

MAG-B

R643

C-1

**EL "SINDROME DEL BOSQUE VACIO"**  
**¿ES UN FENOMENO RECURRENTE EN LOS BOSQUES NEOTROPICALES?**

Tesis  
entregada a la  
Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de  
Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

ALEJANDRA IRENE ROLDAN FLORES

Septiembre de 1997



Director de tesis: Dr. Javier A. Simonetti

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la comisión de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de  
Magister presentada por la candidata

Alejandra Irene Roldán Flores

ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de Tesis como requisito de tesis  
para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

Director de tesis:

Dr. Javier A. Simonetti

.....

Comisión de evaluación de tesis:

Dr. Juan J. Armesto

.....

Dr. Ramiro Bustamante

.....

Dr. Pedro Cattán

.....

*A los Chimane de 08,  
por que observándolos  
conocí lo que uno pierde  
al vivir en la  
"sociedad moderna".*

## AGRADECIMIENTOS

Escribir esta página trae a mi mente numerosas imágenes de personas y vivencias. No quiero preocuparme acerca de a quien "debo" agradecer primero, por que eso le restaría valor a cada entrega recibida. Por eso, en este caso, el orden "no" tiene importancia.

Esta tesis fue dedicada a los Chimane de la comunidad de 08, a quienes también debo agradecer profundamente el haberme transmitido información muy valiosa que ayudó a interpretar los resultados de esta tesis. También quiero agradecerles el haberme permitido alojar en sus viviendas, su hospitalidad y su colaboración.

Quiero especialmente agradecer a los dos guías que me acompañaron en el campo: Cecilio y Don Marcial, ellos fueron mis ojos y mis oídos en el bosque.

Mi tutor, Dr. J. Simonetti, fue mi guía en el plano intelectual, y estuvo siempre estimulándome a dar más.

Gracias al financiamiento otorgado por la Red Latinoamericana de Botánica pude realizar mis estudios de Postgrado (Beca 94-M2) y cubrir parte de los gastos del trabajo de campo (Beca 96-SP1). La beca otorgada por el Departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile también aportó para cubrir gastos de campo (Beca PG-073/96).

La comisión revisora de la tesis fue entusiasta y me ayudó a clarificar y definir muchas ideas.

guardaparques, el Choco, el gordo Vaca, Doña Rosita y Don Walter. También a las personas de la Comunidad el Totaizal que colaboraron transportando el carretón.

Gracias a la generosa ayuda de Rosi Michel , Mónica Moraes, Ramiro López, Renate Seidel y Luis Rea del Herbario Nacional de Bolivia, se logró determinar el material vegetal de la EBB, muchas veces en mal estado y estéril.

Quiero darle un abrazo grande a mi amigo Charly Pine, quien puso a mi disposición su computador y sus conocimientos en computación para que escribiera mi tesis, además de confeccionar la Figura 8.

A todos los compañeros del laboratorio de Ecología, quienes me acompañaron en diversos momentos durante el desarrollo de los cursos del postgrado y ahora durante la redacción de la tesis. Todos ellos fueron mi familia en Chile.

A Teresa Cristo y Roxana Riveros, quiero agradecerles el cuidar con tanto cariño a mi hijo durante el periodo de redacción de tesis.

Y por último a la familia. Quiero agradecer a mis padres por su apoyo permanente. A mis suegros por el estímulo brindado. Y especialmente a mi querido esposo por estar presente en cada una de mis dificultades y progresos, por las ricas discusiones sobre la tesis, por realizar mi trabajo de campo durante el periodo más avanzado del embarazo y por reemplazarme durante días y días en las tareas domésticas, en síntesis, por todo su amor brindado. Gracias también a mi querido Ñetá, por acompañarme dentro y fuera de la panza durante todo el desarrollo de la tesis.

## INDICE

	Página
LISTA DE TABLAS .....	vi
LISTA DE FIGURAS .....	vii
RESUMEN .....	viii
ABSTRACT .....	x
INTRODUCCIÓN .....	1
ÁREA DE ESTUDIO .....	6
MÉTODOS .....	13
Presencia de herbívoros .....	13
Depredación de semillas.....	14
Daño por pisoteo .....	15
Herbivoría .....	16
Sobrevivencia de plántulas.....	17
Estructura del bosque .....	17
RESULTADOS .....	22
Presencia de herbívoros .....	22
Depredación de semillas .....	27
Daño por pisoteo .....	29
Herbivoría .....	29
Sobrevivencia de plántulas .....	30
Estructura del bosque .....	33
Abundancia.....	33
Riqueza y diversidad de especies .....	33
DISCUSIÓN .....	44
REFERENCIAS .....	59

## LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Composición de especies arbóreas.....	10
Tabla 2. Fauna de los sitios de estudio .....	23
Tabla 3. Abundancia relativa de megamamíferos .....	26
Tabla 4. Índice de Herbivoría por especie.....	31
Tabla 5. Densidades totales de plántulas, brinzales y adultos.....	33
Tabla 6. Densidad absoluta de las especies arbóreas .....	34
Tabla 7. Diversidad de especies arbóreas por estado de desarrollo .....	43
Tabla 8. Evidencias del "síndrome del bosque vacío" en bosques Neotropicales.....	57

## LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Ubicación del área de estudio, Beni, Bolivia.....	7
Figura 2. Distribución de especies por familia.....	9
Figura 3. Curva especie-área de plántulas.....	19
Figura 4. Curva especie-área de brinzales.....	20
Figura 5. Curva especie-área de individuos adultos.....	21
Figura 6. Supervivencia de semillas.....	28
Figura 7. Supervivencia de plántulas.....	32
Figura 8. Modelo del papel de los megaherbívoros en un bosque tropical .....	53



## RESUMEN

Algunos bosques neotropicales parecen estar intactos en comparación con áreas desforestadas. Sin embargo, gran parte de las especies de la megafauna nativa de estos bosques (> 1 kg) han sido muy reducidas en sus tamaños poblacionales o se han extinto localmente, como consecuencia de la caza de subsistencia o comercial. Estas especies son principalmente vertebrados herbívoros y depredadores de semillas, por lo que su ausencia podría cambiar la estructura florística del bosque. Este fenómeno se ha llamado "síndrome del bosque vacío", es decir, un bosque aparentemente intacto en su vegetación pero alterado en sus interacciones planta-animal (Redford 1992).

El "síndrome del bosque vacío" se manifestaría en un aumento de la sobrevivencia de semillas y una disminución de las presiones de herbivoría y pisoteo, lo cual produciría una mayor sobrevivencia de plántulas, con el consecuente aumento de su densidad. Además, si los megaherbívoros consumen semillas y plántulas en forma selectiva, afectando las especies competitivamente superiores, la disminución de la herbivoría liberaría a éstas, las cuales tenderían a dominar. Ello se traduciría en una disminución de la diversidad de plántulas en comparación con el estrato arbóreo.

Las evidencias empíricas sobre la generalidad del "síndrome del bosque vacío" son contradictorias, lo cual podría deberse a comparaciones poco apropiadas entre bosques florísticamente disímiles y muy distantes entre sí. En este estudio se contrastan las predicciones respecto el "bosque vacío" comparando dos bosques en una misma

región florística: uno defaunado por cacería de subsistencia por Chimane (CC) y otro con una megafauna bien representada (SC), ambos dentro de la Reserva de la Biósfera Estación Biológica Beni, Bolivia.

En CC las tasas de depredación de semillas, pisoteo y herbivoría de plántulas fueron menores que en SC, como consecuencia de la defaunación. Sin embargo, esto no resultó en un incremento de la densidad total de plántulas en CC en relación a SC, pero sí en incrementos en las densidades de las especies de plántulas más afectadas por los megaherbívoros. No obstante, estos cambios no se reflejan en una disminución de la diversidad de especies de plántulas. Ello sugiere que cambios más profundos en la estructura florística del bosque, que resulten en disminuciones medibles de la diversidad podrían acontecer en sitios con niveles de defaunación mayores a los encontrados en CC. La defaunación parcial producto de la cacería de subsistencia, tal como en el sitio CC, tendría menos efectos sobre la estructura florística y dinámica del bosque tropical, que la defaunación más intensa producida por la cacería comercial y la fragmentación de los bosques.

Se postula que la defaunación también afecta a aquellas especies de plántulas cuyas semillas son dispersadas principalmente por megamamíferos, ocasionando la disminución de sus tamaños poblacionales.

## ABSTRACT

Some Neotropical forests appear intact when compared with deforested areas. However, a large portion of its native megafaunal species (> 1 kg) present reduced populations sizes or have been locally extinct as a consequence of subsistence or commercial hunting. These species are mainly herbivores and seed predators, thus their absence might change forest structure. This phenomenon has been called the "empty forest syndrome", which is a forest apparently intact in its vegetation but altered in its plant-animal interactions (Redford 1992).

The "empty forest syndrome" would manifest itself with increased seed survival and decreased herbivory and trampling pressures, which would produce both greater seedling survival and density. Furthermore, if herbivores consume seeds and seedlings selectively affecting competitively superior species, the absence of herbivory would free them and the community would tend to be dominated by those species. This would result in a diversity at the seedling level smaller than the tree diversity.

Empirical evidence about the generality of the "empty forest syndrome" is contradictory, though this could be due to inappropriate comparisons: non-similar forests or sites far away from each other. This study test predictions dealing with the "empty forest" comparing two sites close to each other: one where subsistence hunting by Chimane people caused defaunation (CC), with other where megafauna is well

represented (SC), both sites are within the Biosphere Reserve Estación Biológica Beni, Bolivia.

Seed predation, trampling, and seedling herbivory were diminished in CC as a consequence of defaunation. Although the above did not result in increments of the total seedling density, it did result in increases in seedling density of those species most affected by megaherbivores. The latter, however, did not produce a decrease in seedling diversity. These results suggest that higher defaunation levels than those found at CC may lead to deeper changes in forest structure that result in a diminution of diversity. Partial defaunation resulting from subsistence hunting would have lesser effects on structure and dynamics of neotropical forests than intense defaunation caused by commercial hunting and forest fragmentation.

It may be expected that defaunation also affects those species whose seeds are dispersed mainly by big mammals, resulting in decreased population sizes of seedlings.

## INTRODUCCIÓN

Las interacciones animal-planta juegan un papel importante en la estructuración de la vegetación a través de la acción directa de los herbívoros, depredadores y dispersores de semillas (e.g., Harper 1969, Janzen 1970, Inouye et al. 1980, Davidson et al. 1984, Brown & Heske 1990). Además, los carnívoros podrían afectar la vegetación en forma indirecta mediante la disminución de las poblaciones de herbívoros, modificando así la presión que éstos ejercen sobre las poblaciones de plantas (e.g., Hairston et al. 1960, De Steven & Putz 1984, Sork 1987, Terborgh 1988, 1992, Wright et al. 1994).

En el Neotrópico, numerosos bosques parecen estar florística y fisonómicamente intactos en comparación con áreas desforestadas (Redford 1992). Sin embargo, muchas interacciones animal-planta que intervendrían en su estructuración podrían haber sido alteradas o desaparecidas debido a la extinción local de la megafauna. En muchas regiones del Neotrópico, las poblaciones de grandes aves y mamíferos se han reducido o extinto localmente debido a la cacería comercial y de subsistencia, además de los efectos de la fragmentación y desforestación de los bosques (Emmons 1984, Redford & Robinson 1987, Redford 1992, Timm 1994, Peres 1990, 1996). Por ejemplo, mamíferos como tapires y pecaríes ingieren y destruyen gran número de frutos y semillas, o los mueven a grandes distancias del árbol parental, actuando al mismo tiempo como herbívoros, granívoros o dispersores de semillas, afectando la dinámica

y regeneración de los bosques tropicales (Smythe 1989, Bodmer 1991, Terborgh 1992, Fragoso 1994). De esta forma, la reducción de megaherbívoros ocasionaría disminuciones de los tamaños poblacionales y extinciones locales de especies lo cual se traduciría en extinciones funcionales (*sensu* Conner 1988) generando "el síndrome del bosque vacío", es decir, un bosque aparentemente intacto en su vegetación pero alterado en sus interacciones animal-planta (Redford 1992).

Una forma en que se expresaría el "síndrome del bosque vacío", sería a través de disminuciones de las presiones de depredación de semillas, herbivoría y pisoteo sobre plántulas, lo cual conjuntamente produciría una mayor sobrevivencia de plántulas con el consecuente aumento de su densidad total (Boucher 1981, De Steven & Putz 1984, Sork 1987, Clark & Clark 1989, Dirzo & Miranda 1991, Molofsky & Fisher 1993). Además, si los megaherbívoros consumen semillas y plántulas en forma selectiva, eligiendo las especies competitivamente superiores, la menor herbivoría liberaría a éstas, las cuales tenderían a dominar, excluyendo las especies competitivamente inferiores. Ello se traduciría en un menor número de especies arbóreas en estado de plántulas que en estado adulto, con la consecuente pérdida de diversidad en los bosques neotropicales (Howe 1989, Bodmer 1991, Dirzo & Miranda 1991, Terborgh 1992).

La drástica reducción de especies de grandes mamíferos herbívoros en la selva alta perennifolia de los Tuxtlas (México), ha disminuido la intensidad de herbivoría, lo cual habría gatillado un incremento de la densidad y disminución de la diversidad de especies de plántulas, comparado con otros bosques tropicales donde la megafauna se encuentra bien representada como en Montes Azules (México) (Dirzo & Miranda 1991). Ello representaría el epítome del "síndrome del bosque vacío". Asimismo en bosques

tropicales de Uganda, la extinción de dispersores de semillas ha tenido un fuerte efecto negativo en el reclutamiento de los árboles, reduciendo la riqueza de especies (Chapman & Chapman 1994).

Sin embargo, se han encontrado evidencias contradictorias respecto al papel de los megaherbívoros en estructurar los bosques tropicales. Por ejemplo, cuando se compara la Isla de Barro Colorado (IBC, Panamá), donde las abundancias de herbívoros de tamaño medio: *Agouti paca* y *Dasyprocta* sp. son mayores (Glanz 1982, 1991), posiblemente debido a la ausencia de carnívoros residentes (Terborgh 1992), con otros sitios donde los carnívoros se encuentran presentes y la abundancia de herbívoros de tamaño medio es menor, los efectos no son tan claros. Por un lado, existe mayor depredación de semillas y menor sobrevivencia de plántulas en la IBC que en el continente adyacente (De Steven & Putz 1984, Sork 1987). Por otra parte, la depredación de semillas y sobrevivencia de plántulas en la IBC no difiere con Cocha Cashu (Perú), área que presenta una rica fauna de megaherbívoros (Terborgh & Wright 1994), posiblemente debido a que en realidad no existen diferencias en las densidades de herbívoros (Wright et al. 1994) o a un efecto compensatorio efectuado por los micromamíferos (Terborgh & Wright 1994). Efectivamente, la depredación de semillas en islas pequeñas del lago Gatun (Panamá), donde la única especie presente es el roedor *Proechimys semispinosus*, fue mayor que en islas de mayor tamaño y áreas continentales adyacentes donde residían varias especies de megaherbívoros (Asquith et al. 1997). Estas evidencias contradictorias cuestionan la generalidad del "síndrome del bosque vacío".

Las evidencias contradictorias podrían deberse a comparaciones poco apropiadas. Por ejemplo, comparar IBC con Cocha Cashu implica comparar una isla artificial de 1.600 ha con un parque nacional de 1.500.000 ha ubicados a miles de kilómetros de distancia (Janson & Emmons 1990, Asquith et al. 1997). De la misma manera, los Tuxtlas y Montes Azules se encuentran separados 500 km (Dirzo & Miranda 1990). Numerosos factores de orden histórico y biogeográfico, además de la presencia/ausencia de megaherbívoros podrían entonces afectar la estructura de estos bosques.

Un escenario más adecuado para poner a prueba el "síndrome del bosque vacío" es la Reserva de la Biosfera Estación Biológica Beni (EBB, Bolivia). La EBB se encuentra incluida dentro de las regiones biogeográficas de Amazona, Chaco y Cerrado. Alrededor del 70% de la EBB está cubierta por vegetación boscosa (bosques altos densos, bosques bajos inundados, bosques de galería y bosques pantanosos), el área restante corresponde a islas de bosques rodeadas por sabanas naturales y zonas de humedales (Miranda et al. 1991).

