

UCH-FE
DOC-B
P116
C.1

**CONSECUENCIAS DEMOGRÁFICAS Y GENÉTICAS PARA
INGA INGOIDES (Mimosoideae) DE LA EXTINCIÓN LOCAL DE
ATELES PANISCUS (Cebidae), UNO DE SUS DISPERSORES DE SEMILLAS**

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Doctor en Ciencias con Mención en Biología

Facultad de Ciencias

01-0195210

por

Luis Fernando Pacheco Acosta

Diciembre de 1997

Director de tesis: Dr. Javier A. Simonetti



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE DOCTORADO

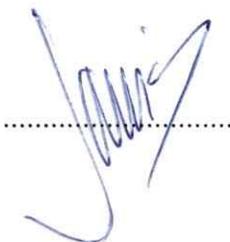
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

Luis Fernando Pacheco Acosta

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

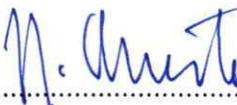
Director de tesis:

Dr. Javier A. Simonetti



Comisión de evaluación de tesis:

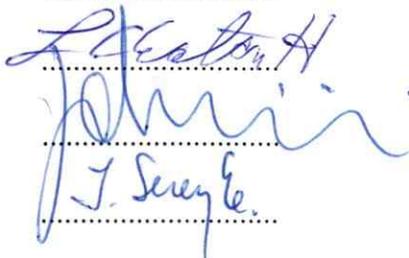
Dr. Juan J. Armesto



Dr. Ramiro O. Bustamante

.....

Dr. Lafayette Eaton



Dr. Fabian M. Jaksic

.....

Dr. Italo Serey

.....

*A Ñetá,
para que aprenda a reconocer
la mano de Dios en la belleza de la
Pachamama (Madre Tierra).*

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mi familia. Mis padres, Isabel y Napoleón, me apoyaron siempre en la búsqueda de mis ideales y, su disposición y entrega marcaron el camino de mi formación profesional y personal. Ellos me dieron la oportunidad de estudiar y creo haberla aprovechado. Mi amada esposa, Alejandra, me ayudó no sólo en el trabajo de campo y la preparación de esta tesis, sino que estuvo a mi lado física y espiritualmente durante todo el postgrado. Nuestros divergentes caminos convergieron en Chile y allí vimos cómo nuestras mentes divergían al unísono de cuanto entendíamos por ecología. Afortunadamente ambos culminamos este camino y las divergencias sólo reafirmaron lo convergente. Mi hijo, Ñetá, dio alegría a mi cansancio y luz a mi vida; sin su presencia este trabajo podría haberse terminado antes, pero con menos sentido. Mis hermanos Mario, Jorge, Manuel y Carlos impidieron que despegara mucho los pies de la tierra, pero esto no debe entenderse como lastre, sino como ayuda para que mi mente no se despoje de mi cuerpo.

Sin duda, tres personas influyeron decisivamente para la culminación de este trabajo. Mi tutor, Javier Simonetti, me ayudó a cambiar la perspectiva descriptiva con que yo miraba la naturaleza por una más inquisitiva y deductiva. Desechó mis primeras ideas (sí, agradezco esto también) y me ayudó a clarificar las que originaron a este trabajo, además de poner un esfuerzo muy grande en la edición y revisión del manuscrito final. En suma, fue un tutor muy bueno. Ignacio Guarecó (Nacho) proporcionó información muy valiosa sobre la historia natural del marimono y se encargó de la construcción de nuestro refugio "Campo Mono" en un lugar apropiado para la realización del trabajo de campo. Nacho fue también el asomo a un mundo maravilloso (el Chimane), al cual admiro y del cual desearía rescatar algo para mi propia vida. Cecilio Mayto fue mi guía y compañero a lo largo de todo el trabajo de campo y su profundo conocimiento del bosque me permitió culminar el presente

estudio, además de agregar un eterno buen humor y disposición. Cecilio me mostró que no es imposible hallar una aguja en un pajar, lo que sucede es que nosotros esperamos que las agujas estén marcadas por un letrero legible y sus coordenadas estén en la memoria del GPS.

También colaboraron en el trabajo de campo Amparo, Dennise, Fabiana, Hilarión, Ignacio, Marcial y Pascual. Quiero destacar la colaboración de José y Evert del cuerpo de guardaparques de la EBB, quienes colaboraron en la recolección de muestras para electroforesis. Evert tuvo la mala suerte de participar en ambas recolecciones de pacay, lo cual le permitió mostrar sus habilidades trepadoras a la par con Cecilio. Él y Cecilio subieron a unos 35 árboles en cada oportunidad (el resto estaban al alcance), mostrando una fortaleza física envidiable y entregando la base para la evaluación de estructura genética.

Un reconocimiento especial a todo el cuerpo de guardaparques de la EBB, quienes me apoyaron con amistad, transporte, contactos, conocimientos y fuerza física. También al personal de la estación "El Porvenir" (especialmente) y el personal de la EBB en San Borja y La Paz, quienes también me acompañaron y alentaron durante mis viajes al Beni. Varias personas de la comunidad El Totaizal colaboraron con el transporte hacia el bosque (Nataniel, Miguel1 y Miguel2, Benjamín, Alberto y Don Tito). La canoa fue puesta a disposición por Ignacio, Don Alfredo y Don Lorenzo de la comunidad Cero Ocho.

La Red Latinoamericana de Botánica financió mis estudios en Chile (Beca 93-D1) y parte del trabajo de campo y laboratorio (Beca 95-SP3). La Universidad de Chile financió también parte del trabajo de campo (Beca PG-074-96) y el programa MAB de UNESCO (Ref. SC/ECO/PD/565/19.1 1996) financió el trabajo de laboratorio y parte del trabajo de campo.

Carlos Pino (Charly Pine) puso a mi disposición su computadora, colaboró con el manejo de paquetes y escribió el programa bautizado (por mí) como "NAC-Pino", con el cual se hicieron los conteos de Número de Alelos en Común; además de soportar a

toda la familia Pacheco Roldán durante varios meses, entregar una sincera amistad y permitírnos ver "Playa Salvaje" en nuestros ratos "libres".

Los compañeros (as) del postgrado, algunos ya fugados, entregaron amistad, buenos momentos y discusiones enriquecedoras. Su amistad es lo mejor que me llevo de la Facultad y espero sea tan perdurable como lo aprendido.

La Comunidad de Cero Ocho nos brindó alojamiento, compañía y permiso para trabajar en su área de caza durante nuestra permanencia.

Además de Javier Simonetti, Alejandra Roldán y Eliseo Vergara dieron valiosos comentarios a versiones preliminares de esta tesis. La comisión evaluadora también hizo valiosos comentarios que ayudaron a clarificar el texto. A ellos agradezco también que accedieran a acelerar la revisión de esta tesis. Un reconocimiento especial al Dr. Ramiro Bustamante; su calidad científica y humana, eterna disposición y amplio criterio marcaron positivamente mi estadía en Chile.

El Dr. Lafayette Eaton permitió el trabajo en su laboratorio y ayudó a clarificar ideas durante la concepción del proyecto y la lectura de los geles, además de fotografiar los geles durante mi ausencia. Dony Sepúlveda realizó el trabajo de electroforesis y fue más allá de sus obligaciones durante los días dedicados a la trituración de muestras.

Luis Eguiarte y L. Eaton confirmaron mis ideas sobre la lectura de los problemáticos loci PRX2 Y PRX3. R. Guíñez me ayudó a explorar hipótesis alternativas para explicar mis resultados.

La Dra. M. Lamborot puso a nuestra disposición su cámara de refrigeración. Todo el grupo de gente de genética colaboró en lo que fue requerida.

La Dra. L. Cardemil puso a mi disposición su laboratorio para la liofilización de muestras. Gaby, Angélica y Claudia ayudaron con el proceso.

Muchos compañeros, profesores, administrativos y mi esposa colaboraron con la trituración de muestras para la electroforesis. Quedé debiéndoles unas "paceñas", las cuales espero brindarles algún día en Bolivia. Quiero destacar la participación de Erick Rivera; él me acompañó dos noches en la trituración, además de hacer posible el ingreso

del material a Chile la primera vez y ayudar en una serie de cosas que sería muy largo de enumerar. Gracias Ericonte.

Doña Irene (Joya) y Claudia ayudaron en el cuidado de Ñetá durante mis viajes al campo en Bolivia.

Mis tíos Hernán y Lilian, y su familia me acogieron solo y con familia en su casa, su mesa y su corazón.

Mi prima Patricia me dio morada durante un año y fue siempre "materia dispuesta" para solucionar mis problemas.

Erick y Ginger, Bárbara y Claudio, Eliseo y Joly, y Sandra y Darío nos ahorraron mucho tiempo y resfríos. Loreto y Tatiana proporcionaron cobertura en salud a nuestro vástago.

Muchas personas proporcionaron bibliografía de difícil acceso.

Teresa Tarifa sugirió el pacay para este trabajo. Tardé, pero le hice caso.

Mónica Moraes, el Departamento de Control Fitosanitario y la DNCB agilizaron trámites para la salida del material para electroforesis.

Mucha gente del IE de la UMSA colaboró con cartas de recomendación, material y constante aliento durante todo el postgrado.

Finalmente gracias a los marimonos (o a los Chimane?) por hacer que algunas de las hipótesis se cumplieran.

ÍNDICE

	Página
LISTA DE TABLAS	ix
LISTA DE FIGURAS	x
RESUMEN.....	xi
ABSTRACT.....	xii
 INTRODUCCIÓN	 1
 MATERIAL Y MÉTODOS	 11
ÁREA DE ESTUDIO	11
DEMOGRAFÍA	14
Viabilidad de las semillas de <i>Inga ingoides</i> dispersadas por <i>Ateles paniscus</i>	14
Abundancia y distribución de frutos	14
Depredación de semillas.....	15
Abundancia y distribución de plántulas.....	16
Sobrevivencia de plántulas.....	17
GENÉTICA.....	20
Flujo génico postfertilización.....	20
Estructura genética	23
 RESULTADOS	 28
DEMOGRAFÍA	23
Viabilidad de las semillas de <i>Inga ingoides</i> dispersadas por <i>Ateles paniscus</i>	28
Abundancia y distribución de frutos.....	28
Depredación de semillas.....	30
Abundancia y distribución de plántulas.....	30
Sobrevivencia de plántulas	34
GENÉTICA.....	42
Flujo génico postfertilización	43
Estructura genética como consecuencia de la extinción local de <i>Ateles</i> <i>paniscus</i>	44
 DISCUSIÓN	 52
 REFERENCIAS	 67
 ANEXO I	 76

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Tamaños muestrales para sobrevivencia de plántulas	19
Tabla 2. Sobrevivencia de plántulas en función a distancia a los árboles.....	35
Tabla 3. Electroforesis de proteínas	42
Tabla 4. Flujo génico postfertilización	44
Tabla 5. Estructura genética poblacional de <i>Inga ingoides</i>	46
Tabla 6. Estructura genética subpoblacional de <i>Inga ingoides</i> (1996).....	48
Tabla 7. Estructura genética subpoblacional de <i>Inga ingoides</i> (1997).....	49

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Modelo hipotéticos.....	10
Figura 2. Sitios de estudio, Beni, Bolivia.....	12
Figura 3. Escalas de análisis de estructura genética	24
Figura 4. Densidad de frutos de <i>Inga ingoides</i> en función a distancia a los árboles	29
Figura 5. Densidad de plántulas de <i>Inga ingoides</i> en función a distancia	31
Figura 6. Frecuencia de plántulas de <i>Inga ingoides</i> en función a distancia	33
Figura 7. Supervivencia plántulas de <i>Inga ingoides</i> en función a distancia, transecto CD1.....	36
Figura 8. Supervivencia plántulas de <i>Inga ingoides</i> en función a distancia, transecto CD2	37
Figura 9. Supervivencia plántulas de <i>Inga ingoides</i> en función a distancia, transecto SD1-SD4.....	38
Figura 10. Supervivencia de plántulas de <i>Inga ingoides</i> (segundo muestreo).....	39
Figura 11. Comparación de supervivencia de plántulas entre sitios (primer muestreo)	40
Figura 12. Comparación de supervivencia de plántulas entre sitios (segundo muestreo)	41
Figura 13. Estructura genética familiar en <i>Inga ingoides</i> (2 años).....	50

RESUMEN

Las especies de mayor tamaño de los bosques neotropicales son especialmente susceptibles a la extinción local por cacería de subsistencia. Entre esas están importantes dispersores de semillas, como *Ateles paniscus*, el principal dispersor de *Inga ingoides* en la Reserva de la Biosfera Estación Biológica Beni. Debido a esa fuerte interacción, la extinción de *A. paniscus* debería ocasionar una reducción en la cola de la lluvia de semillas; los cambios resultantes en distribución y posiblemente abundancia de plántulas no deberían afectar la sobrevivencia de las mismas, por el hecho que semillas y plántulas se encontrarían en agregados tanto en presencia como en ausencia del dispersor. Los cambios más evidentes en el corto plazo (plántulas) deberían darse en la estructura genética de la población de *I. ingoides*, debido a la reducción en el flujo génico postfertilización.

Como se predijo, se registraron cambios en la distribución y abundancia de plántulas de *I. ingoides* en ausencia de *A. paniscus*. La sobrevivencia de semillas es indistinta cerca y lejos de los árboles, pero la sobrevivencia de plántulas tiende a aumentar a mayores distancias a los conespecíficos adultos. La estructura genética se hace evidente a nivel familiar, con agregados de plántulas más emparentadas entre sí debajo de las copas de los árboles en el sitio sin *A. paniscus* que en el sitio con presencia de ese primate. La estructura genética a nivel poblacional (diferenciación de subdivisiones poblacionales) fue igualmente detectada en ausencia de *A. paniscus*, pero no tan claramente como a nivel familiar. Estos cambios demográficos y genéticos podrían interactuar y originar profundos cambios en la población de *I. ingoides* en pocas generaciones de ausencia de *A. paniscus*.

ABSTRACT

Larger species are especially vulnerable to local extinction by subsistence hunting in neotropical forests. Among them are important seed dispersers like *Ateles paniscus*, the main disperser of *Inga ingoides* at the Biosphere Reserve Estación Biológica Beni. Because of this strong interaction, local extinction of *A. paniscus* should produce a shorter tail of the seed shadow. Resultant changes in distribution and possibly abundance of seedlings should not affect their survival, because both seeds and seedlings would be aggregated in presence as well as in absence of the disperser. Most evident changes in the short term (seedlings) should develop in the genetic structure of the population of *I. ingoides*, due to a reduction in the postfertilization gene flow.

As predicted, changes in distribution and abundance of seedlings were observed in absence of *A. paniscus*. Seed survival did not differ close and far from the adult trees, but seedling survival tends to increase with distance to conspecific adult trees. Genetic structure develops at the family level, with aggregates of related seedlings underneath tree crowns at the site where *A. paniscus* is absent, in comparison with the site where this primate is present. Population genetic structure (differentiation of population subdivisions) was also detected in absence of *A. paniscus*, but was not as clear as at the family level. Genetic and demographic changes could interact to generate deep changes in the population of *I. ingoides* in a few generations of absence of *A. paniscus*.

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones humanas que habitan las regiones rurales del Neotrópico dependen en gran medida del consumo de animales silvestres (Redford & Robinson 1987). En Bolivia y otros países de América tropical, los animales más apetecidos son aquellos de mayor tamaño, especialmente herbívoros y frugívoros de las familias Tayassuidae, Tapiridae, Cebidae y Cracidae (Redford & Robinson 1987, Redford & Stearman 1989, Peres 1990, Chichón 1992, Encarnación et al. 1993). La cacería de subsistencia puede reducir las poblaciones animales, llegando a la extinción local o funcional de algunas especies (Peres 1990, García & Tarifa 1991, Roldán 1997). La extinción de especies animales puede producir un "bosque vacío"; es decir, un bosque aparentemente intacto en su vegetación, pero alterado en sus interacciones planta-animal (Redford 1992).

