-mail: uvaldez@uw.edu

### **NANCY CARLO ERAZO**

Es médico veterinario con especialidad en Conservación de Fauna Silvestre y Msc(c) de Zoología. Ha participado en diversos proyectos de investigación sobre manejo y conservación de fauna silvestre como la captura de pistacidos y quirópteros para evaluar su estado de salud. En la actualidad se desempeña en el área de Medicina de la Conservación del Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI) y como docente de Pre-grado de Medicina Veterinaria. E-mail: nancycriss@gmail.com

### **PABLO R. STEVENSON**

Profesor asociado de la Universidad de Los Andes (Colombia), director del Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena (CIEM) y del Laboratorio de Ecología de Bosques Tropicales y Primatología (LEBTYP). Tiene experiencia en investigación ecológica con miras a la conservación de ecosistemas naturales, particularmente en interacciones interespecíficas y la forma en que estas regulan los patrones de distribución y abundancia de las especies. E-mail: pstevens@uniandes.edu.co

### **PATRICIA C. ÁLVAREZ-LOAYZA**

Cuenta con 13 años de experiencia trabajando en la EBCC, y 15 años trabajando en bosques tropicales, la mayoría de ellos enfocada en semillas, plántulas y patógenos de plantas. Actualmente es jefa de proyecto de TEAM-CI, Parque Nacional del Manu, así como Investigadora Asociada y consultora de la Universidad de Duke. E-mail: alvar.patricia@gmail.com, pcaz@duke.edu

### **PATRICIO ZANABRIA VIZCARRA**

Es ingeniero forestal con experiencia de 13 años en forestaría social con comunidades nativas y campesinas ribereñas de la Amazonía peruana. Es especialista en procesos de diseño e implementación de gestión y manejo de recursos naturales en bosques comunales, ordenamiento territorial, y planes de manejo y transformación primaria tanto de productos forestales maderables como de los diferentes a la madera. E-mail: patricio.zanabria@seperu.org

### **PEDRO GAMBOA MOQUILLAZA**

Es abogado de la Universidad de Lima, con estudios de Maestría en Derecho con Mención en Derecho Civil y Comercial de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Cuenta con casi 20 años de experiencia en gestión y gerencia pública, áreas naturales protegidas y defensa procesal. También es docente de la Unidad de Postgrado de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos y otras casas de estudios. Actualmente, ocupa el cargo de Jefe y Presidente del Consejo Directivo del Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado-SERNANP. Ha sido también Secretario General, Coordinador del Proyecto SINANPE II y Asesor Legal del Programa Machu Picchu en dicha Institución, desde el año 2000. E-mail: pgamboa@sernanp.gob.pe

### **RAQUEL OREJAS**

Es coordinadora de proyectos en Nature Services Peru. Previamente, formó parte del equipo en Ecosystem Marketplace, Terra Global Capital LLC y el Verified Carbon Standards Association (VCS) en Washington D.C. (2010-2012). Mientras hacía la maestría en SAIS, Johns Hopkins, colaboró con el International Finance Corporation (IFC) de Sao Paulo en proyectos de la Amazonía Brasileña. Entre los años 2006 y 2009 hizo trabajo de campo en Guatemala y El Salvador en temas de microfinanzas y desarrollo agrícola sostenible. E-mail: raquel.orejas@natureservicesperu.com

### **RICHARD SHARP**

Es el desarrollador de software líder en el Natural Capital Project, un think-tank que asocia a la Universidad de Stanford, la Universidad de Minnesota, el World

Wildlife Fund y the Nature Conservancy. Allí, desarrolla software para apoyar el planeamiento y la valoración de los servicios ecosistémicos. Anteriormente, fue profesor asistente de ciencias informáticas en la Universidad St. Lawrence y obtuvo su PhD en ciencias informáticas por la Universidad de Ohio. Sus intereses incluyen desarrollo de software para aplicaciones de ciencias naturales, aplicaciones de alta performance, cloud computing y visualización científica. E-mail: richpsharp@gmail.com

### **RONALD R. SWAISGOOD**

Trabaja en el San Diego Zoo Global como el Director del Departamento de Ecología Animal Aplicada. También dirige la Unidad de Conservación de Panda Gigante y es Director General Científico de la Estación Biológica de Cocha Cashu. Ron obtuvo una licenciatura de la Universidad de Carolina del Norte en Chapel Hill y un doctorado en comportamiento animal de la Universidad de California en Davis. Su experiencia de investigación se centra en el uso de la teoría ecológica y de comportamiento para abordar las cuestiones críticas de conservación, usando la ciencia como una herramienta para la mejora del gestión de la conservación, y con la mayoría de sus proyectos enfocados en la conservación de especies en un contexto más amplio del ecosistema. E-mail: rswaisgood@sandiegozoo.org