En la EBB habitan aproximadamente 800 personas de la etnia Chimane, quienes practican caza y pesca de subsistencia, así como actividades de recolección de frutos en los bosques de la EBB. También cultivan "chacos", sectores de bosque generalmente menores a 0,5 ha donde se elimina la cubierta vegetal. La caza es una de las actividades más importantes para su subsistencia. *Tayassu pecari* y *Pecari tajacu* representan casi la cuarta parte del total de la caza obtenida, seguidos en importancia por roedores grandes como *A. paca* y *Dasyprocta punctata*, primates, edentados, aves y en menor proporción coatíes y tortugas (Chicchón 1992). Es decir, los Chimane remueven



megaherbívoros del bosque y por tanto favorecerían la manifestación del "síndrome del bosque vacío" en áreas donde la caza ha sido intensa.

Efectivamente, en la EBB los sitios cercanos a asentamientos antiguos de Chimane o a poblaciones que circundan la EBB han sufrido una presión de caza intensa, ocasionando la extinción local de *T. pecari* y *Ateles paniscus* y la disminución poblacional de *Cebus apella*, *Alouatta seniculus* y *P. tajacu* (García & Tarifa 1991, Chicchón 1992, Painter et al. 1995).

Si la merma de los tamaños poblacionales de los grandes vertebrados herbívoros se tradujera en extinciones funcionales, entonces los bosques de la EBB cercanos a los asentamientos de Chimane deberían presentar el "síndrome del bosque vacío", tanto en los procesos de depredación de semillas, herbivoría y pisoteo de plántulas como en la composición florística y estructura del bosque. En este contexto, evaluaré si el "síndrome del bosque vacío" se manifiesta en los bosques tropicales de la EBB a través de la comparación de dos bosques cercanos y florísticamente similares, que difieren en la presencia y abundancia de especies de megafauna, en particular herbívoros.

Si en los bosques adyacentes a los asentamientos de Chimane la reducción de megaherbívoros se tradujera en extinciones funcionales y locales, entonces la depredación de semillas, herbivoría y pisoteo deberían ser menores, la sobrevivencia y densidad de plántulas deberían ser mayores y el número de especies arbóreas en estado de plántulas debería ser menor que en estado adulto, comparado con sitios distantes a los asentamientos de Chimane, donde la megafauna se encontraría bien representada.

## ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Estación Biológica Beni (EBB), localizada dentro de las provincias Yacuma y Ballivián, Departamento Beni, Bolivia ( $14^{\circ}30'-14^{\circ}50'S$  y  $66^{\circ}00'-66^{\circ}40' O$ ; Fig. 1). La EBB tiene una superficie de 135.000 ha, ubicada sobre una llanura aluvial, a 210 msnm, la cual sufre inundaciones estacionales que afectan hasta un 70% de su superficie. La vegetación de la EBB es un mosaico complejo formado de varios tipos de formaciones boscosas alternando con parches de humedales y sabanas húmedas, dentro de los cuales se ha estimado la presencia de 2.000 especies de plantas vasculares, siendo las familias más importantes Palmae, Moraceae, Leguminosae y Meliaceae (Miranda 1995).

La fauna de mamíferos de la EBB está compuesta por alrededor de 100 especies. Entre los herbívoros de gran tamaño ( $> 1$  kg) se encuentran *Tapirus terrestris*, *Pecari tajacu*, *Tayassu pecari*, *Agouti paca*, *Dasyprocta punctata*, *Nasua nasua*, *Ateles paniscus*, *Alouatta seniculus*, *Cebus apella*, *Saimiri boliviensis*, *Mazama goazoubira* y *M. americana* (Miranda 1995, Miranda et al. 1991).

El estudio se desarrolló en dos sitios. El primero está situado a unos 1.000 m de un asentamiento Chimane, llamado "08", ubicado al sureste de la EBB, a orillas del río Curiraba, y al cual me referiré como CC (Con Caza). Este asentamiento fue establecido hace aproximadamente 30 años. El otro sitio, que funciona como control, se encuentra a unos 30 km al noreste de 08, también a orillas del río Curiraba, y se ha

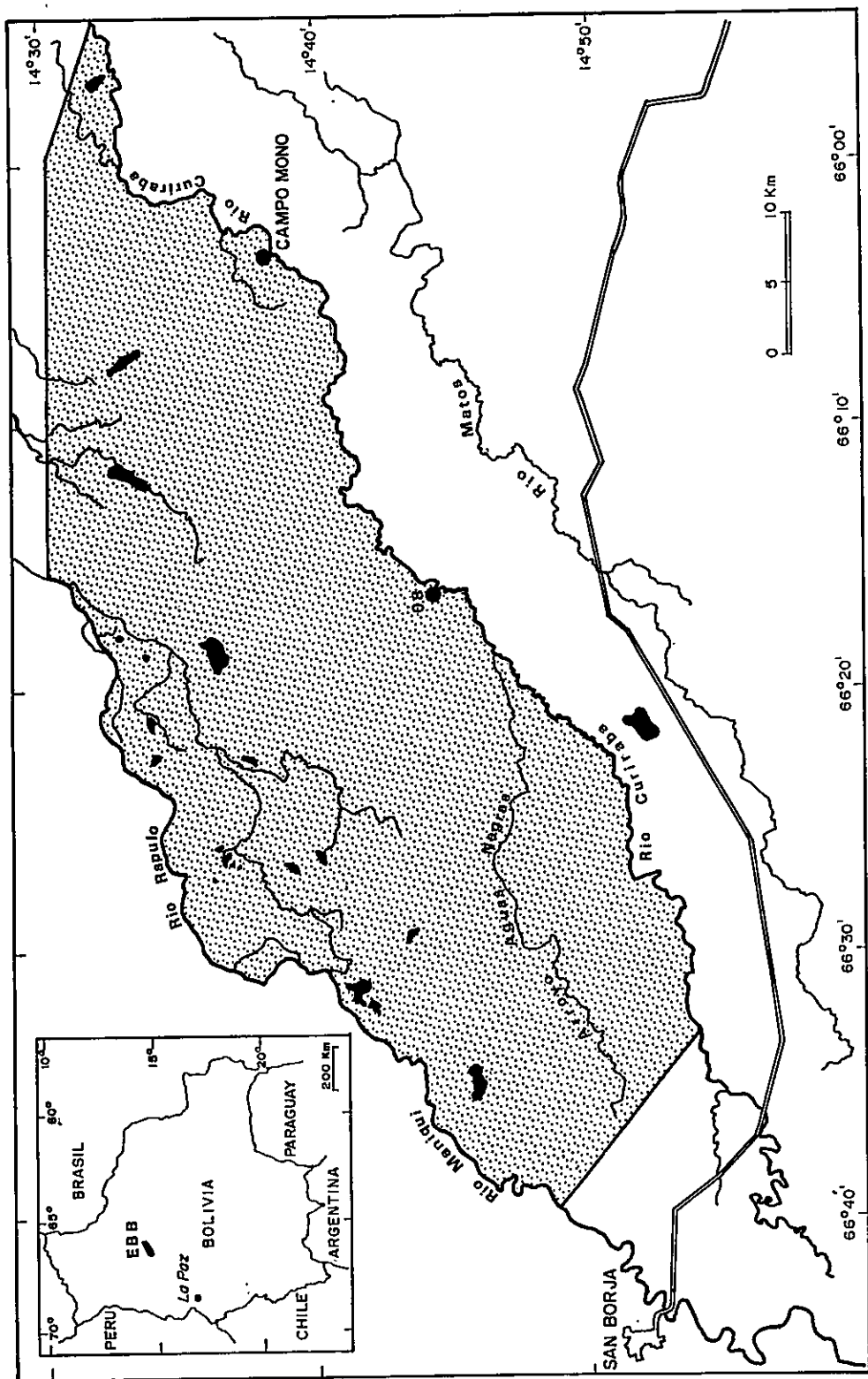


Fig. 1. Mapa del área de estudio Estación Biológica Beni (área sombreada). Los sitios de estudio están indicados por círculos negros.

denominado "Campo Mono" (CM) por la frecuente presencia de *A. paniscus* (Fig. 1). El sitio control será mencionado como SC (Sin Caza). Este sitio fue elegido por no presentar asentamientos humanos, y por tanto, la posibilidad de la existencia de un ensamble de megafauna bien representada. La vegetación de ambos sitios corresponde a un Bosque Tropical Aluvial de Inundación Estacional, que se caracteriza por permanecer inundado tres o cuatro meses al año (Miranda et al. 1991); sin embargo, en los sitios de estudio ocurre solamente inundación parcial, y el bosque es más bien de *terra firme* alternando con áreas de bajo inundadas durante el periodo más húmedo.

Los bosques presentan un estrato emergente (mayor de 40 m), dos estratos arbóreos (30 y 20 m) y uno arbustivo (5 m). Ambos bosques fueron similares florísticamente en la composición de individuos adultos de especies arbóreas (Coeficiente de Similitud de Sorensen= 0,72). Las familias más importantes por presentar mayor número de especies son Moraceae, Leguminosae, Meliaceae, Palmae, Rubiaceae y Sapindaceae (Fig. 2). Las especies de árboles más abundantes en los sitios de estudio son *Astrocaryum gratum*, *Rheedia sp.*, *Pseudolmedia laevis*, *Trichilia sp.*, *Celtis schippi*, *Virola sebifera* y *Chamaedorea angustisecta*. La composición de especies de ambos bosques puede observarse en la Tabla1.

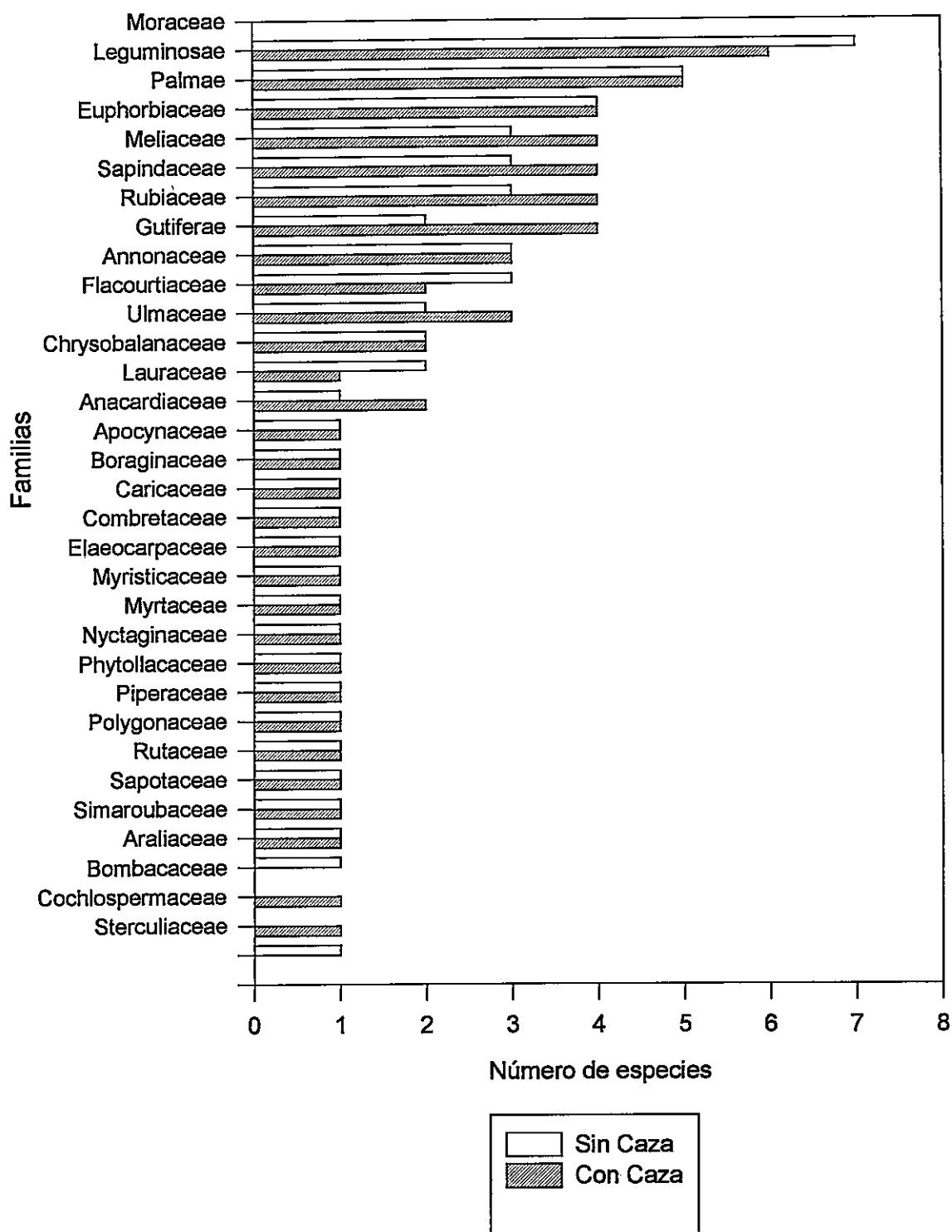


Figura 2. Distribución de especies por familia en los sitios de estudio.

Tabla 1. Composición de especies arbóreas en estado de plántulas, brinzales y adultos en ambos sitios de estudio.

ESPECIE	SIN CAZA	CON CAZA
Anacardiaceae		
<i>Spondias mombin</i> (Cedrillo)	X	X
Anonaceae		
<i>Annona</i> sp. (Chirimoyo)	X	
<i>Unonopsis floribunda</i> (Chocolatillo negro)	X	X
<i>Xylopia ligustrifolia</i> (Piraquina)	X	X
Apocynaceae		
<i>Aspidosperma</i> sp. (Gabetillo)	X	X
Araliaceae		
<i>Dendropanax arboreus</i> (Aliso blanco)	X	
Bombacaceae		
cf <i>Pseudobombax</i> sp. (Peroto macho)		X
Boraginaceae		
<i>Cordia</i> sp. (Mechero)	X	X
Caricaceae		
<i>Jacaratia</i> sp. (Papalliyo)	X	X
Cochlospermaceae		
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Algodoncillo)		X
Combretaceae		
<i>Terminalia oblonga</i> (Verdolago amarillo)	X	X
Chrysobalanaceae		
<i>Hirtella triandra</i> (Guaysimá)	X	X
<i>Hirtella</i> sp. (Coca)	X	
Elaeocarpaceae		
<i>Sloanea guianensis</i> (Urucucillo)	X	X
Euphorbiaceae		
<i>Alchomea</i> sp. (Palo barbechero)		X
<i>Hura crepitans</i> (Ochoó)	X	X
<i>Hyeronima alchomeoides</i> (Tutumillo)	X	X
<i>Sapium longifolium</i> (Leche-leche)	X	X
Flacourtiaceae		
<i>Casearia</i> sp. (Cusé)	X	X
<i>Hasseltia floribunda</i> (Blanquillo blanco)	X	X
Sp 1 (Palo curichero)		X
Gutiferae		
<i>Calophyllum brasiliense</i> (Palo María)	X	X
<i>Rheedia</i> sp. (Achachairú)	X	X
<i>Symphonia globuliferae</i> (Achachairú macho)	X	X

(cont.)

Tabla 1. Continuación

ESPECIE	SIN CAZA	CON CAZA
<b>Lauraceae</b>		
Sp 2 (Laurel amarillo)		X
<i>Nectandra longifolia</i> (Negrillo)	X	X
<b>Leguminosae</b>		
<i>Acacia</i> sp. (1) (Cari-cari)	X	X
<i>Acacia</i> sp. (2) (Jebió)		X
<i>Inga ingoides</i> (Pacay cola de mono)	X	X
<i>Inga nobilis</i> (Pacay negro)	X	X
<i>Swartzia jorori</i> (Jorori)	X	
<i>Zygia cauliflora</i> (Pacay macho)	X	X
<b>Meliaceae</b>		
<i>Cedrela odorata</i> (Cedro)	X	X
<i>Guarea</i> cf. <i>macrophylla</i> (Trompillo)	X	
<i>Trichilia pallida</i>	X	X
<i>Trichilia pleeana</i>		X
<i>Trichilia</i> sp. (Mara macho)		X
<b>Moraceae</b>		
<i>Brosimum</i> cf. <i>lactescens</i> (Sapito)	X	X
<i>Brosimum</i> sp. (Mururé)	X	X
<i>Cecropia</i> sp. (Ambaibo)	X	X
<i>Clarisia biflora</i> (Breo)	X	X
<i>Ficus</i> cf. <i>eximia</i> (Bibosi)	X	X
<i>Ficus</i> sp. (Bibosi palomo)	X	
<i>Pseudolmedia laevis</i> (Nui)	X	X
<b>Myristicaceae</b>		
<i>Virola sebifera</i> (Chocolatillo)	X	X
<b>Myrtaceae</b>		
<i>Eugenia egensis</i> (Sagüinto)	X	X
<b>Nyctaginaceae</b>		
<i>Guapira</i> sp. (Shacá-shacá)	X	X
<b>Palmae</b>		
<i>Astrocaryum gratum</i> (Chonta)	X	X
<i>Attalea phalerata</i> (Motacú)	X	X
<i>Chamaedorea angustisecta</i> (Seyeye)	X	X
<i>Socratea exorrhiza</i> (Pachiuva)		X
<i>Syagrus sancona</i> (Sumuqué)	X	
<b>Phytolacaceae</b>		
<i>Gallesia integrifolia</i> (Ajo)	X	X

(cont.)