La extinción de mamíferos herbívoros puede ocasionar aumentos en la dominancia de plántulas de algunas especies y por consiguiente la disminución en su diversidad específica (Dirzo & Miranda 1991, Leigh et al. 1993), aunque estos efectos no son siempre evidentes (Terborgh & Wright 1994, Roldán 1997). Los efectos de la defaunación se manifestarían a nivel poblacional, con aumento en el reclutamiento de algunas especies y disminución para otras, ocasionando de esa manera cambios en la estructura de la vegetación; sin embargo, la intensidad de estos cambios dependería del grado de defaunación que haya sufrido el bosque (Roldán 1997). Con respecto a la dispersión de semillas se ha estimado que, más del 4% de las especies dispersadas por frugívoros en los bosques de Uganda podrían extinguirse ante la ausencia de éstos, por la baja probabilidad de reclutamiento debajo de los parentales (Chapman & Chapman 1995). Sin embargo, un estudio detallado sobre las consecuencias de la pérdida de

dispersores de semillas parece no haber sido realizado (Wheelwright 1991, Willson 1993).

Las semillas dispersadas lejos de los parentales tendrían mayor probabilidad de sobrevivir, dado que así escaparían a la acción de agentes de mortalidad distancia o densodependientes (Janzen 1970). Los trabajos experimentales indican que dicho patrón se cumple para algunas especies, mientras que el reclutamiento de la mayoría de las especies estudiadas no es afectado por la distancia a los conespecíficos adultos (Hubbell 1980, Condit et al. 1992).

Los patrones de agregación de las semillas, determinados por la acción de los frugívoros, también son importantes para la demografía de semillas y plántulas. Las especies dispersadas en agregados deberían ser tolerantes a la competencia, ya que la interacción con otros individuos de la misma u otra especie se daría naturalmente tanto para semillas dispersadas lejos de los parentales como para aquellas que caen debajo de los mismos. Las semillas dispersadas en forma aislada deberían ser sensibles a la competencia tanto intra como interespecífica, dado que el desarrollo de atributos que den ventajas competitivas sería innecesario para especies que generalmente no interactúan con otros individuos. (Howe 1989). Si lo anterior se cumple, las especies dispersadas en agregados deberían ser menos vulnerables a la pérdida de sus dispersores de semillas, ya que con o sin esos vectores las semillas formarían agregados debajo de los parentales. Consecuentemente, la sobrevivencia de semillas y plántulas no debería ser afectada por la falta de dispersión de las semillas. En el caso de las especies que son dispersadas en forma aislada, la ausencia de dispersión y consiguiente agregación debajo de los parentales implicaría aumentar las interacciones competitivas, por lo que debería producirse mayor mortalidad de semillas y plántulas; por tanto esas especies serían más vulnerables a la extinción de sus dispersores (Howe 1989).

Los frugívoros que dispersan semillas en forma aislada generalmente son aquellos de menor tamaño (< 3 kg), mientras que la dispersión en agregados la realizan

principalmente animales de gran tamaño (Foster & Janson 1985, Wheelwright 1985a, b, 1991, Howe 1989, 1990, Jordano 1983, 1992, Mack 1993). Dado que la cacería de subsistencia se centra en los frugívoros de gran tamaño, son éstos los más vulnerables a la extinción. Entonces, serían las especies dispersadas en agregados las que pierdan sus dispersores más frecuentemente, pero serían también las menos afectadas en su demografía por ese fenómeno. La consecuencia inmediata de la extinción de los dispersores sería un acortamiento en la cola de la sombra de semillas, lo cual produciría agregados de semillas y plántulas debajo de los parentales y ausencia de las mismas lejos de ellos. Sin embargo, si las semillas son dispersadas en agregados, su sobrevivencia y la de las plántulas no debería ser afectada por los cambios en abundancia y distribución de las mismas (Howe 1989).

Independiente de los patrones de agregación postdispersión, la distancia a la cual son dispersadas las semillas es importante, dado que a través de este mecanismo se produce flujo génico (Antonovics 1968, Bradbeer 1988). Esto significa que la extinción de los agentes dispersores no sólo afectará los patrones espaciales y demográficos, sino también los patrones de flujo génico postfertilización y, por lo tanto, la estructura genética de la población de plantas.

En este contexto, la estructura genética es definida como la distribución espacial y/o temporal de las frecuencias alélicas (Nason et al. 1997). La estructura genética depende de interacciones complejas entre factores tales como filiación taxonómica, forma de vida, distribución regional, sistema reproductivo, estado sucesional y los mecanismos de polinización y dispersión de semillas (Loveless & Hamrick 1984, Hamrick & Godt 1990, Loveless 1992). Las especies arbóreas tropicales cuyas semillas son dispersadas por agentes bióticos generalmente muestran menor diferenciación entre poblaciones que aquellas dispersadas por agentes abióticos, lo cual revela la importancia de la dispersión de semillas por frugívoros como agente de flujo génico (Loveless 1992).

A nivel poblacional, el flujo génico reduce la posibilidad de generar estructura genética, la cual podría llevar a la diferenciación de subdivisiones poblacionales (Antonovics 1968, Allendorf 1983, Chesser 1983, Liu & Godt 1983, Loveless & Hamrick 1984, Hamrick et al. 1991, 1993). A menor escala, las limitaciones en flujo génico pueden producir estructura genética familiar, o sea la subdivisión de la población en grupos genéticos familiares, independientemente de diferencias en microhábitat (Schwaegerle et al. 1986, Schnabel & Hamrick 1990, Schnabel et al. 1991, Ellstrand & Elam 1993, Slatkin 1993). Es decir, los individuos de especies con bajo potencial de dispersión tendrán individuos emparentados como vecinos con mayor frecuencia que las especies con alto potencial de dispersión. Por ejemplo, en un estudio realizado en Panamá, la información genética compartida (evaluada como el Número de Alelos en Común) fue mayor entre individuos vecinos que entre individuos escogidos al azar en el espacio ocupado por la población (Hamrick et al. 1993).

La formación de estructura genética aumenta la probabilidad de que los vecinos más cercanos sean emparentados y, por tanto también aumentará la probabilidad de cruzamiento entre ellos. Esto podría generar un aumento de la endogamia, lo cual podría disminuir a su vez la adecuación biológica de las plantas y sus posibilidades de evolución en el corto y largo plazo (Chambers 1983, Clegg & Brown 1983, Lande 1988, Schoen & Latta 1989, Slatkin 1989, Foster-Huenneke 1991, Schaal et al. 1991, Hamrick et al. 1993).

En este trabajo se propone que la pérdida de los dispersores bióticos de semillas es un potencial causante de estructuración genética al cambiar la dispersión por agentes bióticos a dispersión por gravedad. En los casos en que las especies no dependen sólo de una especie de frugívoro y la extinción no afecte a todas las especies dispersoras, es posible que la existencia de otros dispersores pueda compensar esa pérdida, especialmente cuando el dispersor extinto no es importante. Cuando el dispersor extinto

es muy importante para la especie dispersada, el flujo génico podría reducirse tanto como para producir cambios en la estructura genética de la población.

Recapitulando, se ha propuesto que las especies dispersadas en agregados serían poco vulnerables, desde el punto de vista demográfico, a la pérdida de sus agentes dispersores (Howe 1989, 1990). Sin embargo, ese escenario podría cambiar si se considera que los dispersores de gran tamaño tienden a depositar las semillas lejos del parental y su ausencia reduciría los niveles de flujo génico postfertilización. Entonces, cuando una especie cuyas semillas son dispersadas en agregados es privada de sus dispersores, los efectos inmediatos (reducción en la cola de la sombra de semillas) se harán más evidentes en la estructura genética de la población que en sus características demográficas. Es decir, las densidades de semillas más altas debajo del árbol parental, resultado de la extinción del dispersor, no deberían afectar la sobrevivencia de las semillas y plántulas. Sin embargo, debería generarse estructura genética familiar en el corto plazo, al pasar la especie a ser dispersada por gravedad (Hamrick & Loveless 1986). Más explícitamente, los efectos demográficos de la pérdida de los agentes de dispersión de una planta cuyas semillas se dispersan en agregados deberían restringirse a la distribución espacial de semillas y plántulas, mientras que los efectos genéticos se harán evidentes en la formación de estructura genética familiar, la cual debería desarrollarse a nivel de plántulas en la primera generación después de la pérdida del dispersor. Si el flujo génico vía polen es muy bajo en relación al flujo vía semilla, entonces sería posible encontrar también estructura genética a nivel poblacional, con la formación de subdivisiones poblacionales a nivel de plántulas, en aquellas poblaciones donde falte el dispersor.

El objetivo de este estudio es evaluar en una especie arbórea neotropical (*Inga ingoides*), los efectos demográficos y genéticos causados por la extinción local de su principal dispersor de semillas, el primate *Ateles paniscus*.

El sistema en estudio

Los primates son frugívoros de gran tamaño y que frecuentemente sufren extinción local por cacería de subsistencia (Peres 1990, García & Tarifa 1991). Los primates neotropicales son principalmente frugívoros y frecuentemente actúan como dispersores de semillas (van Roosmalen 1985a, b, Chapman 1989, Terborgh 1986, Benítez-Rodríguez et al. 1993, Estrada & Coates-Estrada 1993, Julliot & Sabatier 1993, Peres 1994), dándose casos en que algunas especies dependen fuertemente de aquellos para la dispersión de sus semillas. Este es el caso de *Ateles paniscus* (Cebidae) y algunos árboles neotropicales, como *Rheedia* sp., *Brosimum parinarioides* y *Trichilia* spp. (van Roosmalen 1985a, b). Esto significa que la extinción de *A. paniscus* equivaldría a una reducción significativa del proceso de dispersión para algunas plantas.

En los bosques de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica Beni (EBB), Bolivia, coexisten el árbol *I. ingoides* (Mimosoideae) y el primate *A. paniscus*. Los frutos de *I. ingoides* son consumidos por *A. paniscus* y sus semillas son dispersadas principalmente por este primate en la EBB (I. Guareco, com. pers.). *Ateles paniscus* ha sido eliminado en algunas regiones de la EBB hace unos 10 años por la cacería de subsistencia practicada principalmente por pobladores Chimane y colonos, pero permanece abundante en otras regiones de la misma donde la cacería es ocasional o inexistente (García & Tarifa 1991). La ruptura local de la interacción entre *A. paniscus* e *I. ingoides*, proporciona un escenario adecuado para poner a prueba las predicciones expuestas arriba.

Inga es un género de árboles de flor hermafrodita con 61 especies registradas en Bolivia (Saldías 1993). *Inga ingoides* alcanza unos 20 m de altura, florece entre octubre y noviembre y fructifica entre diciembre y marzo (obs. pers.). No se conoce su forma de polinización, aunque podría ser similar a otras especies del género *Inga*, las que son polinizadas principalmente por colibríes y polillas, además de mariposas, abejas y murciélagos (Koptur 1983, 1984, Schierenbeck et al. 1997). El 100% (n = 6) de las

especies de *Inga* estudiadas en bosques nublados de Costa Rica son autoincompatibles (Koptur 1984). Los frutos de *Inga* son consumidos casi exclusivamente por primates (Charles-Dominique 1993). Los frutos de *I. ingoides* son vainas indehiscentes que alcanzan 25-60 cm de longitud y 1,5-2 cm de ancho y contienen generalmente más de 20 semillas de aproximadamente 1 cm de largo (obs. pers.). En la EBB, sus frutos son consumidos por varias especies de primates (*Alouatta seniculus*, *Cebus apella*, *Aoutus azarae* y *Saimiri boliviensis*), pero *A. paniscus* parece ser el único que traga la semilla (referencias locales y obs. pers.). Los frutos que caen al suelo son atacados por coleópteros y patógenos, y las semillas germinadas son depredadas por pecaríes (*Tayassu pecari* y *Pecari tajacu*). No se conocen dispersores terrestres.

Ateles paniscus es uno de los primates neotropicales de mayor tamaño, alcanzando hasta 9 kg (Symington 1988). Su dieta consiste principalmente de frutos, aunque también ingiere hojas y flores (van Roosmalen 1985b, White 1986). Se mueve en pequeños grupos mixtos de hasta 15 individuos, los cuales son parte de un grupo mayor que ocupa un área de 153-231 ha, con movimientos diarios entre 200 y 4000 m (White 1986, Fedigan et al. 1988, Symington 1988). En la EBB los grupos varían entre tres y 26 individuos, que consumen frutos de al menos 26 especies de árboles (F. Méndez, datos no publ.). Se mueven rápidamente por el dosel del bosque y se les ha visto trasladarse a distancias mayores a 1 km (en línea recta) en menos de 5 minutos (obs. pers.). Las tasas reproductivas de *Ateles* son bajas, con intervalos entre nacimientos de 25-42 meses, luego de una gestación de 7,5 meses, lo cual los hace muy sensibles a las perturbaciones humanas (Eisenberg 1983, Symington 1988). De esta manera, se tiene una especie de dispersor que es rápidamente exterminada por cacería de subsistencia y una especie de árbol que parece depender en gran medida de ese agente para la dispersión de sus semillas.

Las observaciones de campo indican que *A. paniscus* dispersa las semillas de *I. ingoides* en agregados. *Ateles paniscus* produce agregados de semillas a dos escalas:

semillas en las deposiciones y agregados de deposiciones en el bosque, esto último por su comportamiento gregario (obs. pers.). Si *A. paniscus* es el principal dispersor de *I. ingoides*, su ausencia debería ocasionar que la sombra de semillas se restrinja al área debajo del dosel de los parentales. Dado que las semillas son dispersadas en agregados, esos cambios en distribución y abundancia no deberían afectar la sobrevivencia de las semillas y plántulas (Howe 1989).

En este contexto y bajo el supuesto que *A. paniscus* es un dispersor "legítimo" (*sensu* Bustamante et al. 1992) de semillas de *I. ingoides*, es posible explicitar las siguientes hipótesis:

1) En ausencia de *A. paniscus* (sitio Sin Dispersor = SD), la distribución de semillas y plántulas de *I. ingoides* debería estar restringida principalmente al área debajo de la copa de los árboles, mientras que debería extenderse lejos de los árboles en presencia de *A. paniscus* (sitio Con Dispersor = CD; Fig. 1a).

2) De acuerdo a lo propuesto por Howe (1989), la sobrevivencia de semillas y plántulas no debería diferir a distancias cerca y lejos de los árboles parentales, ni entre sitios (SD y CD).

3) Suponiendo que no existen diferencias genéticas entre sitios y que el flujo génico vía polen es similar en ambos sitios, la dispersión por *A. paniscus* en el sitio CD debería impedir la formación de estructura genética poblacional a nivel de plántulas (diferenciación de subdivisiones poblacionales), dentro del rango espacial en que las semillas son dispersadas por ese primate (1 km). En ausencia de *A. paniscus* (sitio SD), la diferenciación de subdivisiones poblacionales a nivel de plántulas debería ser evidente dentro esa escala espacial.

4) La cantidad de información genética compartida (medida en este estudio como el Número de Alelos en Común) por las plántulas recolectadas inmediatamente debajo de los árboles (grupos infracopa) debería ser mayor en ausencia del dispersor (sitio SD) que en presencia del mismo (sitio CD). Dado lo anterior y suponiendo que no

existen diferencias genéticas entre sitios, la cantidad de información genética compartida por las plántulas recolectadas debajo de las copas de los árboles en el sitio SD, debería decrecer paulatinamente a medida que se aumenta el número de árboles foco (el número de grupos infracopa) considerados en el análisis. Es decir, cuando se considera el total de plántulas recolectadas debajo de todos los árboles en cada sitio, la cantidad de información genética compartida por esos grupos de plántulas no debería diferir entre sitios (ver Fig. 1b).

5) Si *A. paniscus* es el principal dispersor de *I. ingoides*, la proporción de árboles debajo de los cuales todas las plántulas que crecen son progenie del árbol debajo el cual se encuentran, debería ser significativamente mayor en el sitio SD que en el sitio CD. Es decir, el flujo génico postfertilización debería ser mayor en el sitio CD.