### **RONALD CATPO VELÁSQUEZ**

Ingeniero forestal egresado de la Universidad Nacional Agraria La Molina, con maestría en Conservación de Recursos Forestales. Cuenta con más de 15 años de experiencia de trabajo de campo en el Perú. Ha trabajado en el IMA de Cusco y con las ONGs ProNaturaleza y Conservación Internacional, así como en el Proyecto ProManu, en la Intendencia de Áreas Naturales Protegidas del INRENA, y en la DGASA del Ministerio de Transportes. Actualmente trabaja en la Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica-ACCA, como director de Áreas para la Conservación y Fortalecimiento Institucional. E-mail: rcatpo@conservacionamazonica.org

### **SUSAN K. WILLSON**

Es profesora asistente de Biología en St. Lawrence University, New York. Sus estudios doctorales en la Universidad de Missouri-Columbia, examinaron la ecología comportamental, de población, y comunidad de aves que forrajean con las hormigas legionarias en el Parque Nacional del Manu. Su trabajo con las aves le empujó a ser un experto en la ecología espacial y comportamental de las colonias de de hormigas legionarias. E-mail: phlegopsis@gmail.com

**TAAL LEVI**

Es un ecólogo cuantitativo de vida silvestre y biólogo de conservación. Trabaja con frecuencia en problemas aplicados que abordan el interfaz de los sistemas humano y natural. Es Investigador Asociado de Posdoctorado de la Fundación Nacional de Ciencias, con base en la Universidad de Florida y el Instituto Cary de Estudios del Ecosistema. E-mail: [thetaaltree@gmail.com](mailto:thetaaltree@gmail.com)

**VARUN SWAMY**

Es Bullard Fellow in Forest Research en la Universidad de Harvard. También tiene el puesto de Research Associate en el Center for Tropical Conservation de la Universidad de Duke University; y otra afiliación como Research Fellow con el San Diego Zoo Institute for Conservation Research. Tiene 10 años de experiencia en hacer investigaciones ecológicas en bosques tropicales, principalmente en la cuenca del río Madre de Dios en el Perú. El tema principal de sus investigaciones es el rol de interacciones entre plantas y animales sobre la dinámica de regeneración en bosques tropicales y el impacto de corto y largo plazo de la eliminación de vertebrados grandes por caza sobre el futuro de bosques tropicales. E-mail: [vs12@duke.edu](mailto:vs12@duke.edu), [varunswamy@gmail.com](mailto:varunswamy@gmail.com)

## AGRADECIMIENTOS

El Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas y San Diego Zoo Global Peru quisiéramos agradecer todos los autores por contribuir sus manuscritos y por hacer de este volumen un valioso aporte a la investigación y conservación de la biodiversidad de Madre de Dios.

Este libro no hubiera sido publicado sin la asistencia y dedicación de Gabriel Herrera, Rebeca Vargas y Walter Wust de Wust Ediciones, y de Antonio Tovar del Centro de Datos para la Conservación, en la Universidad Nacional Agraria la Molina. Miles de gracias a ellos por aceptar este reto y por su voluntad y paciencia.

Agradecemos también el apoyo técnico de San Diego Zoo Global, y el financiamiento de la Fundación de Gordon y Betty Moore y de las familias Condon, Resch, y Karp.



# REPORTE MANU

## 2013

Para celebrar el primer centenario del departamento de Madre de Dios, el 40 aniversario del Parque Nacional del Manu, así como una nueva era en el manejo de la Estación Biológica de Cocha Cashu, SERNANP y San Diego Zoo Global Peru presentan con orgullo el Reporte Manu 2013: Pasión por la Investigación en la Amazonía Peruana.

Este obra es un resumen de los resultados de las investigaciones científicas realizadas en el ámbito de la Reserva de Biosfera del Manu, tanto en los aspectos biológicos como sociales.

Esperamos que el Reporte Manu 2013 sea de gran valor para la gente que habita el Manu, para la ciencia y la comunidad conservacionista peruana, así como para los investigadores de todo el mundo.