Tabla 1. Continuación.

ESPECIE	SIN CAZA	CON CAZA
Piperaceae		
<i>Piper</i> sp. (Matico)	X	X
Polygonaceae		
<i>Triplaris americana</i> (Palo diablo)	X	X
Rubiaceae		
<i>Calycophyllum spruceanun</i> (Guayabochi)	X	X
<i>Genipa americana</i> (Bi)	X	X
<i>Palicourea</i> sp.		X
<i>Tocoyena</i> sp.		X
Rutaceae		
<i>Zanthoxylum</i> sp. (Sauco)	X	X
Sapindaceae		
<i>Allophylus</i> sp.	X	X
<i>Cupania cf. cinerea</i> (Sama)	X	X
<i>Sapindus saponaria</i> (Isotouvo)	X	X
<i>Talisia hexaphylla</i>		X
Sapotaceae		
<i>Pouteria nemorosa</i> (Pitón)	X	X
Simaroubaceae		
<i>Picramnia latifolia</i>	X	X
<i>Guazuma ulmifolia</i> (Coco)	X	
Ulmaceae		
<i>Ampelocera ruizii</i> (Blanquillo)	X	X
<i>Celtis schippii</i> (Ojoso)	X	X
Sp 3	X	
Sp 4	X	
Sp 5		X
Sp 6		X
Sp 7		X



## MÉTODOS

Para evaluar las predicciones del "síndrome del bosque vacío" en el bosque adyacente a la comunidad Chimane de CC, se realizaron experimentos naturales y de campo tanto en este bosque como en el bosque de SC, el cual funcionó como "control". Las observaciones y experimentos se diseñaron para estimar presencia y abundancia de fauna, depredación de semillas, daño por pisoteo, herbivoría y sobrevivencia de plántulas, y densidad y diversidad de plántulas, brinzales y árboles. Todos los métodos utilizados fueron similares a los empleados previamente por otros autores dentro del contexto de las consecuencias de la defaunación, con el fin que los resultados de este trabajo sean comparables con los trabajos realizados previamente en el contexto de las consecuencias de la defaunación, y que las eventuales similitudes y diferencias revelen fenómenos biológicos y no resultados espúreos que emergen por el uso de diferentes métodos de análisis.

### PRESENCIA DE HERBIVOROS

La presencia y abundancia de herbívoros en los dos sitios se determinó mediante la ubicación de 100 trampas de huellas de 50 x 50 cm a lo largo de un transecto de 500 m, separadas entre sí por una distancia de 5 m (Dirzo & Miranda 1991). Una vez al mes, durante seis meses (enero a junio de 1996) se alistaron las trampas disgregando el suelo superficial y se dejaron expuestas durante uno a dos días, según lo permitieron las

precipitaciones. La composición de la fauna se analizó identificando las huellas presentes luego de cada período, mediante guías de campo (Aranda Sánchez 1981, Aranda & March 1987) y la ayuda de cazadores Chimane y campesinos. El esfuerzo de muestreo fue de 703 y 850 trampas/días para SC y CC, respectivamente. Además se registraron las especies vistas, escuchadas y huellas encontradas fuera de las trampas.

La abundancia relativa de las especies de megafuna registrada en las trampas de huella se analizó como la proporción de trampas con huellas de mamíferos (> 1 kg) tanto para el total como para cada especie. Las diferencias entre bosques fueron comparadas por medio de una Prueba de Proporciones Múltiples (Zar 1984).

#### DEPREDACION DE SEMILLAS

La depredación de frutos se estudió mediante experimentos que excluían o exponían semillas a depredadores de semillas. En cada sitio se dispusieron 20 parcelas protegidas (exclusiones) al azar que impedían el acceso a megaherbívoros pero no a micromamíferos y mamíferos trepadores (Terborgh & Wright 1994). Por cada parcela protegida se ubicó una correspondiente parcela sin protección. Dentro de cada parcela se colocaron 40 semillas de *Astrocaryum gratum* (Palmae). Las semillas (2 X 3 cm) fueron recolectadas del suelo del bosque en estado de fruto. A cada fruto se eliminó el exo y endocarpio, para evitar que resulten atractivos para frugívoros comedores de pulpa, y se seleccionaron aquellos libres de daño por invertebrados (ausencia de larvas y orificios). Esta especie de semilla fue seleccionada debido a que es consumida por megaherbívoros: *Dasyprocta punctata*, *Pecari tajacu*, *Tayassu pecari* y *Cebus apella* (C. Mayto com. pers., Terborgh 1986; obs. pers.) y por encontrarse disponible en forma

abundante en ambos sitios de estudio.

Las parcelas protegidas (2 x 1 x 1 m) fueron construidas con malla de alambre de abertura de 8 x 10 cm. El alambre fue enterrado firmemente en el suelo para evitar que fuese levantado por animales cavadores. Se colocó un poste de madera en cada esquina de las parcelas protegidas (Terborgh & Wright 1994). Las parcelas no protegidas (2 x 1 m) fueron indicadas colocando una estaca en cada esquina.

La sobrevivencia de las semillas se evaluó contando el número de semillas remanentes una vez al mes, durante seis meses entre febrero y agosto de 1996. La sobrevivencia de semillas entre los cuatro tratamientos (SC protegida, SC expuesta, CC protegida y CC expuesta) se comparó con un ANOVA, previa normalización de los datos transformándolos con el arcoseno de la raíz cuadrada. Con la prueba de Duncan con un nivel de significancia de 0,05 se identificó los tratamientos diferentes (Ott 1988). Además las curvas de sobrevivencia se compararon mediante la Prueba de Logrank Peto y Peto (Pyke & Thompson 1986).

#### DAÑO POR PISOTEO

La cuantificación del pisoteo por megamamíferos se estudió experimentalmente ubicando en cada sitio 500 plántulas artificiales sobre un transecto de 1.000 m separadas 2 m entre sí. Las plántulas artificiales fueron construidas con dos bombillas de plástico (200 x 4 mm) ubicados en cruz y enterradas en el suelo con un alambre (130 x 1 mm) semejando una raíz (Clark & Clark 1989).

El daño a las plántulas artificiales por acción del pisoteo fue registrado una vez al mes durante seis meses, entre enero y junio de 1996. Se consideraron dañadas aquellas

plántulas artificiales que se encontraron inclinadas tal que parte o todo el cuerpo estuvo en contacto con el suelo (Clark & Clark 1989).

Se consideró daño por vertebrados cuando las plántulas artificiales estaban pisadas, enterradas o mordidas, y por la presencia de huellas, marcas de dientes y rastros de la acción de cavar. También se registró el daño producido por agentes físicos como caída de hojas, ramas o troncos, los cuales aplastaban las plántulas artificiales.

La importancia relativa del pisoteo sobre la sobrevivencia de las plántulas artificiales se determinó mediante comparaciones entre sitios y dentro de cada sitio con comparaciones con otras causas de daño, a través de Pruebas de Proporciones (Zar 1984).

## HERBIVORIA

La herbivoría sobre plántulas se evaluó en ambos sitios mediante el daño foliar en plántulas de diferentes especies. Para ello se seleccionaron todas aquellas plántulas (individuos pertenecientes a especies arbóreas menores a 50 cm de altura) con más de 5 hojas encontradas en parcelas de 1 m<sup>2</sup> ubicadas al azar, con un total de 229 y 238 parcelas en SC y CC, respectivamente. De cada plántula se seleccionaron las cinco hojas superiores y se evaluó la pérdida de superficie foliar. Para evaluar el daño foliar se utilizaron las siguientes categorías 0%, 1-6%, 6-12%, 13-25%, 26-50% y 51-100%.

El Índice de Herbivoría se calculó como:

$$IH = \sum (ni Xi)/N$$

donde  $ni Xi$  es el número de hojas con daño en la categoría  $i$ , y  $N$  es el número total de hojas.

El Índice de Herbivoría se calculó por plántula, por especie y por sitio. Las frecuencias de hojas con daño fueron comparadas con una Prueba de  $\chi^2$ . Los índices de herbivoría de cada plántula se compararon entre sitios con una Prueba de Mann-Whitney. Para cada especie se calculó un índice medio de Herbivoría y se compararon por sitio con una Prueba de Wilcoxon.

### **SOBREVIVENCIA DE PLANTULAS**

La sobrevivencia de plántulas naturales (individuos pertenecientes a especies arbóreas menores a 50 cm de altura) se evaluó marcando 195 plántulas pertenecientes a 33 especies arbóreas en SC y 198 plántulas pertenecientes a 32 especies arbóreas CC, ubicadas a lo largo de un transecto lineal. Su sobrevivencia fue controlada mensualmente durante 10 meses entre enero y noviembre de 1996. La posible causa de muerte se registró cuando fue posible.

Las proporciones de plántulas sobrevivientes al final del período fueron comparadas con una Prueba de Proporciones (Zar 1984). Las curvas de sobrevivencia fueron comparadas con la Prueba de Logrank Peto y Peto (Pyke & Thompson 1986).

### **ESTRUCTURA DEL BOSQUE**

La estructura de los bosques de SC y CC se determinó mediante evaluaciones de riqueza específica, densidad y diversidad de plántulas, brinzales y árboles.

Plántulas y brinzales: La riqueza específica y densidad de plántulas (individuos pertenecientes a especies arbóreas menores a 50 cm de altura) y brinzales (entre 50-150 cm de altura) fue evaluada en parcelas de 1 m<sup>2</sup> ubicadas al azar. El número de parcelas

realizadas para plántulas fue de 229 y 238 para SC y CC, respectivamente, y para brinzales fueron 164 parcelas en ambos sitios. La relación especie-número de parcelas fue asintótica sugiriendo que el esfuerzo de muestreo fue el adecuado (Figs. 3 y 4).

Adultos: La riqueza específica y densidad de individuos adultos (individuos >1 SC de diámetro a 1,4 m de altura) fue evaluada en parcelas de 2 x 50 m (Gentry 1982). Se realizaron 31 parcelas en cada sitio. La relación especie-área fue asintótica sugiriendo que el esfuerzo de muestreo fue el adecuado (Fig. 5).

La densidad de plántulas, brinzales y adultos se comparó mediante una Prueba t y Mann-Whitney, según la distribución de los datos. Previamente se determinó la normalidad de los datos con las pruebas de Lilliefors y Shapiro-Wilk (Sokal & Rohlf 1995). En las pruebas de Mann-Whitney se usó la aproximación normal para muestras grandes (Zar 1984: 142).

La densidad absoluta de cada especie en cada estado de desarrollo, fue comparada entre sitios con una Prueba de Medianas (Zar 1984). Para plántulas, brinzales y adultos se calculó el Índice de Diversidad de Shannon-Wiener. Con el método de "acuchillamiento de datos" se obtuvo los estadígrafos de dispersión (Jaksic & Medel 1987). Los índices de diversidad fueron comparados con una Prueba de Kruskal-Wallis. Para identificar los pares de diversidades diferentes se utilizó la Prueba Q como prueba *a posteriori* (Zar 1984: 200).

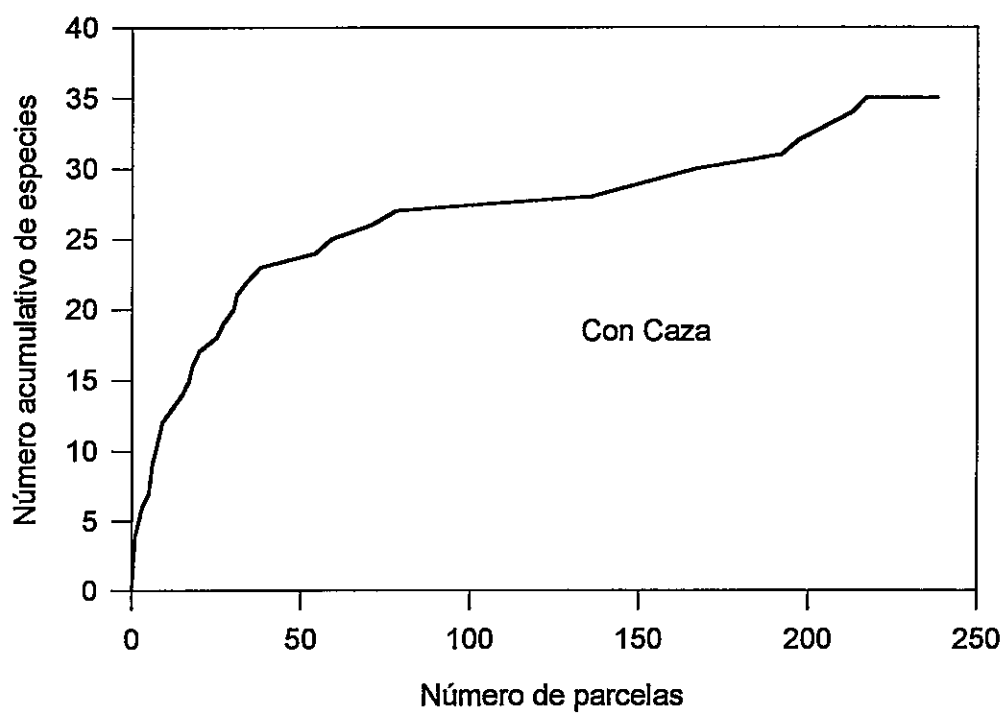
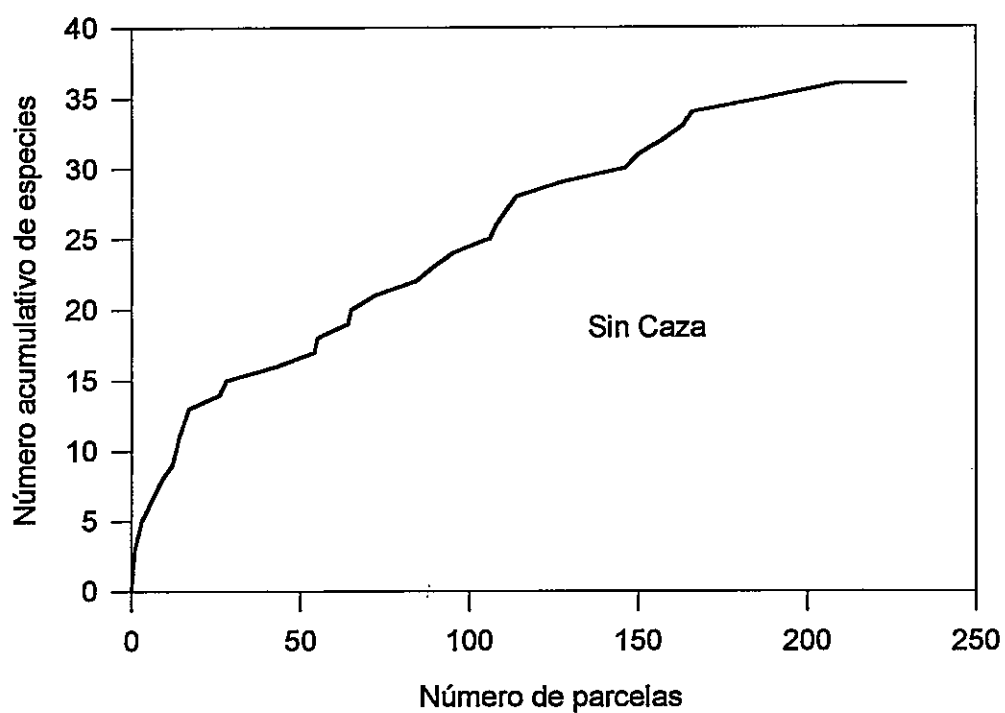


Figura 3. Curva espécie-área (Sin caza: 229 parcelas; Con caza: 238 parcelas) de especies en estado de plántulas para ambos sitios.