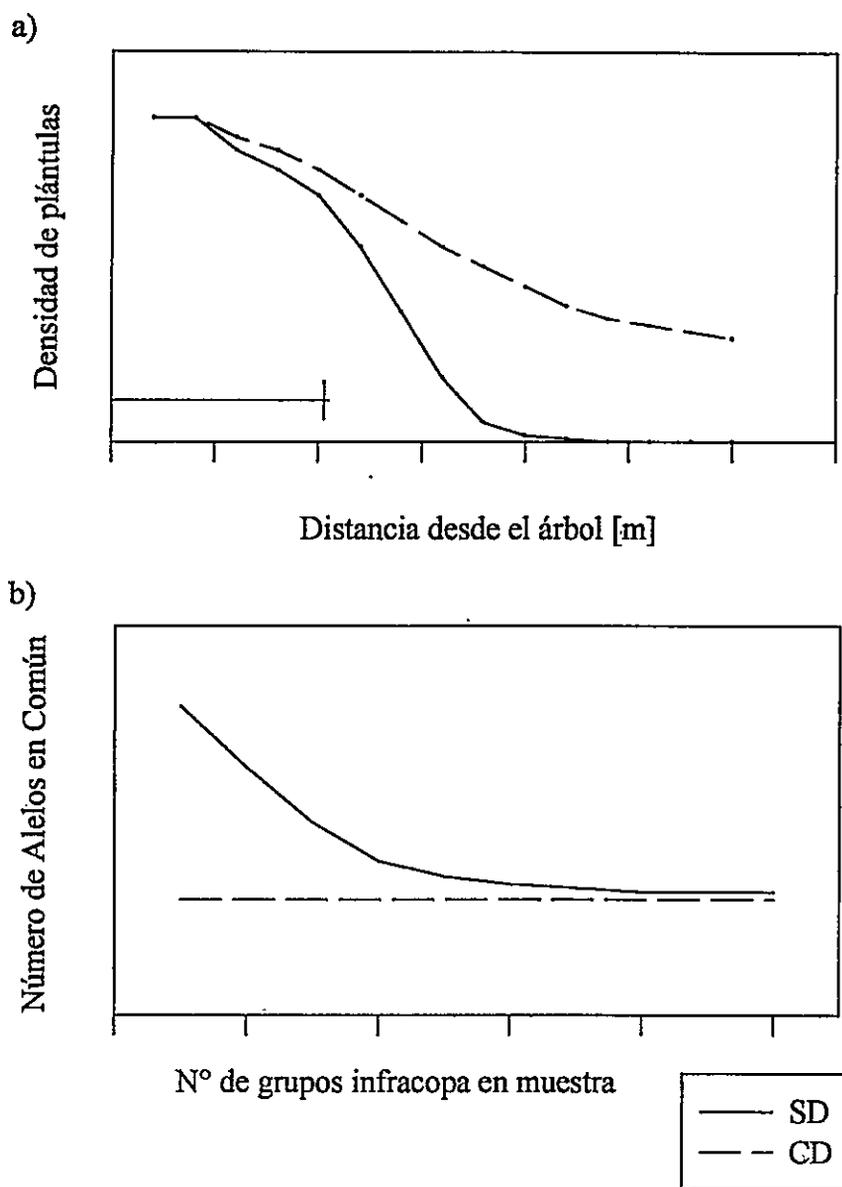


Fig. 1. a) Distribución hipotética de plántulas de *Inga ingoides* con respecto a la distancia a los árboles en sitios con presencia (CD) y ausencia (SD) de su principal dispersor de semillas, *Ateles paniscus*. La línea por encima del eje correspondiente a distancia desde el árbol representa la media del borde de la copa de los árboles. b) Modelo hipotético de la variación de la cantidad de información genética compartida (Número de Alelos en Común) por plántulas en los agregados debajo de los árboles (grupos infracopa), con el número de grupos infracopa considerados, en los sitios SD y CD (propuesto en base a los resultados de Hamrick et al. 1993).

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se basó en la comparación de un sitio en que *A. paniscus* está presente (Con Dispensor = CD) con otro en que fue eliminado por cacería (Sin Dispensor = SD). Todas las observaciones y experimentos se realizaron en ambos sitios.

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. 2). La EBB cubre una superficie de 135.000 ha, ubicada sobre una llanura aluvial a 210 m snm, la cual sufre inundaciones estacionales que afectan hasta un 70% de su superficie. La vegetación de la EBB es un mosaico de varios tipos de formaciones boscosas que alternan con parches de zonas permanente inundadas y sabanas estacionalmente inundables. Se han registrado aproximadamente 2.000 especies de plantas vasculares, siendo las familias más importantes Palmae, Moraceae, Leguminosae y Meliaceae (Miranda et al. 1991).

Además de *A. paniscus*, están presentes otras cuatro especies de primates: *A. seniculus*, *C. apella*, *S. boliviensis* y *A. azarae* (García & Tarifa 1991). Todos ellos son potenciales consumidores de *I. ingoides*, pero *A. paniscus* parece ser el principal, sino el único que ingiere las semillas (obs. pers.).

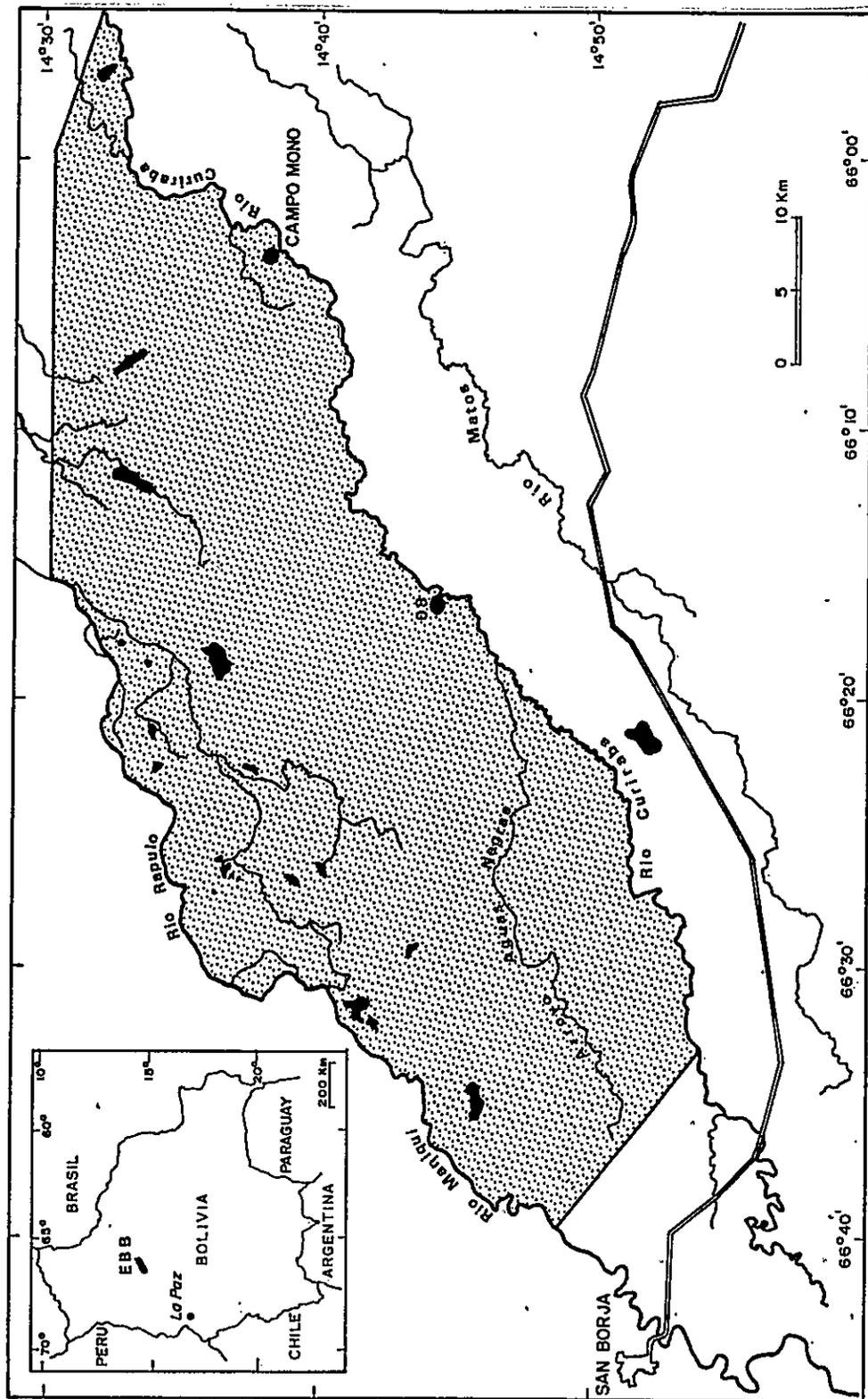


Fig. 2. Mapa del área de estudio Estación Biológica Beni (área sobreada). Los sitios de estudio están indicados por círculos negros (08 = Comunidad Chimane, sitio Sin Dispersor; Campo Mono = sitio Con Dispersor).

Los sitios de estudio (Con Dispensor = CD y Sin Dispensor = SD) están separados unos 30 km. El sitio donde *A. paniscus* fue eliminado por cacería de subsistencia (SD) está situado a unos 2 km al N del asentamiento Chimane "08", ubicado al sureste de la EBB, a orillas del río Curiraba. Este asentamiento fue establecido hace aproximadamente 30 años y *A. paniscus* está extinto localmente hace unos 10 años (I. Guareco, com. pers.). El otro sitio (CD) fue llamado "Campo Mono" por la frecuente presencia de *A. paniscus*. 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, siendo más bien un bosque de *terra firme* alternando con áreas de bajío inundadas durante el periodo más húmedo (Roldán 1997).

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 descritos en detalle por Roldán (1997), cuyos sitios Con Cacería y Sin Cacería corresponden a los sitios SD y CD de este estudio, respectivamente. Ambos bosques son similares florísticamente en la composición de especies arbóreas, siendo las familias más importantes por el número de especies Moraceae, Leguminosae, Meliaceae, Palmae, Rubiaceae y Sapindaceae. Las especies de árboles más abundantes en ambos sitios son *Astrocaryum gratum*, *Rheedia* sp., *Pseudolmedia laevis*, *Trichilia* sp., *Celtis schippi*, *Virola sebifera* y *Chamaedorea angustisecta*. *I. ingoides* tiene densidades de adultos de 0,32 y 0,35 en los sitios SD y CD, respectivamente (Roldán 1997).

Además de *A. paniscus*, las poblaciones de otras especies de mamíferos grandes presentes en el sitio CD están localmente extintas (*T. pecari*) o reducidas (*P. tajacu*, *A. seniculus*, *C. apella*, *Mazama gouazoubira*) en el sitio SD y estas diferencias son atribuidas también a la cacería de subsistencia (Roldán 1997).

DEMOGRAFÍA

Viabilidad de las semillas de *Inga ingoides* dispersadas por *Ateles paniscus*

Para determinar si *A. paniscus* defeca semillas viables de *I. ingoides*, supuesto básico del estudio, se hicieron pruebas de germinación para semillas recolectadas de heces. Se recolectaron frutos en los sitios de estudio y se ofrecieron a un ejemplar cautivo de *A. paniscus* en la ciudad de La Paz. Cuarenta y cinco semillas recogidas de las heces se pusieron en una cámara de germinación a 30°C y humedad > 90% durante cuatro días, con revisiones diarias para contar las semillas germinadas. Las semillas se consideraron germinadas si los cotiledones estaban separados y la radícula emergiendo más de 1 mm del borde de la semilla.

Abundancia y distribución de frutos

Para evaluar la abundancia y distribución de frutos en el suelo se escogieron 20 árboles de *I. ingoides* (10 en el sitio CD y 10 en el sitio SD) y se hicieron conteos de los frutos (vainas) caídos a lo largo de un transecto de 30 x 1 m partiendo de la base de cada árbol en una dirección escogida al azar, pero evitando que pasara cerca (20 m) de un

conespecífico reproductivo. Los conteos se hicieron en marzo de 1997, al final del periodo de fructificación. La distancia a la cual se encontraron las vainas se midió en intervalos de 1 m, pero las observaciones se agruparon para el análisis estadístico en dos clases de distancia 0-10 m (bajo dosel) y > 10 m desde el parental, para facilitar las comparaciones de abundancia en función a distancia y sitio. La clase de distancia de 0-10 m fue definida en base al borde del dosel de los árboles (media = 7,7 m; d.e. = 2,19; n = 30). No se consideraron más clases de distancia para el análisis dado que sólo se encontró una vaina a más de 20 m del parental (27 m en CD). Para el análisis estadístico se utilizó un ANDEVA de dos vías, con densidad de frutos/sección de transecto como variable dependiente (transformada a $\sqrt{x+0,5}$ para normalizar las variables) y con sitio y distancia como factores. Para las comparaciones a posteriori se usó una prueba de Duncan (Ott 1988).

Depredación de semillas

Para evaluar si la depredación de semillas es dependiente de la distancia a los árboles, en marzo de 1997 se hicieron experimentos manipulativos. Se extrajeron semillas sanas de frutos de *I. ingoides* y se colocaron en grupos de 30 semillas (simulando deposiciones agregadas) cerca (5 m) y lejos (30 m) de cuatro árboles adultos de *I. ingoides* por tratamiento en cada sitio. Los árboles focales para los tratamientos de 5 y 30 m fueron los mismos (modificado de Howe et al. 1985, Howe 1990). Las deposiciones simuladas se visitaron una vez al día durante cuatro días. Los datos de los

conteos finales se analizaron con una prueba de Kruskal-Wallis (Ott 1988) con distancia (cerca = 5 m y lejos = 30 m) y sitio (SD y CD) como tratamientos y el número de semillas sobrevivientes como variable dependiente. Para las comparaciones a posteriori se usó una prueba "tipo Tukey" no paramétrica (Zar 1984:199).

Abundancia y distribución de plántulas

La abundancia de plántulas se evaluó por conteos, que se realizaron en transectos de 30 x 1 m partiendo en una dirección al azar desde la base de un adulto reproductivo, pero evitando pasar a < 20 m de otro adulto reproductivo. Los conteos se hicieron en marzo de 1996 y marzo de 1997. Sólo se consideraron las plántulas menores de 1 año, menores a 20 cm de altura o sin desarrollo de corteza. Las plántulas se contaron en intervalos de 1 m, pero para el análisis estadístico las observaciones se agruparon en tres clases de distancia: cerca (< 10 m), mediana (10 - 20 m) y lejos (20 - 30 m). La clase "cerca" incluye las distancias debajo de la copa de los árboles, la clase "lejos" representa las distancias que se las semillas alcanzarían sólo con la participación de un agente de dispersión distinto a la gravedad. No se consideraron distancias mayores por la dificultad de evitar el ingreso a la influencia de la sombra de semillas de otro árbol. El análisis estadístico se realizó con un ANDEVA de dos vías, con el número de plántulas/transecto (para cada clase de distancia) como variable dependiente (transformada con $\sqrt{x+0,5}$), con sitio y distancia como factores. Las comparaciones a posteriori se hicieron con una prueba de Duncan (Ott 1988).

Para evaluar las diferencias en la distribución de plántulas entre el sitio SD y el sitio CD, se graficó la proporción de transectos (del total realizado para cada sitio) en que se encontraron plántulas de *I. ingoides* para las tres clases de distancia antes mencionadas. La frecuencia de transectos con plántulas lejos (20 - 30 m) de los árboles se comparó entre sitios con una Prueba Exacta de Fisher (Zar 1984).