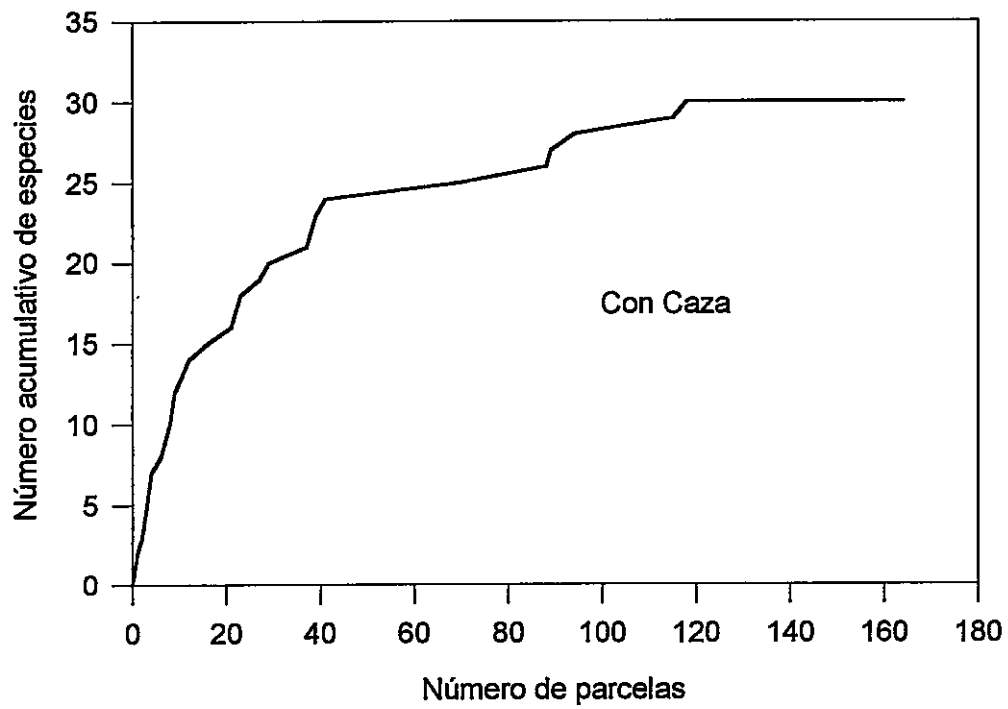
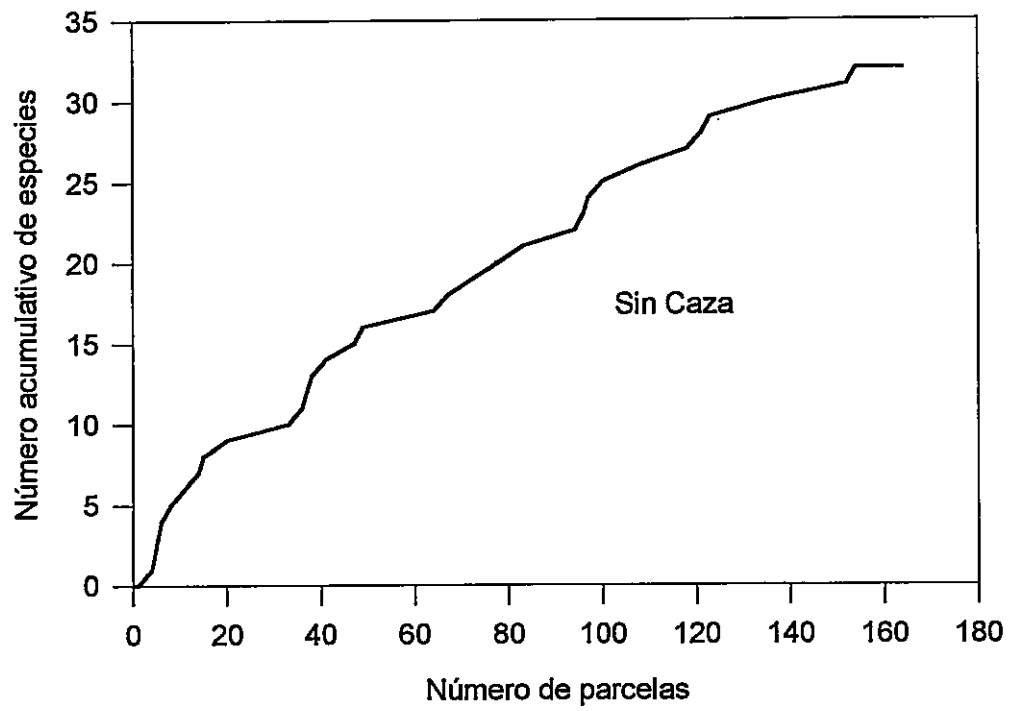


Figura 4. Curva especie-área (164 parcelas) de especies en estado de brinzales para ambos sitios.



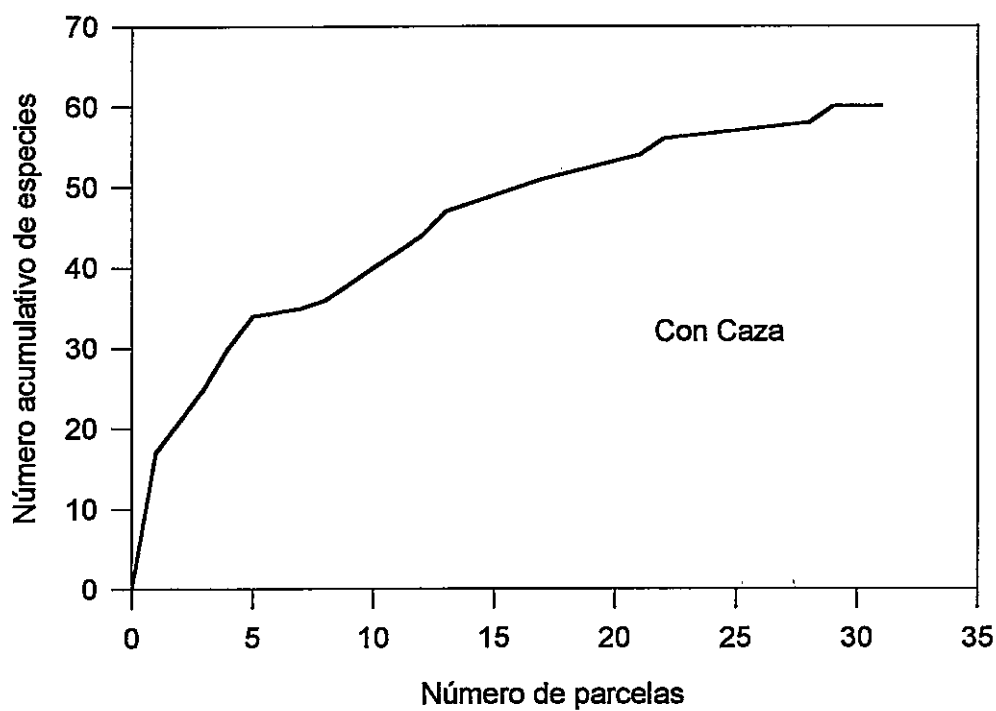
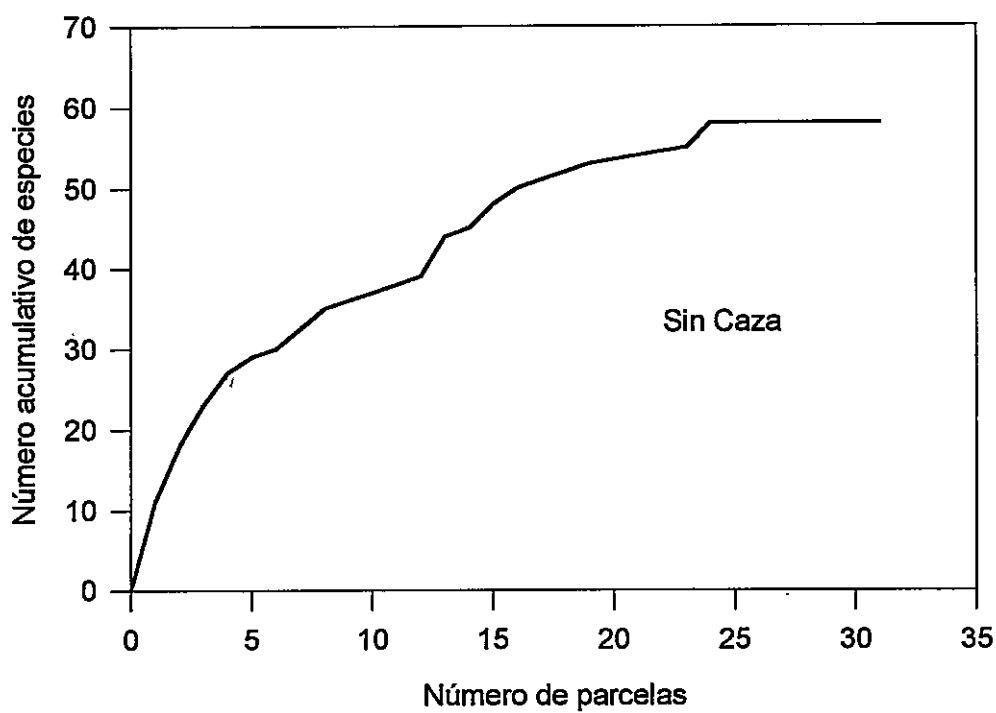


Figura 5. Curva especie-área (31 parcelas) de especies en estado de adultos para ambos sitios.

## RESULTADOS

### PRESENCIA DE HERBIVOROS

El número de especies animales fue 1,7 veces mayor en SC que en CC; de igual manera, el número de especies herbívoras mayores de 1 kg fue 1,5 veces mayor en SC que en CC (Tabla 2). Las especies registradas en trampas de huellas fueron 10 en ambos sitios, mientras que las especies vistas, oídas y registradas a través de sus huellas fuera de las trampas fueron 2,3 veces mayores en SC (Tabla 2).

El número de especies de megamamíferos registrado en trampas de huellas fueron 10, de las cuales nueve resultaron comunes a ambos sitios. *Tayassu pecari* sólo fue registrado en SC y *Procyon maximus* sólo en CC (Tabla 3). El porcentaje de trampas con huellas de megaherbívoros fue 1,9 veces mayor en SC: 7,5% (n=703) que en CC: 3,9% (n=850), diferencia estadísticamente significativa ( $Z=3,09$ ,  $P=0.001$ ).

*Agouti paca*, *Dasybus novemcinctus* y *Leopardus pardalis* fueron relativamente más abundantes en CC, mientras que *Mazama gouazoubira*, *Nasua nasua*, *T. pecari* y *Pecari tajacu* tuvieron abundancias relativas mayores en SC (Tabla 3).

En CC, las especies de mayor talla (>5 kg) presentaron comportamientos diferentes. Por un lado *T. pecari* estuvo ausente, *M. gouazoubira* y *P. tajacu* presentaron menores tamaños poblacionales, *Tapirus terrestris* y *A. paca* tuvieron la misma o mayor abundancia que en SC, respectivamente. Estas últimas dos especies son principalmente nocturnas (Tabla 3).

Tabla 2. Especies registradas de reptiles, aves y mamíferos en los sitios de estudio.  
 A: Especies registradas en trampas de huellas, B: Especies vistas, escuchadas o registradas a través de sus huellas fuera de trampas.

ESPECIES	SIN CAZA		CON CAZA	
	A	B	A	B
<b>REPTILIA</b>				
<b>Testudinidae</b>				
<i>Geochelone</i> sp. (Peta de monte)	x	x	x	
<b>AVES</b>				
<b>Cracidae</b>				
<i>Mitu tuberosa</i> (Mutún)		x		
<i>Ophistocomus hoatzin</i> (Serere)		x		x
<i>Ortalis guttata</i> (Pava roncadora)		x		
<b>MAMMALIA</b>				
<b>Cervidae</b>				
<i>Mazama gouazoubira</i> (Guaso)	x	x	x	x
<b>Tayasuidae</b>				
<i>Pecari tajacu</i> (Taitetú)	x	x	x	x
<i>Tayassu pecari</i> (Chanco de tropa)	x	x		
<b>Felidae</b>				
<i>Leopardus pardalis</i> (Tigresillo)	x	x	x	x
<i>Panthera onca</i> (Tigre)		x		
<i>Puma concolor</i> (León)				x
<b>Procyonidae</b>				
<i>Nasua nasua</i> (Tejón)	x	x	x	
<i>Potos flavus</i> (Mono michi)		x		x
<b>Tapiridae</b>				
<i>Tapirus terrestris</i> (Anta)	x	x	x	x
<b>Cebidae</b>				
<i>Alouatta seniculus</i> (Manechi)		x		
<i>Aoutus azarai</i> (Mono nocturno)		x		
<i>Ateles paniscus</i> (Marimono)		x		
<i>Cebus apella</i> (Silbador)		x		
<i>Saimiri boliviensis</i> (Chichilo)		x		x
<b>Dasypodidae</b>				
<i>Dasyopus novemcinctus</i> (Tatú)	x	x	x	
<i>Priodontes maximus</i> (Pejiche)		x	x	

(Cont.)

Tabla 2. Continuación

ESPECIES	SIN CAZA		CON CAZA	
	A	B	A	B
<b>MAMMALIA</b>				
<b>Dasyproctidae</b>				
<i>Agouti paca</i> (Jochi pintado)	x	x	x	x
<i>Dasyprocta punctata</i> (Jochi colorado)	x	x	x	x
<b>Sciuridae</b>				
<i>Sciurus</i> sp. (Ardilla)		x		
<b>Bradypodidae</b>				
<i>Bradypus variegatus</i> (Perico)		x		
<b>Myrmecophagidae</b>				
<i>Myrmecophaga tridactyla</i> (Oso bandera)		x		x
<i>Tamandua tetradactyla</i> (Oso hormiguero)		x		
Número de especies	10	25	10	11
Número de especies totales		25		15
Número de especies herbívoras		20		13
Número de especies carnívoras		2		2
Número de especies únicas en cada sitio		11		1

Nomenclatura según Wilson & Reeder (1993).

Las especies con talla <5 kg presentaron abundancias menores (*N. nasua*), iguales (*Dasyprocta punctata* y *Geochelone* sp.) o mayores (*D. novemcinctus*) en CC con respecto a SC. Todas estas especies son diurnas (Tabla 3).

Durante el período de estudio se registró una época de inundación (enero, febrero y marzo) y otra sin inundación (abril, mayo y junio) del bosque. La abundancia relativa de megaherbívoros estimada a través del porcentaje de trampas con huellas, fue significativamente mayor en SC durante la época inundada (9,3%) que durante la época no inundada (3,0%;  $q=9,27$ ,  $P<0,001$ ). Esta diferencia se debe principalmente a la ausencia de *T. pecari* durante el período no inundado del bosque. Sin embargo, la abundancia relativa de megaherbívoros en CC no difirió entre la época de inundación (3,3%) y de no inundación (5,0%) del bosque ( $q=3,51$ ,  $P>0,05$ ). Por otro lado, durante el período de inundación del bosque la abundancia relativa de megaherbívoros fue mayor en SC (9,3%) que en CC (3,3%;  $q=10,9$ ,  $P<0,001$ ), pero durante el período de no inundación no se encontraron diferencias significativas entre SC (3,0%) y CC (5,0%) ( $q=3,33$ ,  $P>0,05$ ).

Tabla 3. Abundancia relativa de mamíferos. Los valores corresponden al porcentaje de trampas con huellas. Hábitos tróficos: H: Herbívoro; O: Omnívoro; C: Carnívoro. Horario de actividad: D: Diurno; N: Nocturno; NPr: principalmente nocturno; DPr: principalmente diurno. P: probabilidad a la cual las abundancias relativas difieren entre sitios.

ESPECIES	SITIOS		P	HABITO TROFICO	HORARIO ACTIVIDAD	PESO (kg)*
	SC	CC				
<i>Agouti paca</i>	0,4	3,1	<0,001	H	NPr	9
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	1,1	3,1	<0,01	O	D y N	4
<i>Dasyprocta punctata</i>	6,7	5,4	0,14	H	DPr	4
<i>Leopardus pardalis</i>	1,3	2,5	0,05	C	NPr	
<i>Mazama gouazoubira</i>	1,3	0,4	0,02	H	NPr	16
<i>Nasua nasua</i>	0,8	0,2	0,05	O	DPr	5
<i>Pecari tajacu</i>	2,1	0,4	0,02	O	D y N	20
<i>Priodontes maximus</i>	0,0	0,1		O	NPr	30
<i>Tapirus terrestris</i>	0,3	0,1	0,2	H	NPr	170
<i>Tayassu pecari</i>	4,0	0,0		O	D y N	30
TOTAL DE ESPECIES	10	10				

\*Datos tomados de Eisenberg (1989), Janson & Emmons (1990) y Redford & Eisenberg (1992).