Sobrevivencia de plántulas

Para evaluar si la sobrevivencia es independiente de la distancia de la plántula al adulto más próximo y comparar la sobrevivencia de plántulas entre sitios se procedió de la siguiente forma. En marzo de 1996, se marcaron todas las plántulas encontradas en un transecto de 30 x 1 m partiendo de dos árboles en el sitio CD y cuatro árboles en el sitio SD (Tabla 1). El seguimiento de esas plántulas (cohorte I) se hizo mensualmente hasta junio de ese año, con un muestreo final en noviembre de 1996. Durante el censo de abril, se marcaron todas las plántulas de semillas germinadas en ese periodo (cohorte II), y estas se siguieron como una cohorte independiente de la marcada en marzo.

Uno de los transectos en el sitio CD (CD1) no pudo ser visitado durante el censo final de noviembre y las plántulas marcadas del mismo pudieron ser recontadas sólo en marzo de 1997. Esto impidió considerar ambos transectos del sitio CD para la comparación entre sitios y ésta se hizo con las plántulas de los cuatro transectos del sitio SD vs las plántulas del transecto CD2. Sin embargo, el seguimiento del transecto CD1 hasta marzo permitió obtener datos de 11 y 12 meses para la sobrevivencia de las

plántulas de las cohortes marcadas en ese transecto. Con las observaciones de cada cohorte por separado y juntando las observaciones de todos los transectos de cada sitio se hizo el siguiente análisis. La distancia de cada plántula a la base del árbol del cual partía el transecto se correlacionó (correlación por rangos de Spearman) con el tiempo que sobrevivió dicha plántula. Una correlación positiva indicaría que a mayor distancia de la plántula al árbol adulto conespecífico más próximo la probabilidad de sobrevivencia es mayor. Este análisis se hizo primero considerando la sobrevivencia hasta el mes de junio (todos los transectos para ambos sitios), luego considerando la sobrevivencia hasta el mes de noviembre (CD2 y todos los transectos para el sitio SD) y finalmente hasta el mes de marzo para el transecto CD1. De esta manera se obtuvo información sobre la sobrevivencia a corto plazo (marzo y abril hasta junio, cohortes I y II respectivamente) para plántulas en dos transectos en el sitio CD y cuatro transectos en el sitio SD, información de sobrevivencia para ocho y siete meses (cohortes I y II) con un transecto en el sitio CD y cuatro en el sitio SD y, finalmente, información de sobrevivencia de doce y once meses para las plántulas de las cohortes I y II del transecto CD1.

El tiempo de sobrevivencia (días) utilizado para los análisis debe entenderse como un intervalo y no como el tiempo exacto que sobrevivieron las plántulas. Aquellas plántulas que no sobrevivieron al primer censo se les asignó sobrevivencia de cero días, pero esto no significa que murieron inmediatamente después de marcadas.

Tabla 1. Número inicial de plántulas marcadas en cada transecto y cada cohorte. CD indica los transectos del sitio Con Dispersor y SD los transectos del sitio Sin Dispersor. Cohorte I son aquellas plántulas marcadas al inicio del periodo de muestreo (marzo 1996) y que se supone son menores de 1 año, Cohorte II incluye las plántulas marcadas durante el primer censo de plántulas marcadas (abril 1996) y que tienen menos de 1 mes de edad. Las cohortes del transecto CD1 no se visitaron en el mes de noviembre de 1996, cuando se hizo el censo final para el resto de las plántulas marcadas en ambos sitios, sino en marzo de 1997.

Cohorte	CD1	CD2	SD1	SD2	SD3	SD4
I	45	98	16	26	18	21
II	24	17	22	23	2	9

La comparación entre sitios se realizó con las curvas de sobrevivencia para el total de las plántulas de cada sitio, independientemente de la distancia al árbol adulto. Esta comparación se hizo con las observaciones de sobrevivencia hasta el mes de noviembre en los transectos CD2 en el sitio CD vs las observaciones de todos los transectos en el sitio SD, y para ambas cohortes. Las curvas de sobrevivencia se compararon con la prueba de logrank de Peto & Peto (Pyke & Thompson 1986, Hutchings et al. 1991).

La metodología anterior entregó datos para un tiempo relativamente largo, pero con un bajo número de árboles por sitio, lo cual hizo necesario apoyar los datos con un número mayor de transectos para obtener información menos afectada por posibles eventos que afecten sobrevivencia en un transecto en particular (Howe 1993a). En noviembre de 1996 se marcaron entre 21 y 30 plántulas en 10 transectos para cada sitio, con un total de 300 plántulas marcadas en el sitio CD y 275 en el sitio SD. Todas plántulas marcadas correspondían al reclutamiento de marzo-mayo de ese año. En lo

posible, se marcaron plántulas repartidas equitativamente a lo largo de los 30 m del transecto. La menor densidad de plántulas en el sitio SD, especialmente a distancias mayores a 10 m del adulto, obligó a marcar plántulas fuera del transecto de 30 x 1 m, ampliándose en ocasiones hasta 8 m de ancho. Las plántulas se censaron en tres oportunidades (enero, marzo y abril) a lo largo de un periodo de 136 días. Las observaciones se sometieron al mismo tipo de análisis que las marcadas anteriormente, pero en esta ocasión se consideraron todos los transectos de cada sitio para todos los análisis.

GENÉTICA

Para evaluar la formación de estructura genética a nivel poblacional en plántulas (diferenciación de subdivisiones poblacionales) se procedió de la siguiente manera:

Se hicieron observaciones *ad libitum* sobre los movimientos de un grupo de *A. paniscus* en el sitio CD, con base en las cuales se definieron dos zonas frecuentadas por ese grupo y separadas una distancia aproximada de 1 km. Los árboles de *I. ingoides* presentes en cada una de esas zonas se definieron operacionalmente como subdivisiones poblacionales (CD1 y CD2). En el sitio SD se definieron de manera equivalente dos zonas separadas también 1 km y los árboles de *I. ingoides* de cada zona se consideraron también operacionalmente como subdivisiones poblacionales SD1 y SD2. Dentro de cada subdivisión poblacional, en ambos sitios, se escogieron 10 árboles ("individuos focales") a los cuales se les tomó una muestra de hojas y corteza para su análisis por

electroforesis. Debajo de cada árbol y en un radio igual a la sombra de la copa del árbol, se recolectaron 20 plántulas (raíz incluida), para el análisis de electroforesis. Las muestras se recogieron en las mismas subdivisiones poblacionales en dos oportunidades: agosto de 1996 y abril de 1997, aunque se utilizaron árboles distintos como individuos focales en cada oportunidad. Las muestras se mantuvieron en hielo hasta la extracción de proteínas, la cual se realizó en el laboratorio de la Universidad de Chile, Santiago, entre 3 y 10 días después de la recolección. El total de plántulas recolectadas debajo de los árboles en cada subdivisión poblacional corresponde a las subdivisiones poblacionales de plántulas. La estructura genética poblacional (diferenciación en las frecuencias alélicas entre las subdivisiones poblacionales) debería evidenciarse a nivel de plántulas, las que han sufrido ya el efecto de la pérdida del dispersor y no a nivel de árboles.

El "buffer" de extracción se compuso de: Tris 0,05M; ácido cítrico 0,15%; Cisteína HCl 0,1%; l-ascorbato de Na 0,1%; Polietilen-glicol 1%, peso molecular 15.000 - 20.000; PVP soluble, elevado peso molecular (360.000); Mercapto-etanol, 2 gotas/100 ml (D. Sepúlveda, com. pers.). Los extractos se centrifugaron y se guardaron inicialmente a -70°C y luego se pasaron a -20°C hasta la electroforesis. Para la electroforesis se adsorbió el extracto en tiras de papel filtro de aproximadamente 1,5 x 12 mm y se corrieron tres geles en distinto "buffer": "Buffer" A y "buffer" D (Conkle et al. 1982) y "buffer" H ("Histidina-citrato discontinuo"; Murphy et al. 1990). Los procedimientos generales de electroforesis y tinción se basaron en Conkle et al. (1982).

Se ensayaron un total de 14 sistemas enzimáticos. Para la tinción se ensayaron algunas modificaciones siguiendo las sugerencias de Wendel & Weeden (1989), pero los dos sistemas enzimáticos que finalmente se utilizaron para el análisis de datos (Peroxidasa = PRX y Fosfoglucoisomerasa = PGI) se trabajaron enteramente con las indicaciones de Conkle et al. (1982) y se corrieron en el "buffer" A. Se utilizaron sólo estos dos sistemas por la consistencia en las interpretaciones de los geles y porque la información parcial entregada por el resto de los sistemas no era suficiente para un análisis adecuado.

Flujo génico postfertilización

Para evaluar si la ausencia de *A. paniscus* afectó el flujo génico vía semillas de *I. ingoides* en el sitio SD en relación a CD, se compararon los genotipos para cada loci analizado de cada plántula con el del adulto debajo del cual se habían recolectado. Las plántulas que no compartían al menos un alelo en cada loci con el adulto representan la fracción producto de dispersión de semillas. Cabe enfatizar que esta estimación es conservadora, ya que este procedimiento no permite reconocer aquellas plántulas que, sin ser progenie del árbol debajo del cual se recolectaron, comparten con este al menos un alelo por locus. Con estas observaciones se comparó (entre sitios) la proporción de árboles debajo de los cuales se encontraron plántulas que no eran su progenie. Esta estimación de flujo génico no permite diferenciar si el flujo es dentro de la población o entre poblaciones, pero muestra el efecto de la ausencia del dispersor de semillas. El flujo génico así definido no tiene relación directa con el estimador N_m (Slatkin & Barton 1989) que incluye flujo génico predispersión. El estimador N_m se utiliza en este trabajo sólo como un descriptor a la escala de sitios, como se explica en la siguiente sección.

Estructura genética

Primeramente se calcularon los descriptores de estructura genética F_{IS} y F_{ST} (Weir & Cockerham 1984) y los estimadores de flujo génico (Nm ; Slatkin & Barton 1989) tomando todos los individuos de cada sitio (CD y SD) como poblaciones (árboles y plántulas por separado). Esta información se presenta para evaluar el supuesto de similar variabilidad genética entre sitios y como información base para la especie. El uso de los estimadores F_{IS} y F_{ST} (no así de Nm) para las pruebas de hipótesis sobre formación de estructura genética se detalla a continuación.

La estructura genética se analizó considerando dos escalas espaciales (Fig. 3). La primera escala corresponde a la evaluación de diferenciación de subdivisiones poblacionales (CD1 y CD2, SD1 y SD2) y la segunda corresponde a la formación de grupos familiares a nivel de plántulas, ya que la distribución de los adultos ha ocurrido antes de la extinción local de *A. paniscus* en el sitio SD.

Formación de subdivisiones poblacionales.- La primera escala de análisis de estructura genética corresponde a la evaluación de formación de subdivisiones poblacionales por efecto de reducción en el flujo génico en el sitio SD. Para esto se comparó la diferenciación entre las subdivisiones poblacionales de plántulas CD1 y CD2 del sitio CD y la diferenciación entre las subdivisiones SD1 y SD2 del sitio SD. Se calcularon los estimadores F_{IS} y los F_{ST} (según Weir & Cockerham 1984). Un F_{IS} positivo indica exceso de homocigotos dentro las subdivisiones consideradas en relación a lo esperado por el equilibrio Hardy-Weinberg (Hamrick et al. 1993) y se proporciona como información base junto con el F_{ST} . El F_{ST} mide el exceso de homocigotos en relación a lo esperado por el equilibrio Hardy-Weinberg, causado por diferencias en las frecuencias

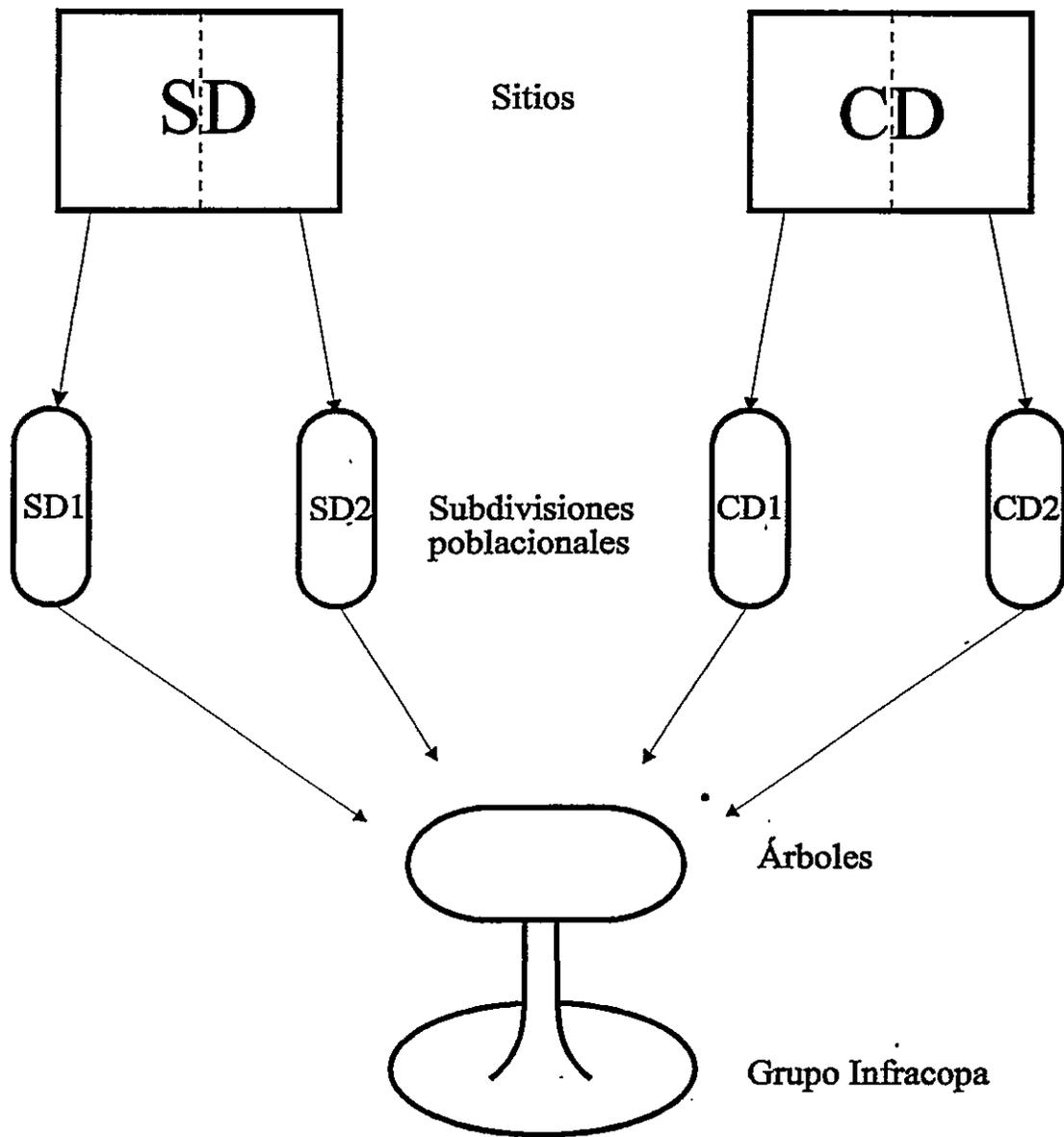


Fig. 3. Escalas espaciales para el análisis de estructura genética de *Inga ingoides*. CD y SD son sitios separados por unos 30 km y su evaluación entrega información base para la especie. Las subdivisiones poblacionales (CD1, CD2 y SD1, SD2) están separadas 1 km dentro de cada sitio y se definen operacionalmente para evaluar diferenciación poblacional. Dentro de las subdivisiones poblacionales se evalúa la estructura genética familiar en los "grupos infracopa" (grupo de plántulas debajo de los árboles adultos).

alélicas entre las subdivisiones consideradas y puede usarse, por tanto, como una medida de diferenciación entre las subdivisiones poblacionales consideradas (Hamrick et al. 1993). Como apoyo a los estimadores de diferenciación poblacional (F_{ST}), se hicieron las pruebas exactas de diferenciación poblacional génica y genotípica propuestas por Raymond & Rousset (1995a). Todos los cálculos se hicieron con el programa GENEPOP, versión 1.2 (Raymond & Rousset 1995b). Valores F_{ST} significativamente distintos de cero y probabilidades significativas de que existe diferenciación génica y/o genotípica ($\alpha = 0,05$), mostrarían formación de estructura genética a nivel poblacional o diferenciación de subdivisiones poblacionales.

Para comprobar si los valores calculados de los F_{IS} y F_{ST} (por locus) diferían significativamente de cero se utilizaron las pruebas de X^2 propuestas por Li & Horvitz (1953) y Workman & Niswander (1970) (cit. en Godt & Hamrick 1993, Hamrick et al. 1993 y Gibson & Wheelwright 1995). Los estimadores multilocus de F_{ST} se consideraron significativos cuando las pruebas de diferenciación génica o genotípica mostraron diferencias significativas. Cuando los F_{IS} o F_{ST} diferían significativamente de cero, se estimó su varianza con técnicas tipo "jackknife" (Weir & Cockerham 1984, Eguiarte et al. 1992) sobre individuos (para las subdivisiones poblacionales de árboles) y grupos de plántulas recogidas debajo de cada árbol (grupos infracopa). Es decir, en el caso de las subdivisiones poblacionales de árboles se excluyó un individuo a la vez para el cálculo de cada pseudovalor; en el caso de las subdivisiones poblacionales de plántulas se excluyó un grupo infracopa a la vez para el cálculo de cada pseudovalor. La información de los árboles se utilizó como base de comparación para la obtenida de las plántulas. Es decir, algunas diferencias entre las subdivisiones poblacionales a nivel de plántulas podrían estar explicadas por diferencias existentes a nivel de las subdivisiones poblacionales de árboles.

Formación de grupos familiares.- Para evaluar la formación de estructura genética familiar se utilizó la segunda escala de análisis (Fig. 3), que consistió en contabilizar el Número de Alelos en Común (NAC; Surles et al. 1990, modificado por Hamrick et al. 1993) para los individuos de los grupos infracopa. El procedimiento fue el siguiente: dentro de cada grupo infracopa se tomó cada plántula (i) y se compararon sus genotipos para cada loci con otra plántula escogida al azar (j) del mismo grupo infracopa. De este modo se obtuvo una observación de NAC por locus para cada individuo. Estas observaciones se sumaron por locus (desde 1 hasta el locus k) para todos los individuos (desde 1 hasta el individuo n) dentro de cada grupo infracopa (desde 1 hasta el grupo infracopa p) y para ambas subdivisiones poblacionales en cada sitio. Con estas observaciones se obtuvo una media y varianza de NAC (en base al total "N" de observaciones de NAC) para los grupos infracopa tomados de a uno para cada sitio:

$$NAC = 1/N \sum_{i=1}^p \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^k NAC_{ij} \quad (1)$$

Para evaluar la estructura genética en relación lo propuesto en la figura 1b, se procedió a agrupar los grupos infracopa. Se agruparon dos grupos infracopa (al azar) y se repitió el procedimiento, resultando en una nueva observación de NAC por locus para cada individuo en ambos sitios. Estas observaciones de NAC se sumaron nuevamente de acuerdo a (1) y se obtuvo una media y varianza de NAC para los grupos infracopa tomados de a dos (p se redujo al total resultante de la agrupación de los grupos infracopa de a dos). En los casos en que la agrupación de grupos infracopa dejó grupos incompletos, estos se completaron con alguno de los ya trabajados, pero sólo hasta completar las observaciones para los individuos de los grupos infracopa del grupo incompleto. Algunas de las observaciones NAC podrían resultar iguales a las anteriores en caso que se repita el individuo con el cual se hizo la comparación o el nuevo individuo tomado al azar tenga el mismo genotipo que el escogido anteriormente. Esto

produce una potencial dependencia estadística de las observaciones, lo cual limitó una de las pruebas de hipótesis. Este procedimiento de agrupar grupos infracopa se siguió hasta que lo permitió el tamaño de la muestra. La agrupación de grupos infracopa se hizo dentro de cada subdivisión poblacional (i.e. no se agruparon grupos infracopa de distinta subdivisión poblacional).

Para el análisis estadístico se compararon entre sitios las observaciones NAC con los grupos infracopa considerados de a uno y las observaciones NAC con el máximo de grupos infracopa que se pudo agrupar (que fue distinto según el tamaño de la muestra para cada año). Ambas comparaciones se hicieron con una prueba de Mann-Whitney (Zar 1984). La tendencia general mostrada por el gráfico y la razón entre el NAC para cada punto (según el número de grupos infracopa considerados) y el NAC para el total de grupos infracopa se utiliza como descriptor de lo que sucede con la estructura genética familiar, de manera análoga a lo hecho por Hamrick et al. (1993).

RESULTADOS

DEMOGRAFÍA

Viabilidad de las semillas de *Inga ingoides* dispersadas por *Ateles paniscus*

Las primeras semillas aparecieron en las heces de *A. paniscus* aproximadamente a las 4 horas desde que se ofreció el alimento y continuaron apareciendo hasta 18 horas después. Las primeras semillas germinaron al segundo día de colocadas en la cámara de germinación. A los cuatro días, 49% (22/45) de las semillas habían germinado y se dio por terminado el experimento con el cual se comprobó que *A. paniscus* es un legítimo dispersor de semillas de *I. ingoides*.

Al momento de ofrecer frutos a *A. paniscus*, se hizo lo mismo con un individuo de *A. seniculus* y dos individuos de *C. apella*. *Alouatta seniculus* no consumió el fruto; los *C. apella* si lo hicieron, pero escupían la semilla en lugar de tragarla.

Abundancia y distribución de frutos en el suelo

Los frutos se restringen a las cercanías del borde del dosel de los árboles (Fig. 4). Agrupando las observaciones por clases de distancia al árbol, la densidad de frutos difirió con la distancia (< 10 y > 10 m) a los árboles (ANDEVA, $F_{1,36} = 7,64$; $P < 0,01$), pero no entre sitios ($F_{1,36} = 0,61$; $P > 0,43$). La interacción entre los factores no fue significativa ($F_{1,36} = 0,01$; $P > 0,9$). Las densidades de vainas por transecto fueron mayores cerca del árbol para ambos sitios ($46,6 \pm 16,99$ vainas/transecto vs $14,2 \pm 13,87$ en el sitio CD y $38,5 \pm 10,68$ vs $3,1 \pm 2,56$ en el sitio SD; Duncan, $\alpha = 0,05$).

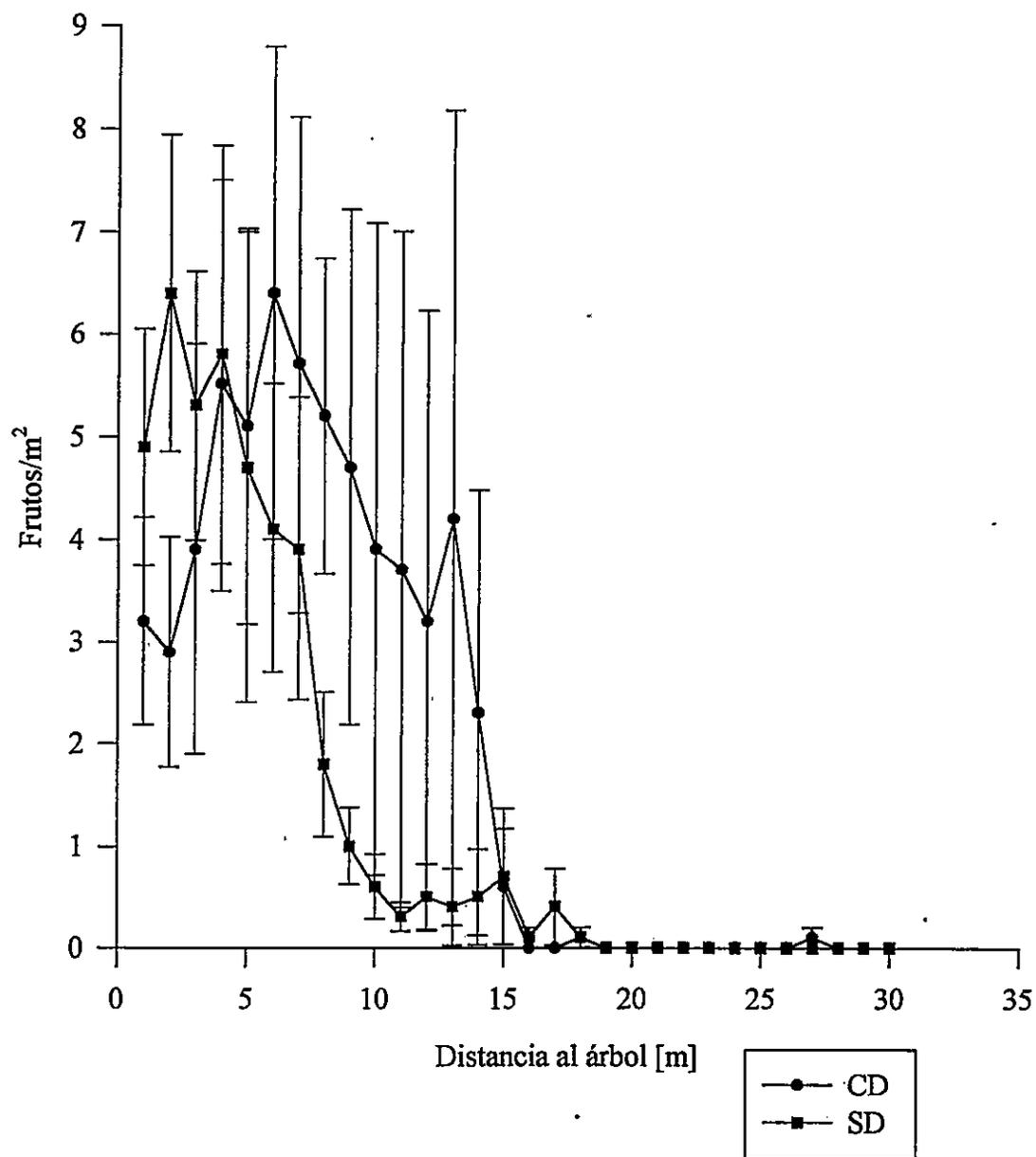


Fig. 4. Abundancia de frutos de *I. ingoides* en el suelo (Media \pm EE) con respecto a la distancia al árbol más próximo. CD = Con Dispensador, SD = Sin Dispensador. Diez transectos por sitio.

Depredación de semillas

La depredación de semillas en las deposiciones experimentales no difirió con la distancia (cerca = 5 m y lejos = 30 m) de la deposición al adulto de *I. ingoides* más próximo en ninguno de los dos sitios; pero fue mayor en el sitio CD que en el sitio SD para ambas distancias. El $0 \pm 0\%$ y $25 \pm 22\%$ de las semillas sobrevivieron a la depredación en el sitio CD a distancias cerca y lejos de los adultos respectivamente, mientras que el $100 \pm 0\%$ y $98 \pm 1\%$ de las semillas sobrevivieron en las deposiciones en el sitio SD (Kruskal-Wallis $H = 11,14$; $P < 0,02$ y prueba a posteriori "tipo Tukey" no paramétrica, $\alpha = 0,05$).

En las deposiciones experimentales de semillas se encontraron larvas y adultos de Coleoptera, presumiblemente de la misma especie. En estos casos, las semillas depredadas estaban total o parcialmente destruidas (reducidas a un polvillo). También se observaron hormigas (*Atta* sp.) llevándose las semillas a su guarida. Los pobladores Chimane indican que los pecaríes (*T. pecari* y *P. tajacu*) comen las semillas y los cotiledones que encuentran al hozar las plántulas jóvenes.

Abundancia y distribución de plántulas

La densidad de plántulas difirió de un año al otro en ambos sitios, aunque la densidad fue mayor en el sitio CD que en SD para ambos años (Fig. 5). En 1996, la densidad de plántulas fue 5 veces mayor cerca (< 10 m) a los árboles que lejos (> 20 m) de ellos en CD y 17 veces mayor cerca que lejos en SD. Las plántulas totales fueron 3,6 veces más abundantes en el sitio CD que en SD en 1996. Un ANDEVA de dos vías mostró que tanto el efecto distancia ($F_{2,51} = 22,8$; $P < 0,001$) como el efecto sitio ($F_{1,51} = 26,36$; $P < 0,001$) resultaron significativos (la interacción entre factores no fue significativa, $F_{2,51} = 0,73$; $P > 0,19$).

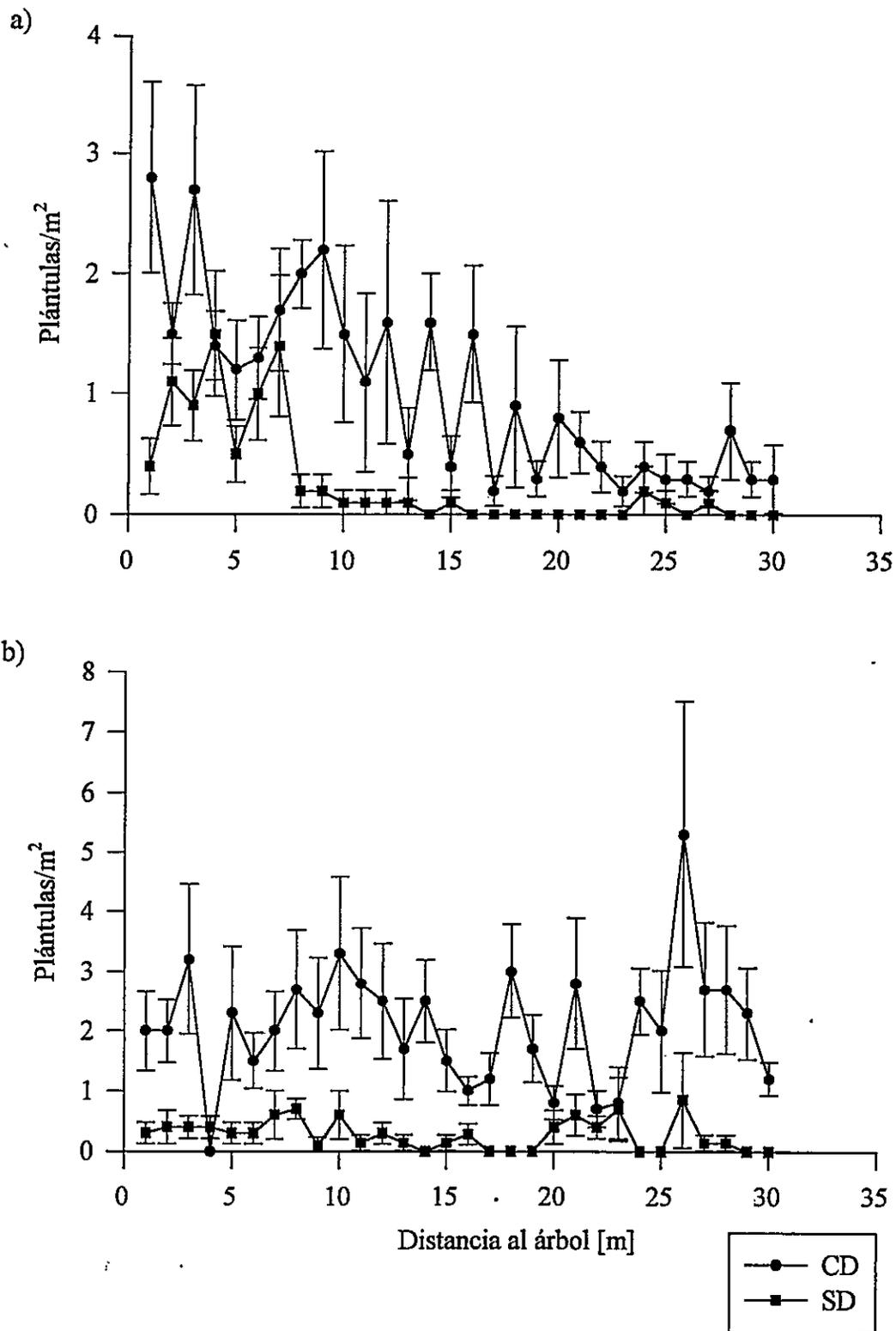


Fig. 5. Abundancia de plántulas de *I. ingoides* (Media \pm EE) con respecto a distancia al árbol más próximo. CD = Con Dispensor, SD = Sin Dispensor. a) 1996 (10 transectos en CD y 9 en SD), b) 1997 (6 transectos en CD y 7 en SD).