## DEPREDACION DE SEMILLAS

La sobrevivencia de semillas de *Astrocaryum gratum* difirió entre los cuatro tratamientos (SC protegidas, SC expuestas, CC protegidas, SC expuestas) ( $F=43,9$ ;  $gl=3,8$ ;  $P<0,0001$ ). La sobrevivencia de semillas en las parcelas protegidas no difirió entre SC y CC (SC:  $35,1 \pm 1,2$  vs CC:  $35,3 \pm 1,1$ ; media del número de semillas sobrevivientes  $\pm$  error standard). La sobrevivencia de semillas en las parcelas expuestas fue menor en SC:  $14,3 \pm 1,8$  que en CC:  $23,1 \pm 1,6$ . Por último, la sobrevivencia de semillas en las parcelas expuestas fue menor que en las parcelas protegidas de cada sitio.

Las curvas de sobrevivencia de semillas (Fig. 6) difirieron significativamente (Logrank Peto y Peto  $LR=45,1$ ;  $gl=3$ ;  $P<0,001$ ). Las curvas de sobrevivencia de las parcelas protegidas de SC y CC no difirieron entre sí ( $LR=0,02$ ,  $P>0,75$ ), mientras que entre las parcelas expuestas las diferencias fueron significativas ( $LR=4,49$ ,  $P<0,05$ ), presentándose una mayor tasa de mortalidad de semillas en SC. Por otro lado, las curvas de sobrevivencia de las parcelas protegidas y las expuestas fueron diferentes en cada sitio (SC:  $LR=13,47$ ,  $P<0,001$ ; CC:  $LR=11,15$ ,  $P<0,001$ ), indicando mayor tasa de mortalidad de semillas en las parcelas expuestas.

Los restos de semillas de *A. gratum* encontradas y la presencia de huellas sugieren que *T. pecari*, *P. tajacu* (en las parcelas expuestas) y *Sciurus* sp. (en parcelas protegidas y expuestas) fueron depredadores de éstas.

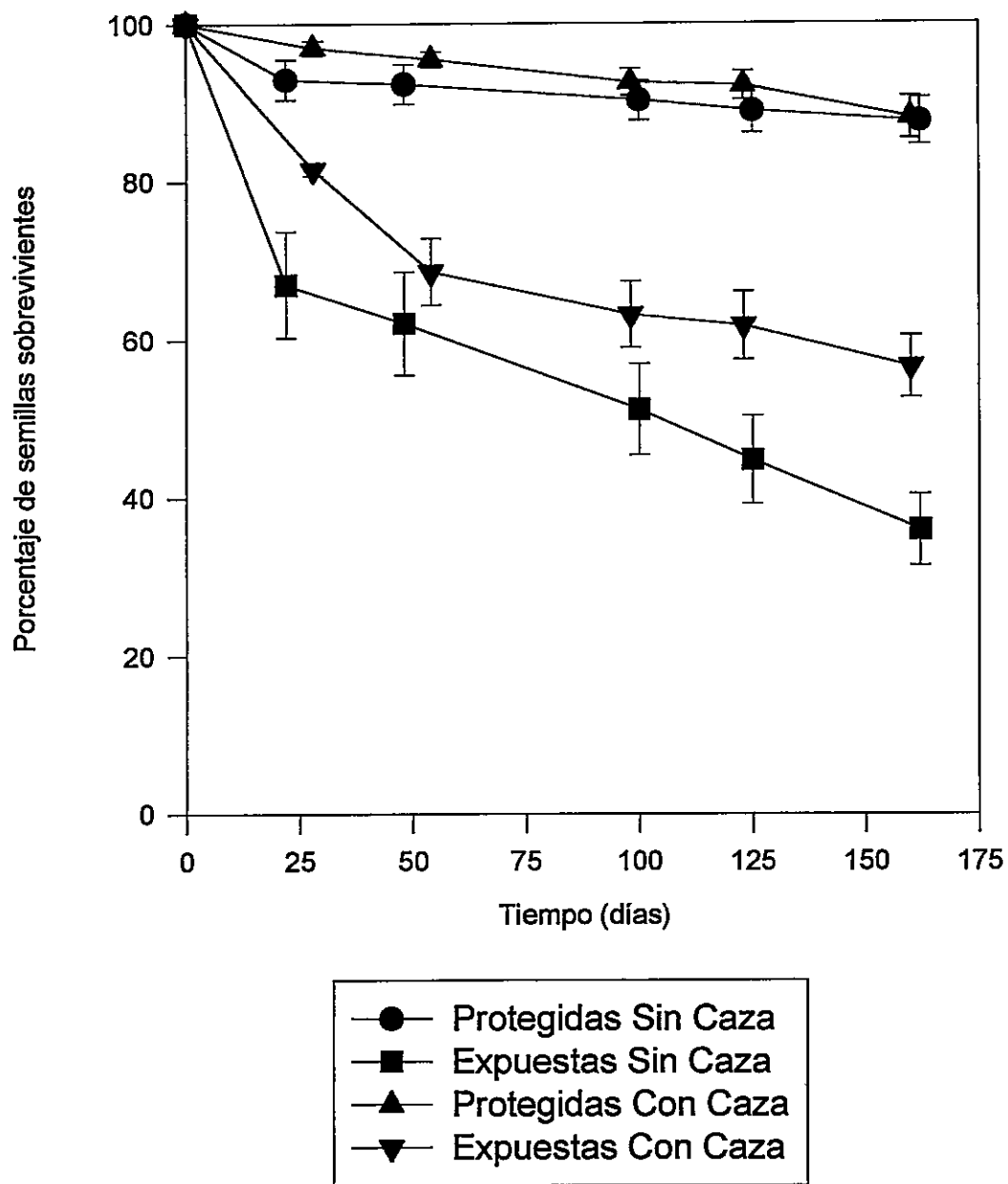


Figura 6. Supervivencia (%  $\pm$  ee) de semillas protegidas y expuestas a herbívoros en ambos sitios de estudio.



## DAÑO POR PISOTEO

El total de plántulas artificiales dañadas fue 3 veces mayor en SC que en CC: 83,7% vs 27,6%, respectivamente ( $Z=23,67$ ;  $P<0,0001$ ). El número de plántulas artificiales dañadas por acción del pisoteo de megamamíferos fue significativamente mayor 5,4 veces en SC que en CC: 78,0% vs 14,4%, respectivamente ( $Z=21,3$ ,  $P<0,0001$ ). Por otro lado, las plántulas artificiales dañadas por caída de troncos, ramas y hojas fue 1,9 veces mayor en CC que en SC: 4,3% vs 2,2%, respectivamente ( $Z=1,82$ ,  $P=0,03$ ).

En SC el porcentaje de plántulas artificiales dañadas por pisoteo fue 13,7 veces mayor que aquellas dañadas por otras causas (caída de troncos, ramas y hojas, desaparecidas y causas desconocidas): 78% vs 5,7% ( $Z=24$ ,  $P<0,0001$ ), mientras que en CC no se encontraron diferencias significativas entre estas causas: 14,4% vs 13,2% ( $Z=0,54$ ,  $P=0,29$ ).

## HERBIVORIA

El daño foliar fue estimado en un total de 505 hojas de 101 plántulas en SC, y en 990 hojas de 198 plántulas en CC, pertenecientes a 15 especies comunes a ambos sitios. Los resultados de daño foliar se analizaron a nivel de hojas, plántulas y especies.

El Índice de Herbivoría para el total de hojas fue de 1,07 para SC y 0,92 para CC. Las frecuencias de hojas con daño difirieron entre los sitios ( $X^2=10,3$ ;  $gl=1$ ;  $P<0,005$ ). El número de hojas con daño fue mayor en SC: 56,0% que en CC: 47,2% ( $X^2=43,4$ ;  $gl=1$ ;  $P<0,001$ ).

A nivel de plántulas el Índice de Herbivoría fue mayor para SC:  $1,07 \pm 0,08$  que en CC:  $0,92 \pm 0,06$  ( $Z=3,1$ ;  $P=0,001$ ). A nivel de especies, el índice de herbivoría sólo fue significativamente mayor en *Inga nobilis*. De las 15 especies estudiadas, ocho presentaron un Índice de Herbivoría mayor en SC y seis en CC, lo cual no difiere de una distribución 50:50 esperada por azar ( $Z=0,5$ ;  $P=0,3$ ) (tabla 4).

#### SOBREVIVENCIA DE PLANTULAS

La sobrevivencia de plántulas fue 1,2 veces mayor en CC que en SC: 90% vs 78% ( $Z=3,3$ ;  $P=0,0005$ ). Las curvas de sobrevivencia difirieron en ambos sitios (Fig. 7) con una mayor tasa de mortalidad en SC (LR: 12,0; gl:1;  $P<0,001$ ). Herbivoría y pisoteo fueron causas de mortalidad de plántulas igualmente importantes en ambos sitios, ocasionando la muerte de 87,5% ( $n=35$ ) de plántulas en SC y 89,5% ( $n=17$ ) en CC ( $Z=0,2$ ;  $P=0,4$ ). La causa de mortalidad del resto de las plántulas (SC:  $n=5$ ; CC:  $n=3$ ) no pudo determinarse.

Tabla 4. Índice de Herbivoría por especie. Con una prueba de Wilcoxon se compararon las muestras con  $n > 5$  plántulas.

Especie	Sin Caza		Con Caza		z	P
	IH	n	IH	n		
<i>Ampelocera ruizii</i>	1,0 ± 0,1	29	1,4 ± 0,3	10	1,5	0,07
<i>Brosimum</i> sp.	1,8 ± 0,4	2	1,0 ± 0,4	2		
<i>Brosimum cf. lactescens</i>	0,8 ± 0,1	2	0,9 ± 0,2	3		
<i>Celtis schippii</i>	0,9 ± 0,2	9	0,4 ± 0,1	2		
<i>Clarisia biflora</i>	1,9 ± 1,1	2	1,6 ± 0,4	11		
<i>Genipa americana</i>	2,6	1	1,6	1		
<i>Hasseltia floribunda</i>	0,4 ± 0,1	2	2,0 ± 0,5	5		
<i>Hyeronima alchomeoides</i>	2,0	1	1,0	1		
<i>Inga nobilis</i>	2,4 ± 0,4	6	1,1 ± 0,3	6	2,0	0,02
<i>Nectandra lonfilolia</i>	1,2 ± 0,2	13	1,9 ± 0,5	2		
<i>Pseudolmedia laevis</i>	0,8 ± 0,2	12	0,7 ± 0,1	81	0,03	0,5
<i>Rheedia</i> sp.	0,8 ± 0,2	6	0,8 ± 0,2	5	0,09	0,5
<i>Symphonia globulifera</i>	0,5 ± 0,2	7	0,6 ± 0,1	51	0,3	0,4
<i>Trichilia pallida</i>	1,5 ± 0,4	4	1,4 ± 0,3	5		
<i>Virola sebifera</i>	1,2 ± 0,3	5	1,7 ± 0,3	13	1,1	0,1

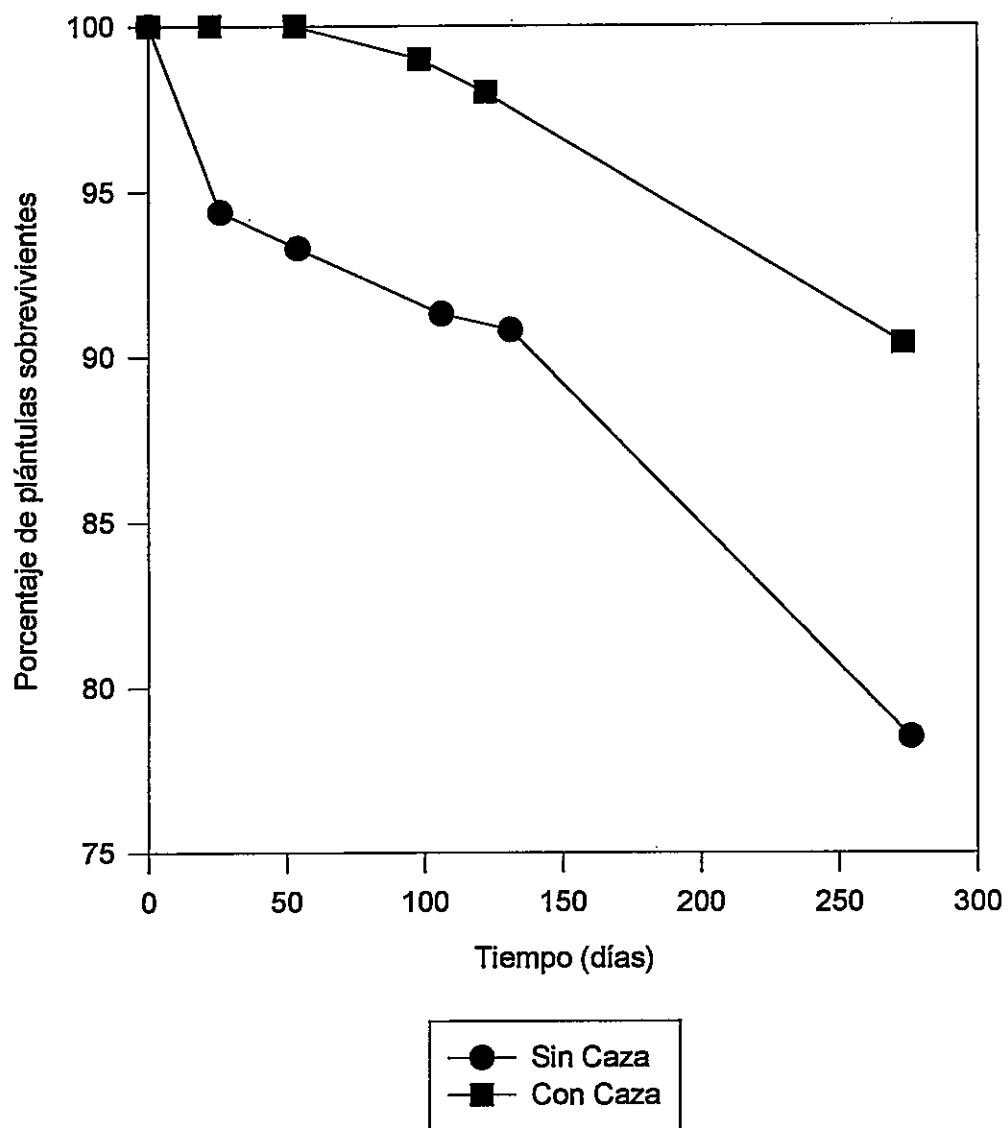


Figura 7. Supervivencia de plántulas (%) en ambos sitios de estudio.

## ESTRUCTURA DEL BOSQUE

### Abundancia

La abundancia de plántulas fue 1,1 veces mayor en SC que en CC ( $z=2,17$ ;  $P=0,015$ ) (Tabla 4) pero el porcentaje de parcelas sin plántulas, 8,3% y 10,1% en SC y CC, respectivamente, no difiere ( $z=0,67$ ;  $P=0,25$ ).

La abundancia de brinzales no difirió entre sitios ( $z=0,25$ ;  $P=0,4$ ) (Tabla 4). Tampoco difirieron los porcentajes de parcelas sin brinzales entre SC: 44,5% y CC: 43,3% ( $Z=0,22$ ;  $P=0,4$ ). La abundancia de árboles fue 1,3 veces mayor en CC que en SC ( $t=3,95$ ;  $P=0,0001$ ) (Tabla 5).

Tabla 5. Densidad de plántulas (ind/m<sup>2</sup>), brinzales (ind/m<sup>2</sup>) y árboles (ind/100 m<sup>2</sup>) por sitio.

	Sin Caza	Con Caza
Plántulas	4,21 ± 0,1	3,92 ± 0,2
Brinzales	0,82 ± 0,1	0,85 ± 0,1
Arboles	24,4 ± 0,2	32,6 ± 0,3

### Riqueza y diversidad de especies

En total se registraron 74 especies en estado de plántula, brinzal y adultos, de las cuales estuvieron 59 especies en SC y 64 en CC. De estas, 48 fueron comunes a ambos sitios (Tabla 6).

Tabla 6. Densidad absoluta de las especies presentes en estado de plántulas (ind/m<sup>2</sup>), brinzales (ind/m<sup>2</sup>) y adultos (ind/100 m<sup>2</sup>) para cada sitio. Las comparaciones fueron realizadas con Pruebas de la Mediana. P= Probabilidad en que las medianas difieren.

ESPECIE	PLANTULAS			BRINZALES			ADULTOS		
	SC	CC	P	SC	CC	P	SC	CC	P
<i>Acacia</i> sp. (1)	0,09	0,02	0,0006	0,01	0,0	0,32	0,03	0,0	0,31
<i>Acacia</i> sp. (2)	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,06	0,15
<i>Alchornea</i> sp.	0,0	0,0	-	0,0	0,04	0,02	0,0	0,1	0,15
<i>Allophylus</i> sp.	0,0	0,0	-	0,0	0,01	0,15	0,13	0,06	0,39
<i>Ampelocera ruizii</i>	0,27	0,09	0,03	0,13	0,04	0,007	0,48	0,52	0,58
<i>Annona</i> sp.	0,0	0,0	-	0,01	0,0	0,16	0,03	0,0	0,31
<i>Aspidosperma</i> sp.	0,0	0,0	-	0,006	0,0	0,32	0,1	0,06	1,0
<i>Astrocaryum gratum</i>	0,36	0,42	0,9	0,02	0,03	1,0	3,8	1,8	0,0003
<i>Attalea phalerata</i>	0,3	0,1	0,02	0,006	0,0	0,31	0,64	0,42	0,29
<i>Brosimum</i> cf. <i>lactescens</i>	0,03	0,08	0,1	0,03	0,02	0,47	0,42	0,29	0,39
<i>Brosimum</i> sp.	0,02	0,01	0,38	0,02	0,01	0,65	0,06	0,0	0,15
<i>Calophyllum brasiliense</i>	0,004	0,03	0,06	0,0	0,02	0,08	0,1	0,13	0,39
<i>Calycohyllum spruceanum</i>	0,0	0,004	0,31	0,0	0,0	-	0,03	0,06	0,55
<i>Casearia</i> sp.	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,1	0,03	0,30

(Cont.)

Tabla 6. Continuación

ESPECIE	PLANTULAS			BRINZALES			ADULTOS		
	SC	CC	P	SC	CC	P	SC	CC	P
<i>Cecropia</i> sp.	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,06	0,13	0,64
<i>Cedrela odorata</i>	0,004	0,01	0,33	0,01	0,01	0,56	0,03	0,0	0,31
<i>Celtis schippii</i>	0,05	0,03	0,25	0,02	0,05	0,12	2,68	1,06	0,005
<i>Clarisia biflora</i>	0,02	0,09	0,005	0,05	0,04	1,0	0,97	0,16	0,001
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,06	0,15
<i>Cordia</i> sp.	0,0	0,0	-	0,006	0,0	0,32	0,16	0,03	0,09
<i>Cupania</i> cf. <i>cererea</i>	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,06	0,03	0,55
<i>Chamaedorea angustisecta</i>	0,11	0,13	0,16	0,02	0,02	0,70	1,68	1,35	0,79
<i>Dendropanax arboreus</i>	0,0	0,0	-	0,006	0,0	0,32	0,13	0,0	0,04
<i>Eugenia egensis</i>	0,0	0,0	-	0,02	0,006	0,31	0,06	0,0	0,15
<i>Ficus</i> cf. <i>eximia</i>	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,1	0,1	1,0
<i>Ficus</i> sp.	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,03	0,0	0,31
<i>Gallsia integrifolia</i>	0,03	0,01	0,28	0,01	0,01	0,56	0,1	0,0	0,07
<i>Genipa americana</i>	0,004	0,004	0,98	0,0	0,006	0,32	0,0	0,03	0,31

(Cont.)

Tabla 6. Continuación.

ESPECIE	PLANTULAS			BRINZALES			ADULTOS		
	SC	CC	P	SC	CC	P	SC	CC	P
<i>Guapira</i> sp.	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,032	0,032	1,0
<i>Guarea</i> cf. <i>macrophylla</i>	0,0	0,0	-	0,006	0,0	0,32	0,13	0,0	0,04
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0,02	0,0	0,08	0,0	0,0	-	0,13	0,0	0,04
<i>Hasseltia floribunda</i>	0,01	0,04	0,14	0,01	0,05	0,15	0,1	1,3	<0,0001
<i>Hirtella triandra</i>	0,1	0,01	0,0002	0,04	0,05	0,58	1,55	1,0	0,79
<i>Hirtella</i> sp.	0,0	0,0	-	0,0	0,006	0,32	0,03	0,0	0,39
<i>Hura crepitans</i>	0,004	0,03	0,06	0,0	0,0	-	0,03	0,19	0,09
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	0,01	0,004	0,3	0,0	0,006	0,4	0,0	0,26	0,005
<i>Inga ingoides</i>	1,82	0,28	<0,0001	0,04	0,01	0,15	0,35	0,32	0,77
<i>Inga nobilis</i>	0,28	0,08	0,002	0,03	0,0	0,02	0,19	0,1	0,23
<i>Jacaratia</i> sp.	0,004	0,0	0,31	0,0	0,0	-	0,1	0,03	0,30
<i>Nectandra longifolia</i>	0,14	0,05	0,09	0,04	0,01	0,06	1,13	2,13	0,04
<i>Palicourea</i> sp.	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,16	0,08
<i>Picramnia latifolia</i>	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,48	0,03	0,001
<i>Piper</i> sp.	0,01	0,02	0,44	0,01	0,01	1,0	0,03	0,06	0,55

(Cont.)



Tabla 6. Continuación.

ESPECIE	PLANTULAS			BRINZALES			ADULTOS		
	SC	CC	P	SC	CC	P	SC	CC	P
<i>cf Pseudobombax</i> sp.	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,03	0,31
<i>Pouteria nemorosa</i>	0,0	0,01	0,09	0,0	0,0	-	0,1	0,35	0,1
<i>Pseudolmedia laevis</i>	0,03	1,27	<0,0001	0,05	0,05	0,79	0,93	4,61	<0,0001
<i>Rheedia</i> sp.	0,05	0,11	0,25	0,05	0,05	0,61	0,93	4,42	0,01
<i>Sapindus saponaria</i>	0,004	0,02	0,19	0,0	0,01	0,16	0,03	0,06	0,55
<i>Sapium longifolium</i>	0,0	0,004	0,31	0,0	0,0	-	0,19	0,16	0,72
<i>Sloanea guianensis</i>	0,004	0,0	0,31	0,006	0,01	0,56	0,77	0,45	0,17
<i>Socratea exorrhiza</i>	0,0	0,008	0,16	0,0	0,0	-	0,0	0,13	0,04
<i>Spondias mombin</i>	0,01	0,0	0,15	0,0	0,01	0,32	0,06	0,13	0,64
<i>Swartzia jorori</i>	0,0	0,0	-	0,006	0,0	0,32	0,06	0,0	0,31
<i>Syagrus sancona</i>	0,004	0,0	0,31	0,0	0,0	-	0,13	0,0	0,08
<i>Symphonia globulifera</i>	0,03	0,51	<0,0001	0,0	0,07	0,0007	0,42	1,16	0,005
<i>Talisia hexaphylla</i>	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,13	0,15

(Cont.)

Tabla 6. Continuación

ESPECIE	PLANTULAS			BRINZALES			ADULTOS		
	SC	CC	P	SC	CC	P	SC	CC	P
<i>Terminalia oblonga</i>	0,004	0,0	0,31	0,01	0,0	0,16	0,03	0,03	1,0
<i>Tocoyena</i> sp.	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,032	0,31
<i>Trichilia pallida</i>	0,03	0,1	0,14	0,06	0,0	0,002	1,36	0,19	<0,0001
<i>Trichilia pleeana</i>	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,06	0,15
<i>Trichilia</i> sp.	0,0	0,18	<0,0001	0,0	0,18	<0,0001	0,0	5,55	<0,0001
<i>Triplaris americana</i>	0,004	0,0	0,31	0,0	0,0	-	0,45	0,06	0,002
<i>Unonopsis floribunda</i>	0,0	0,0	-	0,006	0,0	0,32	0,19	0,03	0,09
<i>Virola sebifera</i>	0,07	0,16	0,01	0,04	0,01	0,15	1,87	0,45	0,005
<i>Xylopia ligustrifolia</i>	0,28	0,01	0,14	0,01	0,0	0,16	0,32	0,19	0,76
<i>Zanthoxylum</i> sp.	0,0	0,004	0,33	0,0	0,0	-	0,03	0,0	0,31
<i>Zygia cauliflora</i>	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,19	0,32	1,0
Sp 1	0,0	0,0	-	0,0	0,04	0,02	0,0	1,19	0,0006
Sp 2	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,13	0,07

(Cont.)

Tabla 6. Continuación

ESPECIE	PLANTULAS			BRINZALES			ADULTOS		
	SC	CC	P	SC	CC	P	SC	CC	P
Sp 3	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,03	0,0	0,31
Sp 4	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,03	0,0	0,31
Sp 5	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,45	0,01
Sp 6	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,03	0,31
Sp 7	0,0	0,0	-	0,0	0,0	-	0,0	0,03	0,31
TOTAL DE ESPECIES	35	34		32	30		57	58	

A nivel de plántulas, se registraron 41 especies, de las cuales 35 especies se encontraron en SC y 34 especies en CC, con 28 especies comunes a ambos sitios (Tabla 6). El número medio de especies por parcela no difirió entre SC:  $2,2 \pm 0,1$  y CC:  $2,3 \pm 0,1$  ( $Z=0,37$ ;  $P=0,4$ ). Tampoco difirió el porcentaje de parcelas dominada con una especie, 21,8% y 21,4% en SC y CC, respectivamente ( $Z=0,124$ ;  $P=0,45$ ). La densidad absoluta de las especies comunes a ambos sitios fue mayor en SC en seis especies y en CC en cinco especies. Las demás especies no presentaron diferencias significativas entre los sitios (Tabla 6).

A nivel de brinzales, se registraron 43 especies, encontrándose 32 especies en SC y 30 especies en CC, con 19 especies comunes a ambos sitios (Tabla 6). El número medio de especies por parcelas no difirió entre sitios (SC:  $0,8 \pm 0,1$  vs CC:  $0,8 \pm 0,1$ ;  $z=0,42$ ;  $P=0,3$ ). El porcentaje de parcelas con una especie tampoco difirió entre sitios (SC: 39,0% y CC: 36,6%;  $Z=0,45$ ;  $P=0,32$ ). La densidad absoluta de las especies comunes a ambos sitios fue mayor en SC en dos especies y en CC en cuatro especies (Tabla 6).

El número total de especies registradas de adultos fue 74, de las cuales 57 se encontraron en SC y 58 en CC, con 41 especies comunes a ambos sitios. De las especies comunes, 11 presentaron mayor densidad absoluta en SC y ocho en CC (Tabla 6).

En SC, la especie en estado de plántula con mayor densidad absoluta fue *Inga ingoides* ( $1,82 \text{ ind/m}^2$ ); le siguen en importancia *Astrocaryum gratum* ( $0,36 \text{ ind/m}^2$ ), *Attalea phalerata* ( $0,30 \text{ ind/m}^2$ ), *Inga nobilis* ( $0,28 \text{ ind/m}^2$ ), *Xylopia ligustrifolia* ( $0,28 \text{ ind/m}^2$ ) y *Ampelocera ruizii* ( $0,27 \text{ ind/m}^2$ ). Con respecto a brinzales, *A. ruizii* presentó la mayor densidad absoluta ( $0,13 \text{ ind/m}^2$ ), las demás especies presentaron densidades menores a  $0,06 \text{ ind/m}^2$ . Entre los adultos, la especie más abundante fue *A. gratum* ( $3,8 \text{ ind}/100 \text{ m}^2$ ),

seguida en importancia por *Celtis schippii* (2,68 ind/100 m<sup>2</sup>), *Virola sebifera* (1,87 ind/100 m<sup>2</sup>), *Chamaedorea angustisecta* (1,68 ind/100 m<sup>2</sup>), *Hirtella triandra* (1,55 ind/100 m<sup>2</sup>), *Trichilia pallida* (1,35 ind/100 m<sup>2</sup>) y *Nectandra longifolia* (1,13 ind/100 m<sup>2</sup>) (Tabla 6).

En CC, la especie de plántula más abundante fue *Pseudolmedia laevis* (1,27 ind/m<sup>2</sup>), seguida por *Symphonia globulifera* (0,51 ind/m<sup>2</sup>), *A. gratum* (0,42 ind/m<sup>2</sup>) e *I. ingoides* (0,28 ind/m<sup>2</sup>). La especie más abundante en estado de brinzal fue *Trichilia* sp. (0,18 ind/m<sup>2</sup>), las demás especies presentaron densidades menores a 0,08 ind/m<sup>2</sup>. En estado adulto, las especies más abundantes fueron *Trichilia* sp. (5,55 ind/m<sup>2</sup>), *P. laevis* (4,61 ind/m<sup>2</sup>), *Rheedia* sp. (4,42 ind/m<sup>2</sup>) y *N. longifolia* (2,13 ind/m<sup>2</sup>) (Tabla 6).

En SC, las abundancias de las especies en estado de adulto estuvo positivamente correlacionada tanto con sus abundancias en estado de plántulas ( $r_s=0,52$ ,  $P<<0,001$ ) como de brinzales ( $r_s=0,56$ ,  $P<<0,001$ ). Asimismo, la abundancia de brinzales estuvo positivamente correlacionada con la abundancia en estado de plántulas ( $r_s=0,66$ ,  $P<<0,001$ ).

Igualmente, en CC la abundancia de especies en estado de adulto estuvo positivamente correlacionada con la abundancia de plántulas ( $r_s=0,60$ ,  $P<<0,001$ ) y de brinzales ( $r_s=0,49$ ,  $P<<0,001$ ). Asimismo, la abundancia de brinzales estuvo positivamente correlacionada con la abundancia de plántulas ( $r_s=0,63$ ,  $P<<0,001$ ).

Sin embargo, hay especies en las cuales existen notorias diferencias entre su abundancia como adulto y plántula o brinzal. Por ejemplo *A. ruizzi*, *I. ingoides* e *I. nobilis* presentan igual densidad de adultos en ambos sitios pero la densidad de plántulas es

mayor en SC; *Astrocaryum gratum* presenta mayor densidad de adultos en SC, sin embargo la densidad de plántulas no difiere entre sitios; *Clarisia biflora* tiene mayor densidad de adultos en SC sin embargo la densidad de plántulas es mayor en CC (Tabla 6).

Los bosques de SC y CC presentaron elevada similitud entre la abundancia de especies en estado adulto ( $r_s=0,61$ ,  $P<<0,001$ ), brinzal ( $r_s=0,47$ ,  $P<0,001$ ) y plántula ( $r_s=0,76$ ,  $P<0,001$ ).

La diversidad de especies para cada estado de desarrollo por sitio resultaron diferentes (Kruskal-Wallis=294,6;  $gl=7$ ;  $P<0,00001$ ). En SC y CC, la diversidad de especies de adultos no difirió de la de brinzales y fue mayor que la de plántulas (Tabla 7). La razón diversidad plántulas/diversidad de adultos fue mayor en CC que en SC, 0,84 y 0,71, respectivamente, lo cual indica que la diferencia de diversidad entre adultos y plántulas fue mayor en SC que en CC.

Tabla 7. Diversidad de especies. Los valores corresponden a la media ( $\pm$  ee) de la diversidad de especies y número de especies para cada estado de desarrollo por sitio. Las líneas unen los valores de diversidad de especies que no difieren significativamente (Prueba Q a posteriori,  $\alpha < 0,05$ ).

ESTADO DE DESARROLLO	Adulto		Brinzal		Adulto		Brinzal		Plántula		Plántula	
	SC	CC	SC	CC	SC	CC	SC	CC	SC	CC	SC	CC
Media $\pm$ ee	4,471 $\pm$ 0,01	4,203 $\pm$ 0,01	4,328 $\pm$ 0,02	4,073 $\pm$ 0,02	4,203 $\pm$ 0,01	4,073 $\pm$ 0,02	4,073 $\pm$ 0,02	3,504 $\pm$ 0,02	3,504 $\pm$ 0,02	3,136 $\pm$ 0,02	3,136 $\pm$ 0,02	3,136 $\pm$ 0,02
Número de especies	57	58	32	30	58	30	30	34	34	35	35	35
Índice de Shannon-Wiener	4,549	4,275	4,463	4,2CC	4,275	4,2CC	4,2CC	3,607	3,607	3,225	3,225	3,225

## DISCUSIÓN

Las actividades realizadas por los Chimane en CC ocasionan cambios en la composición y abundancia de las especies de herbívoros mayores de 1kg. Las especies más sensibles, a juzgar por su completa desaparición de CC en contraparte con su elevada abundancia en SC resultan ser *Tayassu pecari*, *Alouatta seniculus* y *Ateles paniscus*. Por otro lado, *Cebus apella*, *Saimiri boliviensis*, *Mazama gouazoubira*, *Nasua nasua* y *Pecari tajacu* presentan menores densidades en CC, sin embargo las abundancias de *Agouti paca*, *Dasybus novemcinctus* y *Leopardus pardalis* se encuentran incrementadas.