La densidad de plántulas difirió entre todos los tratamientos para 1996. Es decir, la densidad de plántulas es mayor en CD a todas las distancias desde el parental, y la densidad fue mayor cerca a los adultos en ambos sitios en 1996 (prueba de Duncan, $\alpha = 0,05$).

En 1997, la densidad de plántulas fue nueve veces mayor en el sitio CD que en SD, con un efecto significativo del factor sitio ($F_{1,33} = 52,96$; $P < 0,001$), de manera similar a lo encontrado para 1996. Sin embargo, las densidades de plántulas no difirieron dentro de cada sitio en función a la distancia al parental ($F_{2,33} = 0,81$; $P > 0,45$; Fig. 5, página anterior). La interacción entre ambos factores no fue significativa ($F_{2,33} = 0,17$; $P > 0,84$).

La distribución de plántulas difirió entre los sitios para ambos años (Fig. 6). La frecuencia de transectos en que se encontraron plántulas lejos del adulto focal (20-30 m) fue significativamente mayor en CD que en SD para ambos años (90% vs 20% para 1996 y 100% vs 40% para 1997, Pruebas exactas de Fisher $P < 0,01$ y $P < 0,05$ para 1996 y 1997 respectivamente). Entonces, las plántulas de *I. ingoides* no fueron sólo más abundantes en el sitio CD, sino que se las encontró más frecuentemente lejos de los árboles adultos en presencia de su dispersor *A. paniscus*.

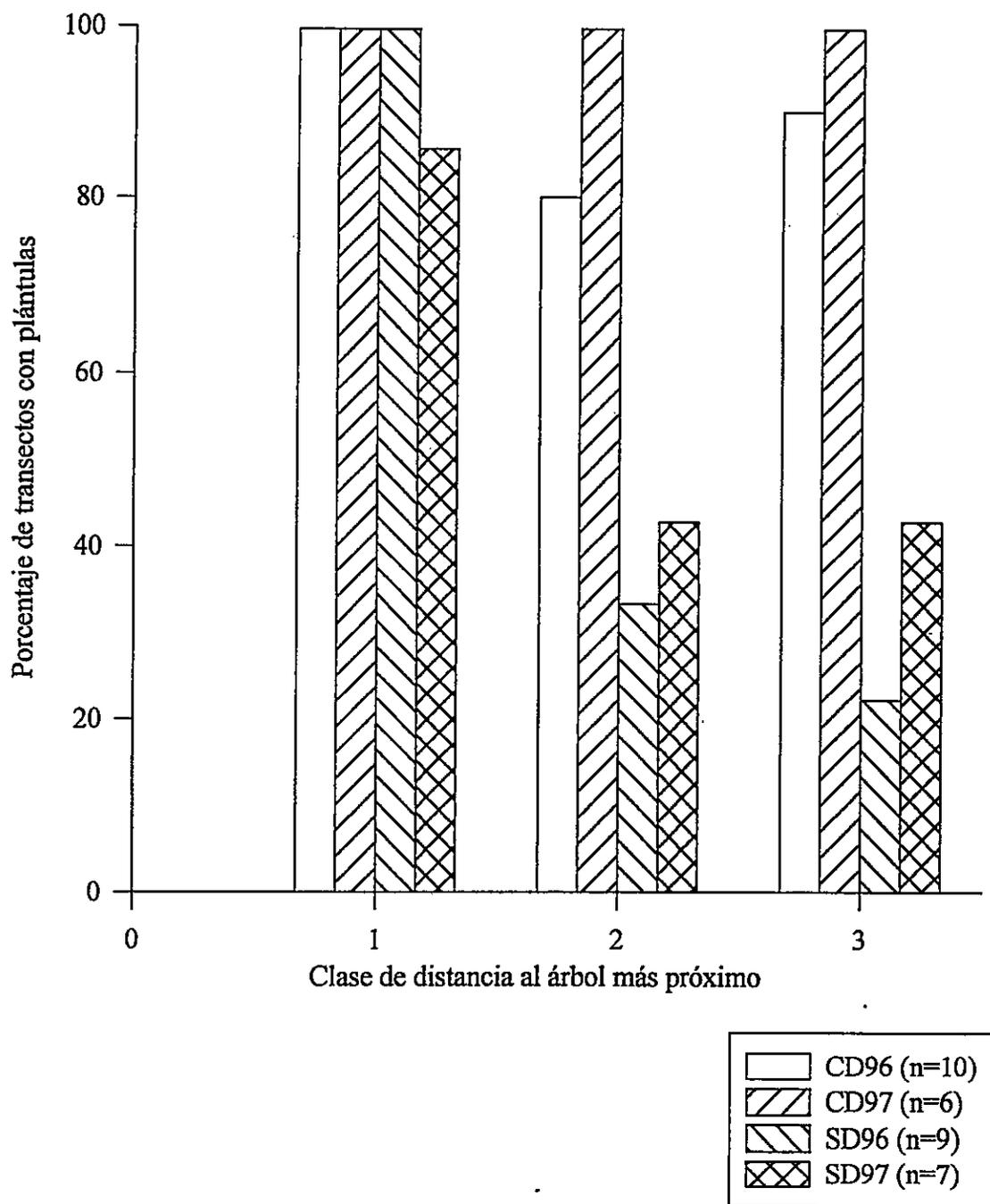


Fig. 6. Porcentaje de transectos con plántulas de *Inga ingoides* en cada clase de distancia al árbol más próximo para dos sitios en la EBB. 1 = 0 - 10 m, 2 = 10 - 20 m, 3 = 20 - 30 m. CD = Con Dispersor, SD = Sin Dispersor.

Sobrevivencia de plántulas

En general, se observó una tendencia al aumento de la sobrevivencia con la distancia de la plántula al árbol de *I. ingoides* más próximo para ambos muestreos, aunque esta tendencia fue significativa sólo para el transecto CD1 del primer muestreo (Tabla 2, Figs. 7-10). También se observó un aumento consistente en esa tendencia (medida por el r_s) con el tiempo de muestreo; con excepción del realizado para la cohorte II del transecto CD2, el resto de los análisis realizados primeramente con la sobrevivencia hasta junio y luego hasta noviembre (SD1 - SD4) y marzo (CD1) mostraron un incremento en el r_s (mayor tendencia a que la sobrevivencia de plántulas sea mayor lejos de los árboles conespecíficos), para ambas cohortes (Tabla 2). Esto sugiere que la tendencia a un aumento en la sobrevivencia para las plántulas que crecen alejadas de los adultos se haría más importante a medida que pasa el tiempo. No se hizo un análisis como éste con las observaciones del segundo muestreo por abarcar un periodo más corto.

Finalmente, la sobrevivencia de plántulas, independientemente de su distancia al árbol más próximo, fue mayor en el sitio SD para ambas cohortes del primer muestreo, aunque significativamente sólo para la cohorte I (logrank $X^2 = 6,29$; $gl = 1$; $P < 0,025$ y $X^2 = 1,94$; $gl = 1$; $P > 0,1$ para las cohortes I y II respectivamente; Fig. 11). En el segundo muestreo la sobrevivencia fue mayor en el sitio CD ($X^2 = 5,21$; $gl = 1$; $P < 0,025$; Fig. 12).

Tabla 2. Correlación entre la distancia de las plántulas al árbol más próximo y el tiempo de sobrevivencia. CD = sitio Con Dispensor, SD = sitio Sin Dispensor. Los números indican el transecto considerado, los guiones indican agrupación de las observaciones de los transectos señalados. Los datos son coeficientes de correlación de Spearman (r_s), "P" es la probabilidad de que el r_s sea distinto de cero y "n" es el número de plántulas consideradas para el análisis. Las cohortes son grupos de plántulas marcadas en distinto instante de tiempo y entre paréntesis se indica el periodo de muestreo.

Cohortes (Primer Muestreo)	CD1-2	CD1	CD2	SD1-4
I (marzo a junio de 1996)	0,16 P = 0,05 n = 143	0,42 P < 0,005 n = 45	0,01 P > 0,9 n = 98	0,06 P > 0,6 n = 81
II (abril a junio de 1996)	0,29 P = 0,06 n = 41	0,19 P > 0,3 n = 24	0,22 P > 0,3 n = 17	-0,13 P > 0,3 n = 56
I (marzo a noviembre de 1996)	--	--	0,068 P > 0,5 n = 98	0,15 P > 0,1 n = 81
II (abril a noviembre de 1996)	--	--	0,09 P > 0,7 n = 17	0,17 P > 0,2 n = 56
I (marzo de 1996 a marzo de 1997)	--	0,59 P < 0,001 n = 45	--	--
II (abril de 1996 a marzo de 1997)	--	0,32 P > 0,1 n = 24	--	--
Segundo Muestreo (noviembre de 1996 a abril de 1997)		CD (1-10) 0,07 P > 0,2 n = 300		SD (1-10) -0,03 P > 0,5 n = 275

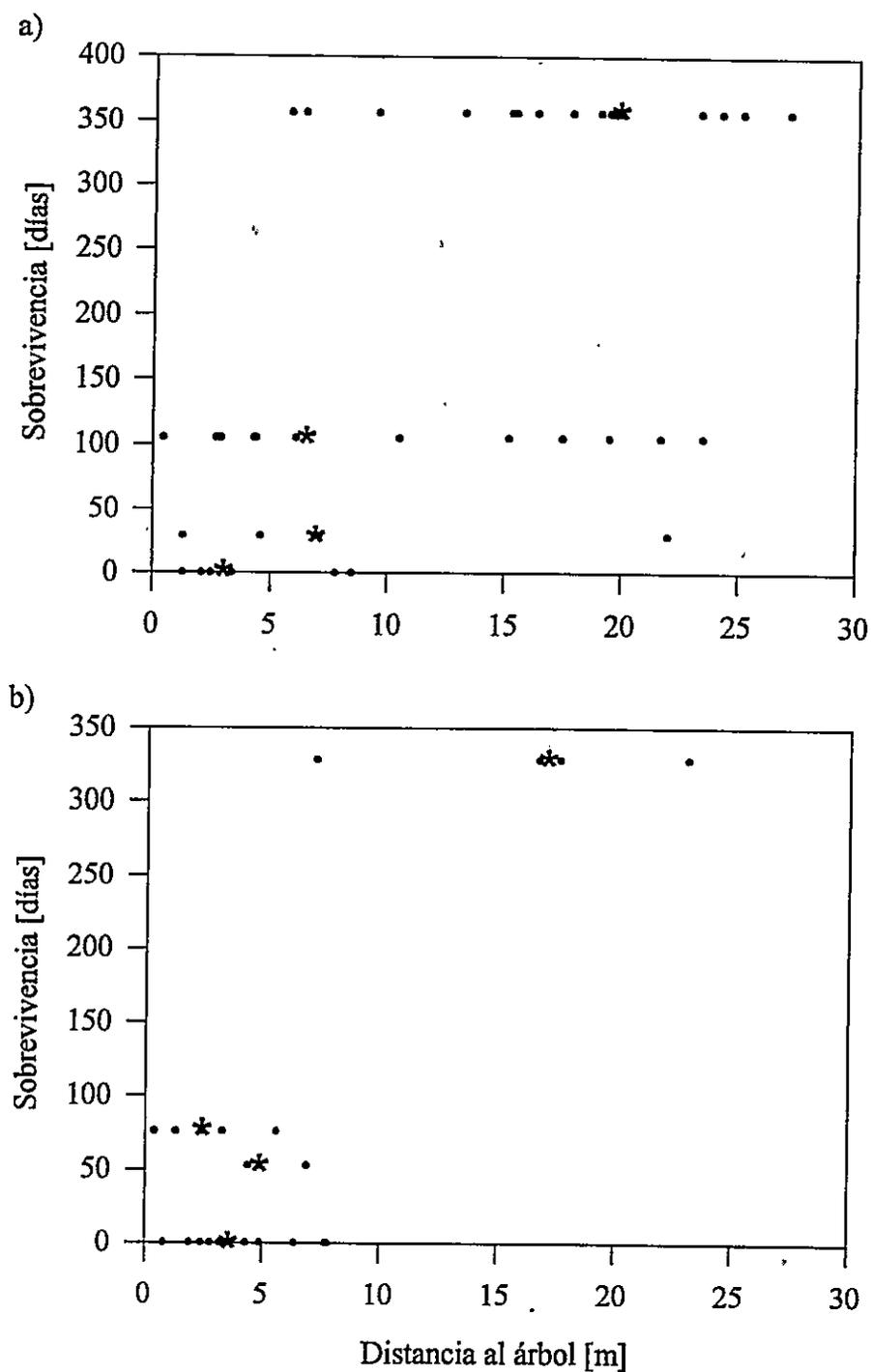


Fig. 7. Sobrevivencia de plántulas en función a su distancia al adulto más próximo (trayecto CD1). a) Cohorte I, $r_s = 0,59$; $n = 45$; $P < 0,001$. b) Cohorte II, $r_s = 0,32$; $n = 24$; $P > 0,1$. Cada punto es una plántula. * son medianas por intervalo de tiempo.

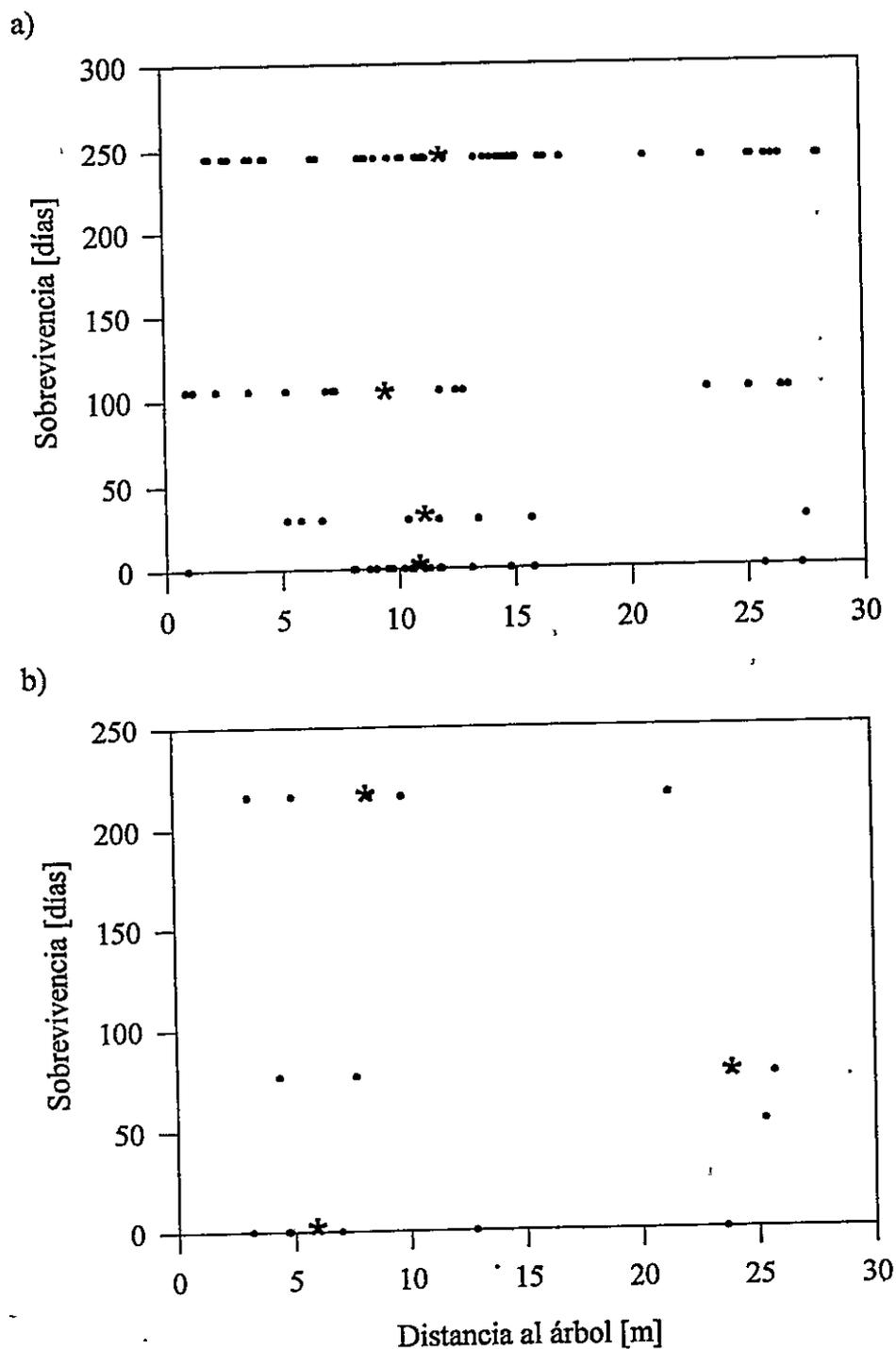


Fig. 8. Sobrevivencia de plántulas en función a su distancia al adulto más próximo (trayecto CD2). a) Cohorte I, $r_s = 0,07$; $n = 98$; $P > 0,5$. b) Cohorte II, $r_s = 0,09$; $n = 17$; $P > 0,7$. Resto igual que figura 7.