En la EBB, *P. tajacu* y *T. pecari* representan casi la cuarta parte del total de animales cazados por los Chimane. Colonos y Chimane prefieren cazar *T. pecari* que *P. tajacu* debido a su mayor volumen de carne y tamaño de tropa, y por su valor simbólico (Chicchón 1992, Painter 1995). Esto ha ocasionado la extinción local de *T. pecari* en CC y en otras áreas de bosques cercanas a asentamientos Chimane antiguos (Chicchón 1992), como así también en otros bosques neotropicales donde la fragmentación del hábitat también es una causa importante de defaunación (Dirzo & Miranda 1991, Timm 1994, Peres 1996). *Pecari tajacu*, a diferencia de *T. pecari*, puede habitar zonas cercanas a los asentamientos humanos debido a que son menos detectables por ser más tímidos y tener tropas más pequeñas, pueden sobrevivir en una variedad de tipos de vegetación, se adaptan a distintas condiciones y son atraídos por los cultivos y áreas en barbecho



(Kiltie & Terborgh 1983, Chicchón 1992, Peres 1996). Todo esto explicaría la presencia de *P. tajacu* en CC a pesar de la presión de caza ejercida por los Chimane.

Especies también muy cazadas por los Chimane son *A. seniculus* y *A. paniscus* (García & Tarifa 1991, Painter et al. 1995; obs. pers.). Referencias locales indican que estas dos especies desaparecieron de CC hace aproximadamente 10 años. *Ateles paniscus* presenta tasas de reclutamiento muy bajas, lo cual la hace especialmente vulnerable a la caza (Einsenberg 1989: 255), encontrándose con tamaños poblacionales reducidos o extinta localmente también en otros bosques del Neotrópico (Peres 1990).

Especies de menor tamaño a las mencionadas anteriormente como *C. apella*, *S. boliviensis* y *N. nasua* no son especies de caza deseadas, sin embargo siempre que son encontradas son cazadas y muchas veces representan la única fuente de proteína que los Chimane llevan a sus familias, debido a la dificultad de encontrar animales de mayores tallas (obs. pers.). *Mazama gouazoubira* también es una especie de interés para la caza, pero con menos frecuencia que otras especies, debido a que sus hábitos son principalmente nocturnos ya que los Chimane cazan preferentemente de día (Chicchón 1992).

Los incrementos en las abundancias de otras especies en CC, a pesar que también soportan presión de caza (i.e. *A. paca*) puede atribuirse a que son atraídas por los cultivos, especialmente la "yuca" (Chicchón 1992). Aumentos en la abundancia de algunas especies en otros bosques neotropicales son atribuidos a causas similares (Redford & Robinson 1987, Timm 1994). Por otro lado, la mayor abundancia de *L. pardalis* puede estar relacionada al incremento de una de sus presas, *A. paca*.

En síntesis, los Chimane afectan la megafauna del bosque adyacente a sus asentamientos en forma directa a través de la caza e indirectamente a través de la instalación de áreas de cultivo. La caza es la principal causa de defaunación, la cual es selectiva prefiriendo aquellas especies de talla grande y de actividad diurna, lo cual coincide con el impacto de la caza en otros bosques del Neotrópico (Redford & Robinson 1987, Redford 1992). De esta forma los Chimane producen un bosque "parcialmente vacío" de megafauna y no un bosque "totalmente vacío" como el ocasionado por la caza, fragmentación y área reducida en los Tuxtlas, o por caza e insularidad en las islas pequeñas y medianas del lago Gatun, donde la composición y abundancia de las especies de megaherbívoros han sido fuertemente afectadas, extinguiéndose localmente la mayoría de las especies (Dirzo & Miranda 1991, Asquith et al. 1997).

Los cambios en composición y abundancia de las especies de megaherbívoros en CC se traducen en alteraciones de funciones tales como herbivoría, depredación de semillas y pisoteo de plántulas, realizadas por ellas, las cuales serán detalladas a continuación.

La disminución y ausencia de los principales depredadores de semillas de *A. gratum*, tales como *C. apella*, *P. tajacu* y *T. pecari*, determina la disminución en las tasas de depredación en CC. *Tayassu pecari* fue especialmente importante en la diferencia de las tasas de depredación de semillas entre ambos sitios. Su elevada biomasa (aprox. 30 kg), grupos mayores a 50 individuos y su evidente preferencia por el consumo de semillas de *A. gratum* (obs. pers.), sugieren que su ausencia de CC se traduce en los cambios observados. En base a observaciones de campo, referencias locales y bibliográficas (Kiltie 1981, Kiltie & Terborgh 1983, Bodmer 1991, Painter et al. 1995), es posible también inferir

que la depredación de otras semillas, especialmente de tamaño grande (> 2 cm), por *T. pecari* debe estar también afectada de manera similar. La disminución de la depredación de semillas en CC concuerda con la disminución de la depredación de algunas especies de semillas en las islas del lago Gatun en relación a áreas continentales adyacentes en Panamá, donde la megafauna es más abundante (De Steven & Putz 1984, Sork 1987, Asquith et al. 1997). En una comparación similar entre IBC con Cocha Cashu no se encontraron diferencias en la depredación de semillas, a pesar de las mayores abundancias de herbívoros de tamaño medio en IBC (Terborgh & Wright 1994). Posiblemente la presencia de *T. pecari* en Cocha Cashu podría haber sido determinante para compensar las mayores abundancias de las demás especies de herbívoros en IBC.

La defaunación ocasionada por los Chimane en CC también produce disminución en el daño de plántulas por acción del pisoteo. *Tayassu pecari* parece, nuevamente, ser la especie más importante en establecer las diferencias entre ambos sitios. En SC los mayores porcentajes de plántulas dañadas por pisoteo ocurrieron durante el período de inundación del bosque (Período inundado= 68,3%, Período no inundado= 32,2%;  $Z=7,87$ ,  $P=1,73 \times 10^{-15}$ ), durante el cual *T. pecari* estuvo presente en abundancia. Los menores índices de pisoteo en CC son similares a los observados en La Selva, Costa Rica, los cuales podrían ser resultado de la ausencia de *T. pecari* y la baja abundancia de *Mazama americana* y *Tapirus bairdii* en La Selva (Timm 1994). La menor tasa de daño por pisoteo de las plántulas artificiales en CC, coincide con la mayor sobrevivencia de plántulas naturales registrada en este sitio, lo que sugiere que el pisoteo es una de las principales causas de mortalidad de plántulas. Por otra parte, aunque todas las plántulas naturales estarían expuestas al mismo riesgo de daño, las respuestas diferirían según la

habilidad que presente cada especie para recuperarse (Clark & Clark 1989), por lo que la ausencia de herbívoros grandes en CC, liberaría especialmente a las especies cuyas plántulas fueran más vulnerables al efecto del pisoteo, incrementando su sobrevivencia y abundancia.

Otro agente de mortalidad de plántulas es el daño ocasionado por la caída de hojas, ramas y troncos (Clark & Clark 1989, 1991), el cual no parece ser muy importante en la EBB cuando se compara con la Selva (Tabla 8), posiblemente debido a que estos agentes están correlacionados con la precipitación y La Selva presenta el doble de la precipitación media anual de la EBB (Clark & Clark 1989, Miranda et al. 1991).

La herbivoría, tanto a nivel foliar como de plántulas también es menor en CC, pero debido a que las especies responsables del daño no pudieron ser identificadas, este resultado no puede ser explicado solamente por la defaunación este sitio. El daño más frecuente fue menor a 6% del área foliar, lo cual sugiere que los principales herbívoros responsables del mismo serían invertebrados (Lowman 1984). Sin embargo, esto no invalida las predicciones; la disminución de herbivoría en CC debería traducirse en una mayor sobrevivencia de hojas y plántulas (De la Cruz & Dirzo 1987, Núñez-Farfán & Dirzo 1989, Dirzo & Miranda 1991, Marquis & Braker 1994), resultando en un aumento de la densidad de plántulas de aquellas especies más apetecidas por los herbívoros.

En síntesis, la defaunación realizada por los Chimane y especialmente el efecto de la extinción local de *T. pecari*, reduce la depredación de semillas, pisoteo y posiblemente herbivoría. Los micromamíferos no se evidenciaron como posibles agentes compensatorios de densidad de megaherbívoros en CC como lo postulado para Cocha Cashu (Perú) e islas pequeñas del Lago Gatun (Panamá), donde los roedores (< 1 kg)

tendrían importantes roles como depredadores de semillas y herbívoros (Terborgh & Wright 1994, Asquith et al. 1997).

Las disminuciones de las funciones estudiadas serían conjuntamente las responsables del incremento de la sobrevivencia de plántulas registrada en CC. Sin embargo, esto no conduce a un incremento de la densidad total de plántulas, como en los Tuxtlas (Dirzo & Miranda 1991); por el contrario, CC presentó menor densidad de plántulas que el sitio control (SC).

Por lo tanto, las predicciones no se cumplen cabalmente en lo que se refiere al incremento de la densidad de plántulas totales. Ello no indica que los efectos del "síndrome del bosque vacío" están ausentes en CC, debido a que las predicciones se cumplen a nivel poblacional y de grupos de especies. Por ejemplo, *A. gratum* tuvo menores tasas de depredación de semillas en CC, lo cual explicaría que la densidad de plántulas no difiere entre sitios, a pesar de presentar menor abundancia de adultos que en SC (Tabla 6) y que las distribuciones de los adultos por clases diamétricas no difieren entre sitios ( $D_{Max} = 0,07$ ;  $P < 0,05$ ). Un caso semejante es *Clarisia biflora*, que presenta mayor abundancia de plántulas en CC, a pesar de que la abundancia de adultos fue menor en este sitio (Tabla 6) y las distribuciones de los adultos por clases diamétricas no difieren entre sitios ( $D_{Max} = 0,17$ ;  $P < 0,05$ ). Al igual que para *A. gratum*, referencias locales indican que las semillas de *C. biflora* son muy apetecidas por *T. pecari* y *P. tajacu*. Ambas especies presentan semillas grandes ( $> 2$  cm) y debido a las numerosas ventajas que les confiere su tamaño, su germinación se vería favorecida en hábitats de sotobosque (Foster 1986), incrementando así sus densidades en ausencia de sus depredadores de semillas. Tasas disminuidas de depredación de semillas de

*Gustavia superba* y *Dipteryx panamensis* resultaron también en aumentos de la densidad de plántulas de estas especies en Panamá (De Steven & Putz 1984, Sork 1987). Así, los aumentos en densidad de plántulas por efecto de la disminución en la depredación de sus semillas se evidencian a nivel poblacional y, en el caso de la EBB, esto se podría extrapolar a otras especies, principalmente con semillas de tamaño grande (>2 cm) consumidas por los grandes depredadores de semillas. Este resultado sería similar a los incrementos de abundancias de plántulas de semillas grandes encontrado en los Tuxtlas (Dirzo & Miranda 1990). La misma inferencia puede realizarse para aquellas especies cuyas hojas o plántulas son muy apetecidas por megaherbívoros y aquellas más vulnerables al pisoteo. Por lo anterior, el efecto de la defaunación ocurrida en CC sí incrementaría la sobrevivencia y densidad de plántulas, pero sólo de aquellas especies afectadas más fuertemente por los herbívoros grandes, pero no llegaría a incrementar la densidad total de plántulas de la comunidad.

Es necesario tener en cuenta que las interacciones disminuídas en CC (depredación de semillas, herbivoría y pisoteo) son sólo algunas de las interacciones que estarían alteradas como consecuencia de la defaunación. Para comprender más cabalmente el "síndrome del bosque vacío", es importante considerar otras interacciones que pueden resultar afectadas por la pérdida de megaherbívoros en CC. Por ejemplo, la dispersión de semillas se encontraría afectada como consecuencias de la ausencia o disminución de las poblaciones de los grandes dispersores de semillas; esta interacción fue considerada en la caracterización del "bosque vacío" (Redford 1992), pero aún no ha sido evaluada en estudios empíricos en bosques del Neotrópico.

La dispersión de semillas juega un rol especialmente importante en la estructuración de las comunidades tropicales (Kubitzki 1985, Chapman & Chapman 1994) favoreciendo a las poblaciones de semillas dispersadas a través de la disminución de las tasas de depredación en las cercanías de los árboles parentales e incrementando el éxito de germinación (Janzen 1970, Howe & Smallwood 1982, Herrera 1989). Por tanto se podría esperar que la disminución de la función de dispersión de semillas por megaherbívoros, disminuya las abundancias de las especies cuya dispersión depende principalmente de especies ausentes o en menor densidad en CC.

Un ejemplo de este efecto es *Inga ingoides*. Los frutos de esta especie son consumidos por *A. paniscus*, *S. boliviensis* y *C. apella* y sus semillas son defecadas viables por lo menos por *A. paniscus* (Mendez & Pacheco en preparación). Al parecer estas especies de primates aceleran la germinación de *I. ingoides* al liberar las semillas de la vaina (L. Pacheco, com. pers.). Esto explicaría la menor abundancia de plántulas de esta especie en CC, a pesar de que la densidad de árboles en el dosel y las distribuciones de individuos adultos por clases diamétricas no difieren entre los sitios ( $D_{Max} = 0,1$ ;  $P < 0,05$ ) (Tabla 6), y la depredación de semillas de *I. ingoides* por *Atta* sp. y otros insectos es menor en CC (L. Pacheco, com. pers.). Casos semejantes son *Ampelocera ruizii* e *Inga nobilis* (igual abundancia de adultos en ambos sitios, pero menor abundancia de plántulas en CC), y *Nectandra longifolia* y *Rheedia* sp. (mayor densidad de adultos en CC, pero las densidades de plántulas no difieren entre sitios) (Tabla 6) cuyos frutos también son consumidos por *A. paniscus* (Mendez & Pacheco, en preparación). Los primates son dispersores eficientes de semillas, defecando en estado viable alrededor del 60% de las semillas que consumen (Kubitzki 1985, Chapman 1989), por tanto es importante

considerar a estas especies, muy vulnerables a extinción local, en los estudios acerca de los cambios de abundancias de las plántulas como consecuencia de la defaunación, además de los megamamíferos depredadores de semillas, folívoros y aquellos que dañan las plántulas al pisarlas.

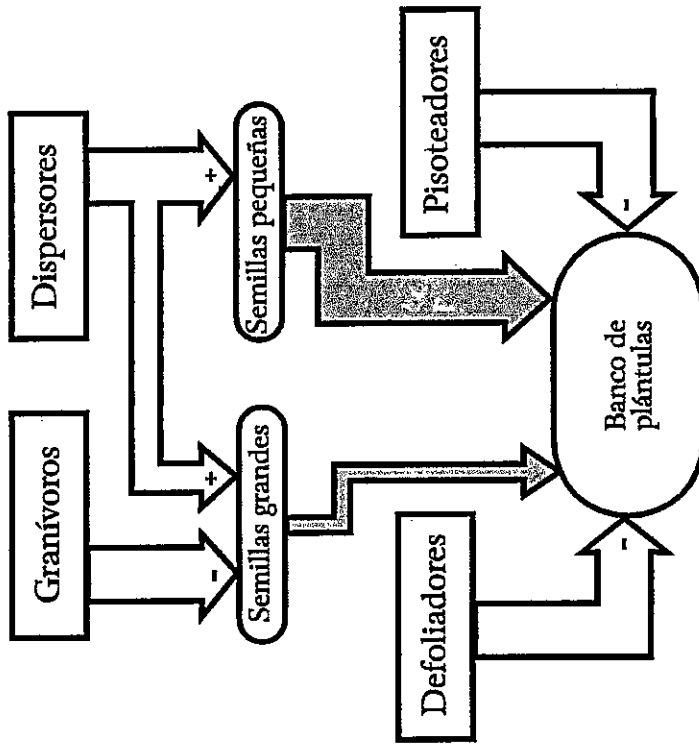
En síntesis, la defaunación producida en el sitio CC ocasionaría por una parte, que algunas especies de plántulas incrementen sus tamaños poblacionales como consecuencia de las disminuciones de las presiones de depredación de semillas, herbivoría y pisoteo, y por otra, que algunas especies de plántulas reduzcan sus tamaños poblacionales debido a la disminución de la dispersión de sus semillas. Esto indicaría que la densidad total de plántulas en CC sería el resultado de incrementos de algunas y disminuciones de otras poblacionales (Fig. 8). De esta forma, los cambios en las densidades totales de plántulas serían muy difíciles de predecir.