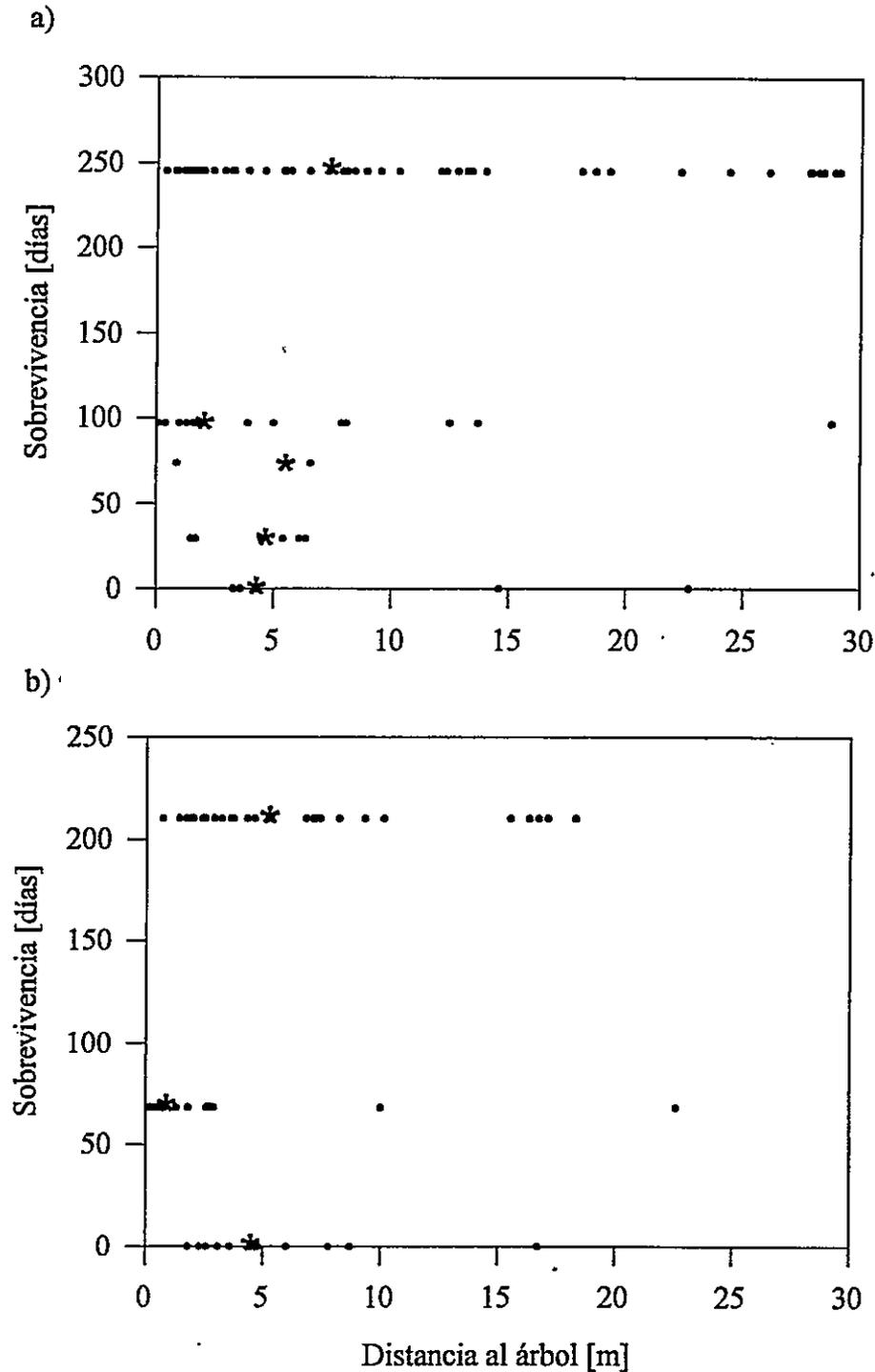


Fig. 9. Sobrevivencia de plántulas en función a su distancia al adulto más próximo (transectos SD1 - SD4). a) Cohorte I, $r_s = 0,15$; $n = 81$; $P > 0,15$. b) Cohorte II, $r_s = 0,17$; $n = 56$; $P > 0,2$. Resto igual que figura 7.

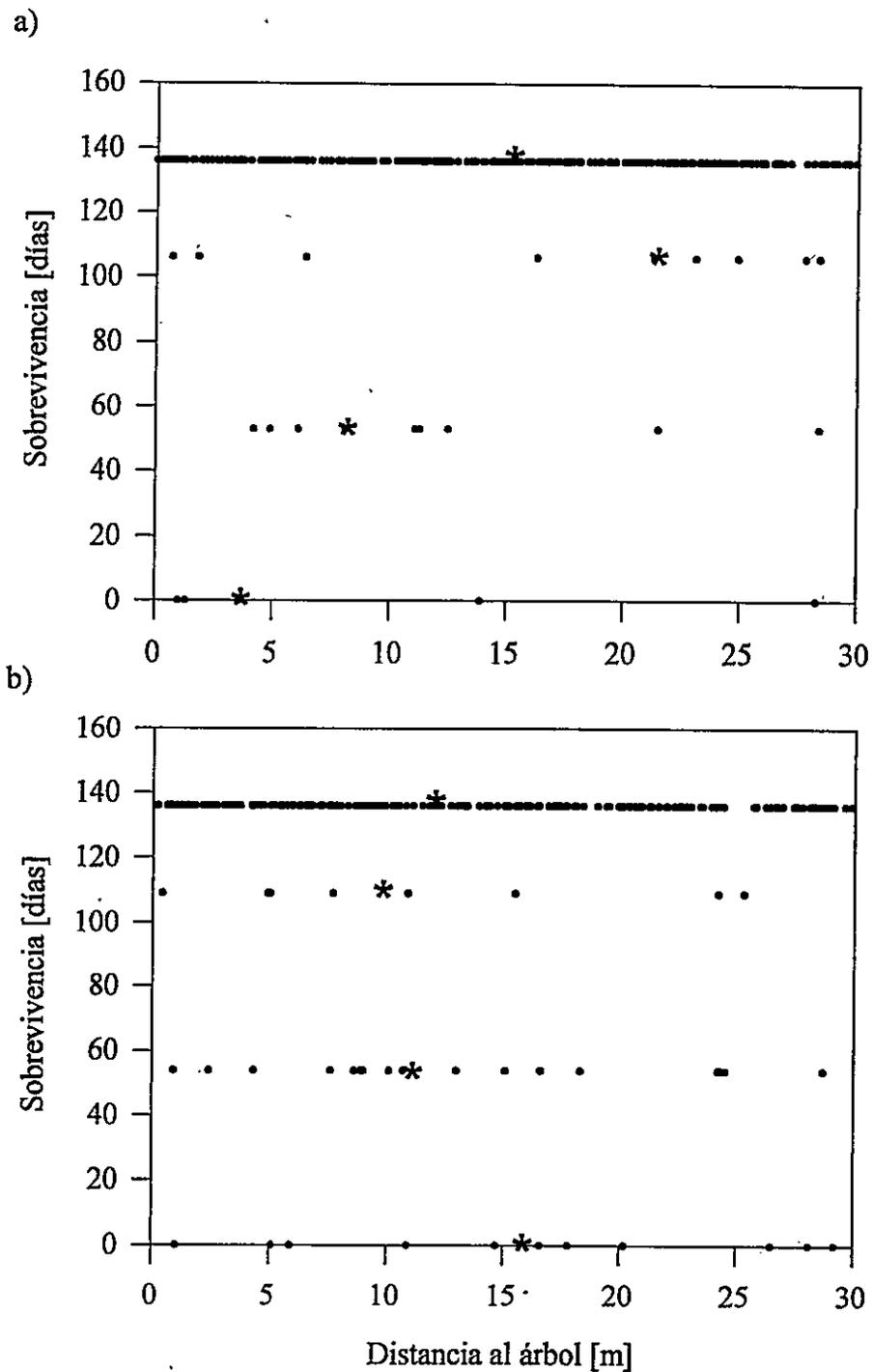


Fig. 10. Sobrevivencia de plántulas en función a su distancia al adulto más próximo (10 transectos por sitio). a) Sitio Con Dispersor, $r_s = 0,07$; $n = 300$; $P > 0,2$. b) Sitio Sin Dispersor, $r_s = - 0,03$; $n = 275$; $P > 0,5$. Resto igual que figura 7.

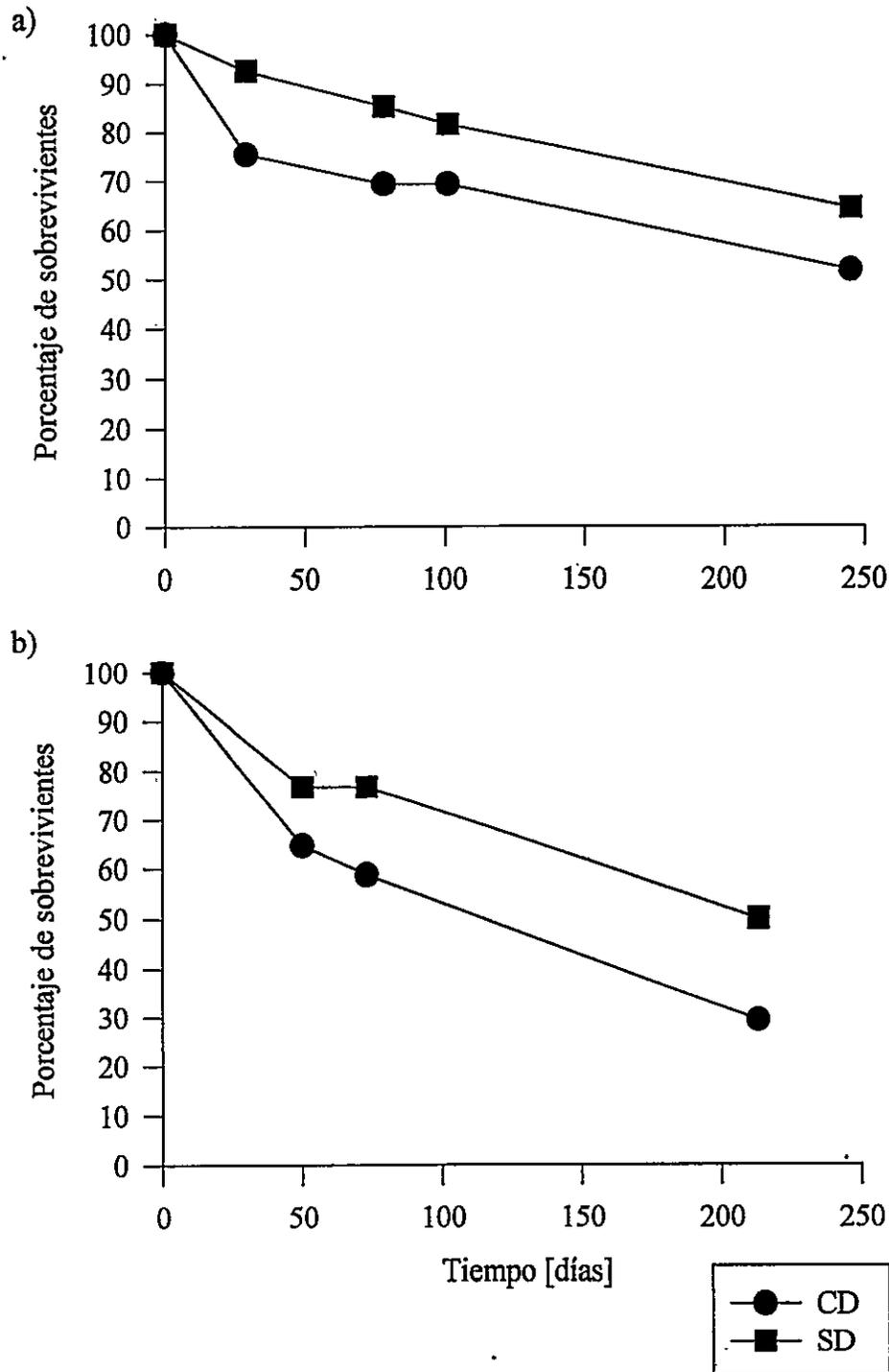


Fig. 11. Supervivencia de plántulas en dos sitios de la EBB, independientemente de su distancia al árbol más próximo. CD = Con Dispensor, SD = Sin Dispensor. a) Cohortes I, marzo a noviembre 1996; $n = 98$ (CD) y $n = 81$ (SD); Logrank $X^2 = 6,29$; $gl = 1$; $P < 0,025$ b) Cohortes II, abril a noviembre de 1996; $n = 17$ (CD) y $n = 56$ (SD); Logrank $X^2 = 1,94$; $gl = 1$; $P > 0,1$.