La distribución en las abundancias de las especies determina la diversidad de especies de la comunidad (medida por el índice de Shannon-Wiener). Dirzo & Miranda (1991) encontraron que la ausencia de grandes herbívoros producía una disminución de la diversidad de plántulas con respecto a la diversidad de adultos, resultado que no se encontró en este estudio. Al menos dos mecanismos no excluyentes podrían explicar este resultado.

Por un lado, se esperaba una disminución de diversidad de las especies de plántulas, basándose en que las especies que se liberaban de los efectos de los herbívoros, incrementarían sus abundancias haciéndose dominantes en la comunidad. Estos incrementos de las abundancias ocurren en CC, pero estos cambios no se detectan con el índice de Shannon-Wiener debido a que, los cambios en las abundancias de las



$t_1 = \text{SIN CAZA}$



$t_2 = \text{CON CAZA}$

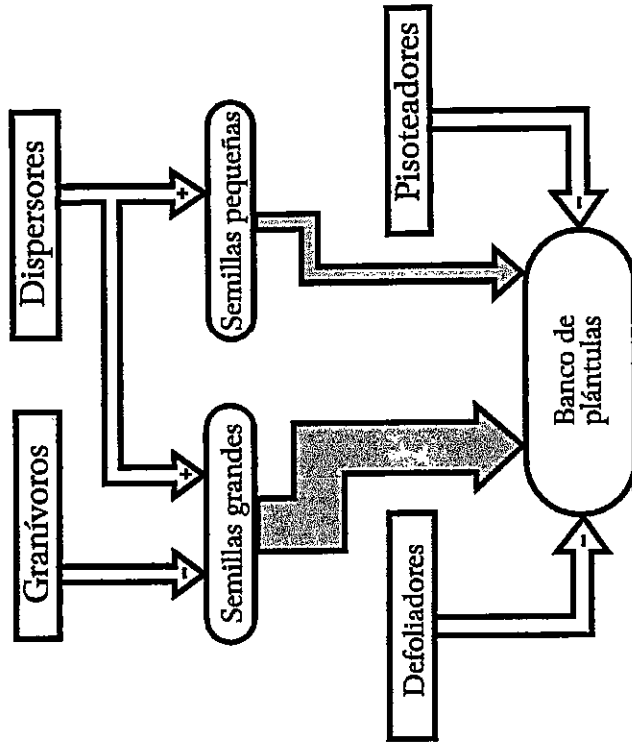


Figura 8. Modelo que representa las interacciones (flechas blancas) entre megaherbívoros (> 1 kg) (cajas rectangulares) y sus recursos (cajas elípticas) en un bosque tropical con su megafauna bien representada ( $t_1 = \text{SC}$ ) y luego de su defaunación ( $t_2 = \text{CC}$ ). Las flechas sombreadas representan los flujos. Al hacer la comparación  $t_1$  con  $t_2$ , el mayor tamaño de las flechas indica mayor intensidad de las interacciones y flujos.

especies no son siempre incrementos, sino que algunas especies que son dominantes en SC disminuyen su abundancia en CC. Es decir, las especies dominantes en SC son reemplazadas por otras especies dominantes en CC y el resultado del índice no varía.

Entonces, el índice de Shannon-Wiener no es el adecuado para medir los cambios en la estructura de la comunidad como consecuencia de la defaunación. Esto refuerza la apreciación de Harper (1969) en sentido que, "ninguna simple generalización puede hacerse acerca del rol de los herbívoros en la diversidad de la vegetación y pueden encontrarse situaciones en que la actividad de los herbívoros decrece o incrementa la diversidad de especies". Es importante enfatizar que, la toma de decisiones en conservación basándose en los resultados del índice de diversidad puede conducir a serios errores, subestimando los cambios que están ocurriendo en el interior de la comunidad. Es decir, el uso del índice de diversidad en este trabajo llevaría a inferir que, las especies extintas o disminuídas no intervienen modificando las densidades de las poblaciones de plantas, cuando aquí quedó demostrado que sí son importantes en la estructuración del bosque.

Otra explicación sería que las alteraciones en los procesos estudiados no resultan determinantes en la diversidad de especies debido a que existirían "niveles de defaunación", y que las actividades de caza realizada por los Chimane en CC producen un bosque "parcialmente vacío", donde las alteraciones de los procesos ocasionan cambios en la estructura del bosque, pero no llegan a manifestarse en disminuciones importantes de la riqueza y diversidad de especies como los encontrados en Los Tuxtlas donde los niveles de defaunación son mayores (Dirzo & Miranda 1991).

En la EBB existirían distintos "niveles de defaunación" en los bosques adyacentes a otros asentamientos Chimane, los cuales serían niveles bajos de defaunación en bosques adyacentes a asentamientos recientes y altos en bosques cercanos a asentamientos antiguos y/o centros urbanos donde la fauna es comercializada (Chicchón 1992, Painter 1995). El área de caza de los Chimane varía entre 30-90 km<sup>2</sup> por asentamiento, pero el 90% de la caza tiene lugar en un área de 10 km<sup>2</sup>. Esto se debe a que la caza sólo se realiza en el momento en que el alimento escasea, por lo que generalmente las salidas de caza no duran más que un día, resultando que un cazador pasa fuera de su casa un promedio 7,2 horas recorriendo 11 km en promedio en busca de carne, por lo menos una vez a la semana (Chicchón 1992). Estas áreas defaunadas estarían desprovistas casi totalmente de inmigración de fauna desde áreas de bosque no afectadas por la caza, debido a que la actividad de caza ahuyentaría a las especies más perseguidas por el hombre (C. Mayto, com. pers.). Esto indicaría que estas áreas se mantendrían en un proceso de defaunación creciente mientras el asentamiento permanezca en el sitio, y con la posibilidad de recuperarse una vez que la caza se hace ineficiente y los Chimane optan por cambiar de sitio. Todo esto permite postular que los diferentes "niveles de defaunación" encontrados en los bosques cercanos a los asentamientos Chimane producirían distintos grados de cambio en el funcionamiento, composición y estructura del bosque, resultando en un paisaje donde alternarían "parches de bosques con diferentes niveles de vaciamiento" en una matriz de bosque con la megafauna bien representada. La inmigración de fauna desde bosques externos a la EBB ocurrirían sólo a través de un angosto corredor, cuya existencia se encuentra amenazada por efecto de la colonización humana. Con los incrementos poblacionales actuales de la

comunidad Chimane en la EBB y la creciente aislación de la Reserva es esperable que los parches de vaciamiento de fauna incrementen en el tiempo.

En los bosques del Neotrópico donde se han estudiado las consecuencias de la reducción de megaherbívoros se han registrados cambios comunes en todos los sitios. La disminución de las funciones realizadas por los megaherbívoros ocurrió en todos los casos de estudio, aunque en algunos también se evidencian efectos compensatorios por micromamíferos ("d" y "e", Tabla 8). Incrementos en la sobrevivencia y densidad de plántulas también han sido registrados en varios sitios de estudio, sin embargo disminuciones de las abundancias de las poblaciones de plántulas sólo han sido indicadas en este estudio (Tabla 8). Los cambios a nivel comunitario sólo han sido estudiados en dos trabajos presentando resultados contradictorios (Tabla 8), posiblemente debido a que los cambios en las abundancia de las especies no son sólo incrementos sino también disminuciones, lo cual puede producir diversos cambios en la diversidad de especies, muy difíciles de predecir. Todo lo mencionado permite concluir que "el síndrome del bosque vacío" se manifiesta como un fenómeno recurrente a nivel funcional y poblacional en los bosques estudiados, sin embargo las respuestas a nivel comunitario resultan más complejas de predecir y evaluar.

- Tabla 8. Evidencias pertinentes al "Síndrome del bosque vacío" en bosques Neotropicales.
- a) Isla de Barro Colorado (IBC) vs áreas continentales adyacentes (Cont) (De Steven & Putz 1984).
  - b) IBC vs Cont (Sork 1987).
  - c) Montes Azules (MA) vs Los Tuxtlas (LT) (Dirzo y Miranda 1991)
  - d) IBC vs Cocha Cashu (CoCa) (Terborgh & Wright 1994).
  - e) IBC, Cont, IP (islas pequeñas) e IM (islas medianas), (Asquith et al. 1997)
  - f) SC (Sin caza), CC (Con caza) (Este estudio).

Los sitios con mayor abundancia de megaherbívoros fueron indicados en letra negrita.

COMPARACIONES ENTRE SITIOS	OBJETO DE ESTUDIO	NIVELES DE ORGANIZACION												
		FUNCIONAL				POBLACIONAL			COMUNITARIO					
		Depredación semillas	Herbivoría foliar	Pisoteo plántulas	Sobrevivencia plántulas	Densidad plántulas	Sobrevivencia plántulas	Densidad plántulas	Sobrevivencia plántulas	Densidad plántulas	Diversidad plántulas			
a) IBC vs Cont. (Panamá)	<i>Dipteryx panamensis</i>	IBC > Cont.				IBC < Cont.								
b) IBC vs Cont (Panamá)	<i>Gustavia superva</i>	IBC > Cont			IBC < Cont	IBC < Cont.								
c) MA vs LT (México)	Comunidad		MA > LT							MA < LT		MA < LT		MA < LT
d) IBC (Panamá) vs CoCa (Perú)	<i>Dipteryx panamensis</i>	IBC = CoCa				IBC < CoCa								
e) IBC, Cont, IM e IP (Panamá)	<i>Dipteryx panamensis</i> , <i>Gustavia superva</i> , <i>Virola nobilis</i>	IP > IM > IBC > Cont			IP < IM < Cont < IBC									
f) SC vs CC (Bolivia)	Comunidad	SC > CC	SC > CC?	SC > CC		SC > CC SC < CC				SC < CC	SC > CC	SC > CC	SC < CC	SC = CC

Una mayor comprensión de los cambios producidos en la vegetación como consecuencia de la remoción de megaherbívoros en los bosques del Neotrópico, requiere de un análisis más detallado a nivel de especie donde se contemple el máximo de información de historia natural y el tipo e intensidad de las fuerzas que afectan los tamaños poblacionales de plántulas. La forma más adecuada para encararlo es a través del establecimiento de grandes exclusiones y su seguimiento a largo plazo en sitios donde la megafauna se encuentra bien representada.

## REFERENCIAS

- Aranda-Sánchez, M. 1981. Rastros de los mamíferos silvestres de México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, México. 198 págs.
- Aranda, M & I. March. 1987. Guía de los mamíferos silvestres de Chiapas. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, México. 149 págs.
- Asquith, N.M., S.J. Wright & M.J. Clauss. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* 78: 941-946.
- Bodmer, E.R. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* 23: 255-261.
- Boucher, D.H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides* a tropical lowland oak. *Oecologia* 49: 409-414.
- Brown, J.H. & E.J. Heske. 1990. Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250: 1705-1707.
- Chapman, C.A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21: 148-154.
- Chapman, C.S. & L.J. Chapman. 1994. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9: 675-678.
- Chicchón, A. 1992. Chimane resource use and market involvement in the Beni Biosphere Reserve, Bolivia. Ph.D. dissertation. University of Florida, Gainesville. 271 págs.
- Clark, D.B. & D.A. Clark. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a Neotropical rain forest. *Oikos* 55: 225-230.
- Clark, D.B. & D.A. Clark. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. *Journal of Ecology* 79: 447-457.
- Conner, R.N. 1988. Wildlife population: minimally viable or ecologically functional? *Wildlife Society Bulletin* 13: 80-84.

- Davidson, D.W., R.S. Inouye & J.H. Brown. 1984. Granivory in a desert ecosystem: experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology* 65: 1780-1786.
- De la Cruz, M. & R. Dirzo. 1987. A survey of the standig levels of herbivory in seedlings from a Mexican rain forest. *Biotropica* 19: 98-106.
- De Steven, D. & F.E. Putz. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216.
- Dirzo, R. & A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity - a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- 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, en P.W. Price, T.M. Lewinsohn, G.W. Fernández & W.W. Benson (eds.). *Plant animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York: 273-287.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the Neotropics. Vol. 1: The Northern Neotropics: Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana*. University of Chicago Press. Chicago. 430 págs.
- Emmons, L.H. 1984. Geographic variation in densities and diversities on non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica* 16: 210-222.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptative value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review* 52: 260-299.
- Fragoso, J.M.V. 1994. Large mammals and the community dynamics of an Amazonian rain forest. Ph.D. dissertation. University of Florida, Gainesville. 210 págs.
- García, J.E. & T. Tarifa. 1991. Estudio de la comunidad de primates en la Reserva de la Biósfera "Estación Biológica Beni", Bolivia. *Ecología en Bolivia* 17: 1-14.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-84.
- Glanz, W. E. 1982. The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado island: censuses and long-term changes, en E.G. Leigh Jr., A.S. Rand, & D.M. Windsor (eds.). *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C: 455-468.



- Glanz, W. E. 1991. Mammalian densities at protected versus hunted sites in Central Panama, en J.G. Robinson & K.H. Redford (eds.). Neotropical wildlife use and conservation. University of Chicago Press, Chicago: 163-173.
- Hairston, N.S., F.E. Smith & L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- Harper, J.L. 1969. The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 48-62.
- Herrera, C.M. 1989. Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruit predators: supporting evidence from a Costa Rican dry forest. *Oikos* 54: 185-188.
- Howe, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426.
- Howe, H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Inouye, R.S., G.S. Byers & J.H. Brown. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.
- Jaksic, F. & R. Medel. 1987. El acuchillamiento de datos como método de obtención de intervalos de confianza y de prueba de hipótesis para índices ecológicos. *Medio Ambiente* 8: 95-103.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janson, C.H. & L.H. Emmons. 1990. Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, en H.A. Gentry (ed.). *Four Neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven: 314-338.
- Kiltie, R.A. 1981. Stomach contents of rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica* 13: 234-326.
- Kiltie, R.A. & J. Terborgh. 1983. Observations on the behavior of rain forest peccaries in Perú: Why do white-lipped peccaries form herds?. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 62: 241-255.
- Kubitzki, K. 1985. The dispersal of forest plants, en G.T. Prance & T. E. Lovejoy (eds.). *Key Environments: Amazonia*. Pergamon Press, Oxford: 192-206.

- Lowman, M.D. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory: is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica* 16: 264-268.
- Marquis, R.J. & H.E. Braker. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity and impact, en L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago: 261-281.
- Miranda, C. 1995. The Beni Biosphere Reserve. Working Paper N° 9. UNESCO (South-South Cooperation Programme), Paris. 36 págs.
- Miranda, C., M.O. Ribera, J. Sarmiento, E. Salinas & C. Navias. 1991. Plan de manejo de la Reserva de la Biósfera Estación Biológica del Beni. A.N.C.B., E.B.B., LIDEMA, PL-480, La Paz, Bolivia. 556 págs.
- Molofsky, J. & B.L. Fisher. 1993. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. *Ecology* 74: 261-265.
- Nuñez-Farfán, J. & R. Dirzo. 1989. Leaf survival in relation to herbivory in two tropical pioneer species. *Oikos* 54: 71-74.
- Ott, L. 1988. An introduction to statistical methods and data analysis. PWS-KENT Publishing Company, Boston. 835 págs.
- Painter, R.L.E., R.B. Wallace & D. Pickford. 1995. Relative abundances of peccaries in areas of different human ressuers within the Beni Biosphere Reserve, Bolivia. *IBEX J.M.E.* 3: 49-52.
- Peres, C.A. 1990. Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biological Conservation* 54: 47-59.
- Peres, C.A. 1996. Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forests. *Biological Conservation* 77: 115-123.
- Pike, D.A. & J.N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67: 240-245.
- Redford, K.H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42: 412-422.
- Redford, K.H. & J.F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics. Vol. 2: The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. University of Chicago Press, Chicago. 430 págs.

- Redford, K.H. & J.G. Robinson. 1987. The game of choice: patterns of indian and colonist hunting in the Neotropics. *American Anthropologist* 89: 650-667.
- Smythe, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence on its seed dispersers. *Biotropica* 21: 50-56.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. Freeman & Company, New York. 859 págs.
- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology* 68: 1341-1350.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest, en M.E. Soulé (ed.) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland: 330-344.
- Terborgh, J. 1988. The big things than run the world - a sequel to E. O. Wilson. *Conservation Biology* 2: 402-403.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica* 24: 283-292.
- Terborgh, J. & S.J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forest. *Ecology* 75: 1829-1833.
- Timm, R.M. 1994. The mammal fauna, en L.A. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide & G.S. Hartshorn (eds.). *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago: 229-237.
- Wilson, D.E. & D.M. Reeder. 1993. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press. Washington and London. 1206 págs.
- Wright, S.J., M.E. Gompper & B. DeLeon. 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado island. *Oikos* 71: 279-294.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Englewood. 718 págs.