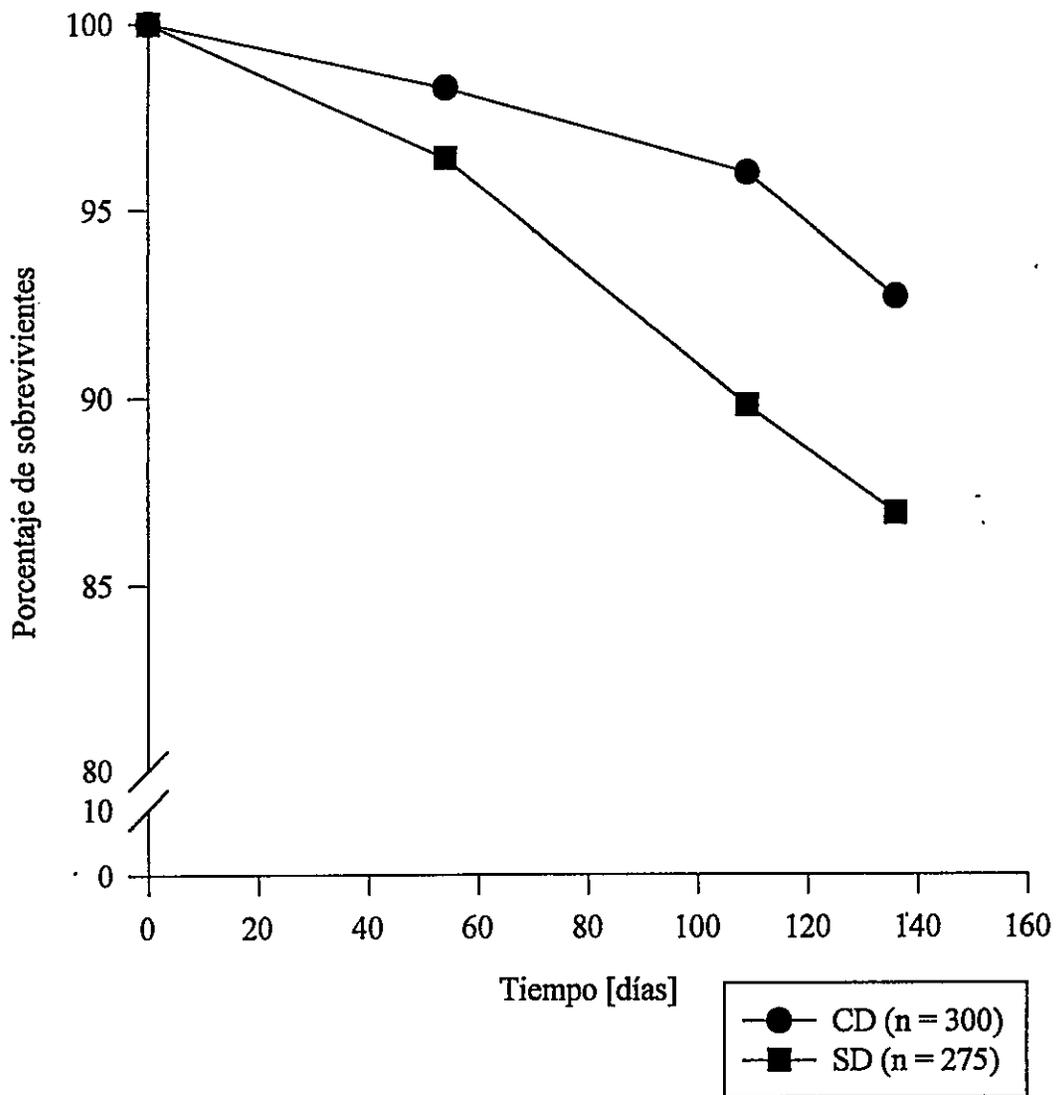


Fig. 12. Supervivencia de plántulas, independientemente de la distancia al árbol más próximo. Periodo noviembre 1996 a abril 1997. Logrank $X^2 = 5,21$; $P < 0,025$.

GENÉTICA

Un total de 14 sistemas enzimáticos fueron puestos a prueba, nueve de ellos con un total de 17 loci resolvieron al menos parcialmente. Once de los 17 loci (en siete sistemas) resultaron polimórficos; un locus se consideró polimórfico si se encontró variación en más del 5% de los individuos (Hartl 1990:11). Los resultados fueron interpretables sólo para dos sistemas enzimáticos (PRX: tres loci en 1996 y dos loci en 1997, y PGI un locus ambos años, Tabla 3). Los genotipos de todos los individuos analizados se presentan en el Anexo I.

Tabla 3. Resultados de la electroforesis de *Inga ingoides*. Al final de las columnas de alelos/locus y alelos/locus polimórficos se muestran medias \pm EE (sólo con la información de las enzimas apropiadamente caracterizadas).

Enzima	Nº de loci	loci polimórficos	alelos/locus	alelos/locus polimórfico	Resolución
AAP	?	?	?	?	no
AAT	2	2	2?, 2?		parcial
ACP	2	2	2, 2	2, 2	parcial
CAT	1	1	2	2	parcial
EST-FL	?	?	?	?	no
IDH	?	?	?	?	no
LAP	?	?	?	?	no
MDH	1	1	2	2	parcial
MNR	1	1	3?		parcial
6-PGD	2	0	1, 1		parcial
PGI	1	1	3	3	buena
PGM	1	0	1		parcial
PRX	5	3	4, 4, 4, 2, 1	4, 4, 4	buena
TPI	1	0	1		parcial
TOTAL	17	11	2,1 \pm 0,31	2,9 \pm 0,35	

Flujo génico postfertilización

El flujo génico postfertilización fue mayor en 1996 que en 1997 para el sitio CD y mayor en 1997 que en 1996 para el sitio SD (Tabla 4). Para 1996, debajo de los árboles de *I. ingoides* del sitio CD se encontró que, un promedio de $28 \pm 6\%$ de las plántulas de los grupos infracopa (aquellas recolectadas debajo de un árbol adulto) no eran progenie del árbol debajo del cual fueron recogidas y se las denominó "inmigrantes". En 11 de los 13 grupos infracopa del sitio CD habían plántulas inmigrantes, mientras que en ninguno de los nueve grupos infracopa del sitio SD se encontraron plántulas inmigrantes en 1996 (Tabla 4).

En 1997, nueve de los 17 grupos infracopa del sitio CD y cinco de los 17 en el sitio SD tenían plántulas inmigrantes; la diferencia entre estas dos proporciones es estadísticamente significativa (Prueba de proporciones, $z = 1,7$; $P = 0,045$). El promedio de plántulas inmigrantes en los grupos infracopa del sitio CD fue, al igual que para 1996, mayor que en el sitio SD ($12 \pm 4\%$ vs $6 \pm 3\%$), pero esta diferencia no fue significativa (Mann-Whitney, $z = 1,34$; $P = 0,08$, Tabla 4).

Tabla 4. Flujo génico postfertilización medido como la fracción de plántulas inmigrantes en cada grupo infracopa para dos años y dos sitios en la EBB. G.I. CD = Grupos infracopa en sitio Con Dispensor, G.I. SD = Grupos infracopa en sitio Sin Dispensor. I/n = N° de plántulas inmigrantes (no son progenie del árbol bajo el cual fueron recolectadas)/número de plántulas analizadas en la infracopa. En la última fila se muestran medias \pm EE de inmigrantes (porcentajes en base a las fracciones de la columna correspondiente) por grupo infracopa por sitio.

1996				1997			
G.I. CD	I/n	G.I. SD	I/n	G.I. CD	I/n	G.I. SD	I/n
1-2	1/7	1-2	0/11	1-1	1/16	1-1	0/16
1-3	2/10	1-4	0/11	1-3	7/16	1-2	3/15
1-4	5/10	1-6	0/11	1-4	0/16	1-3	0/16
1-6	4/10	1-9	0/11	1-5	2/16	1-4	0/20
1-8	0/10	1-10	0/10	1-6	0/15	1-5	1/15
1-9	1/10	2-4	0/10	1-7	0/16	1-6	1/16
2-1	2/10	2-5	0/10	1-8	0/15	1-7	0/13
2-2	5/10	2-8	0/10	1-9	4/16	1-8	0/16
2-4	1/8	2-10	0/10	1-10	0/16	1-9	0/16
2-5	4/10			2-1	2/16	1-10	0/16
2-8	4/10			2-2	9/15	2-1	1/16
2-9	0/10			2-3	0/16	2-2	0/16
2-10	7/10			2-4	0/14	2-3	2/17
				2-5	0/15	2-4	0/12
				2-7	3/17	2-7	0/16
				2-9	2/16	2-9	0/13
				2-10	2/16	2-10	0/13
	28 \pm 6		0 \pm 0		12 \pm 4		6 \pm 3

Estructura genética como consecuencia de la extinción local de *A. paniscus*

Los cambios en estructura genética como consecuencia de la extinción local de *A. paniscus* se analizaron en dos escala espaciales. La correspondiente a la escala poblacional se evalúa en la diferenciación de subdivisiones poblacionales dentro de cada sitio. La estructura genética familiar se evalúa en la formación de agregados de

individuos emparentados debajo de la copa de los árboles. En ambos casos, la estructura genética debería evidenciarse a nivel de las plántulas, ya que las poblaciones de adultos se generaron antes de la extinción de *A. paniscus* en el sitio SD. A continuación se presenta la información de estructura genética a nivel de sitios, la cual sirve para evaluar el supuesto de no diferencias genéticas entre las poblaciones de ambos sitios y debe considerarse como información base para la especie ya que incluye el mayor tamaño muestral.

Diferenciación de las poblaciones entre sitios (SD vs CD).- A la escala de sitios y para ambos años, ninguno de los estimadores de estructura genética calculados fue significativamente distinto de cero para las poblaciones de árboles y, la ausencia de diferenciación poblacional entre SD y CD (F_{ST} no significativos), está corroborada por las pruebas exactas de diferenciación génica y genotípica (Tabla 5). Concordante con esos resultados, el flujo génico (Nm) estimado tiende al infinito para las poblaciones de árboles en ambos años.

En el caso de las plántulas se encontraron diferencias entre las poblaciones (F_{ST} significativos), aunque indican una diferenciación poblacional pequeña entre CD y SD, según la escala de Hartl (1990:90). El flujo génico (Nm) estimado para 1996 fue 3 veces mayor que para 1997 (Tabla 5).

Tabla 5. Estimadores de estructura genética para *Inga ingoides* a escala de sitios (CD vs SD, separados 30 km en un bosque continuo) para adultos y plántulas en la EBB, Bolivia. Los números entre paréntesis después del nombre del locus indican los tamaños muestrales para cada año. Los estimadores F_{IS} y F_{ST} fueron calculados en base a Weir & Cockerham (1984). P Gén y P Gnt son las probabilidades de diferenciación génica y genotípica respectivamente en base a las pruebas propuestas por Raymond & Rousset (1995a). Los valores de F_{IS} y F_{ST} significativamente distintos de cero están indicados por un * cuando $P < 0,05$. Para la estimación de flujo génico (Nm) se utilizó la ecuación $F_{ST} = 1/(4Nm + 1)$ (Nei 1973, en Hall et al. 1996), sólo se utilizó el estimador multilocus. No existen datos para el locus PRX1 para 1997.

AÑO	1996				1997			
ÁRBOLES								
LOCUS	F_{IS}	F_{ST}	P Gén	P Gnt	F_{IS}	F_{ST}	P Gén	P Gnt
PGI (19, 34)	-0,033	-0,050	0,999	0,999	-0,046	-0,010	0,617	0,600
PRX1 (22, --)	0,160	-0,046	0,947	0,941	--	--	--	--
PRX2 (22, 32)	-0,141	-0,016	0,634	0,375	-0,169	-0,009	0,643	0,591
PRX3 (22, 32)	-0,251	0,046	0,090	0,054	-0,192	-0,001	0,397	0,305
Multilocus	-0,068	-0,009	0,647	0,441	-0,167	-0,005	0,677	0,619
Nm multilocus		$\rightarrow \infty$				$\rightarrow \infty$		
PLÁNTULAS								
LOCUS	F_{IS}	F_{ST}	P Gén	P Gnt	F_{IS}	F_{ST}	P Gén	P Gnt
PGI (190, 502)	-0,044	0,007	0,214	0,185	0,100*	0,000	0,128	0,156
PRX1 (207, --)	0,059	0,007*	0,046	0,046	--	--	--	--
PRX2 (208, 386)	0,146*	0,023*	<0,001	<0,001	0,105*	0,008*	0,109	0,188
PRX3 (211, 389)	-0,067	0,029*	<0,001	<0,001	-0,067	0,007*	0,020	0,016
Multilocus	0,034	0,019	<0,001	<0,001	0,005	0,006	0,014	0,018
Nm multilocus		3,23				10,35		

Diferenciación de subdivisiones poblacionales.- La estructura genética a nivel de las poblaciones de cada sitio se evaluó estimando la diferenciación entre dos subdivisiones poblacionales para cada sitio.

En 1996, las subdivisiones poblacionales de árboles del sitio CD presentaron una diferenciación considerable (F_{ST} multilocus = 0,058), aunque no fue detectada por las pruebas de diferenciación génica y genotípica. Sin embargo, esa diferenciación se ve

muy reducida para las subdivisiones a nivel de plántulas (F_{ST} multilocus = 0,011; Tabla 6). Para las subdivisiones poblacionales de árboles del sitio SD no se encontraron diferencias significativas, mientras que sí se detectaron diferencias considerables (F_{ST} multilocus = 0,053) entre las subdivisiones de plántulas, detectadas también por las pruebas de diferenciación génica y genotípica (Tabla 6).

Comparando entre sitios, la diferenciación global (F_{ST} multilocus) entre las subdivisiones poblacionales de plántulas del sitio CD (media de pseudovalores = 0,012; I.C. 95% [0,0151 - 0,0281]) fue menor que entre las subdivisiones del sitio SD (0,0694; [0,0558-0,0829]); $t = -7,75$; $gl = 22$; $P < 0,0001$. Es importante notar que la diferencia entre las subdivisiones de plántulas en el sitio SD no es reflejo de una diferenciación entre las poblaciones de parentales, como podría serlo en el sitio CD.

Tabla. 6. Estructura genética poblacional (diferenciación de subdivisiones poblacionales) de *Inga ingoides* en dos sitios de la EBB en 1996. CD = Con Dispensor y SD = Sin Dispensor; dos subdivisiones para cada sitio. Los valores de F_{IS} y F_{ST} significativamente distintos de cero están indicados por un * cuando $P < 0,05$ y dos ** cuando $P < 0,01$. El resto de la leyenda es similar a la Tabla 5.

LOCUS	SUBDIVISIONES POBLACIONALES DE ÁRBOLES, SITIO CD				SUBDIVISIONES POBLACIONALES DE ÁRBOLES, SITIO SD			
	F_{IS}	F_{ST}	P Gén	P Gnt	F_{IS}	F_{ST}	P Gén	P Gnt
PGI (11, 8)	-0,043	0,031	0,999	0,999	0,000	-0,067	0,999	0,999
PRX1 (13, 9)	0,283	0,214**	0,028	0,078	-0,186	0,002	0,635	0,490
PRX2 (13, 9)	-0,047	-0,021	0,598	0,533	-0,256	-0,031	0,781	0,718
PRX3 (13, 9)	-0,044	-0,048	0,898	0,879	-0,504	0,038	0,538	0,287
Multilocus	0,048	0,058	0,433	0,577	-0,284	-0,003	0,934	0,801

LOCUS	SUBDIVISIONES POBLACIONALES DE PLÁNTULAS, SITIO CD				SUBDIVISIONES POBLACIONALES DE PLÁNTULAS, SITIO SD			
	F_{IS}	F_{ST}	P Gén	P Gnt	F_{IS}	F_{ST}	P Gén	P Gnt
PGI (106, 83)	-0,064	0,019*	0,172	0,135	-0,029	0,018	0,084	0,085
PRX1 (117, 89)	0,075	0,021**	0,025	0,033	-0,026	0,068**	<0,001	<0,001
PRX2 (117, 90)	0,189	0,008	0,089	0,162	0,029	0,045**	0,024	0,020
PRX3 (120, 90)	-0,010	0,004	0,101	0,072	-0,159	0,045**	<0,001	<0,001
Multilocus	0,073	0,011	0,010	0,011	-0,062	0,053	<0,001	<0,001

En 1997 no se encontraron diferencias entre las subdivisiones poblacionales de árboles en ninguno de los sitios. En el caso de plántulas la diferenciación global (F_{ST} multilocus) entre las subdivisiones del sitio CD fue pequeña (según Hartl 1990: 90), pero detectable por la prueba de diferenciación génica (Tabla 7). Sin embargo, el F_{ST} multilocus para el sitio CD (media de pseudovalores = 0,005; I.C. [0,004-0,007]) no difiere del F_{ST} multilocus para el sitio SD (0,004; I.C. [0,001-0,008]).

Tabla 7. Estructura genética poblacional (diferenciación de subdivisiones poblacionales) de *Inga ingoides* en dos sitios de la EBB (SD y CD) en 1997. La leyenda es similar a las Tablas 5 y 6.

LOCUS	SUBDIVISIONES POBLACIONALES DE ÁRBOLES, SITIO CD				SUBDIVISIONES POBLACIONALES DE ÁRBOLES, SITIO SD			
	F _{IS}	F _{ST}	P Gén	P Gnt	F _{IS}	F _{ST}	P Gén	P Gnt
PGI (17, 17)	-0,043	-0,044	0,999	1,00	-0,002	-0,027	0,653	0,670
PRX2 (16, 16)	-0,297	-0,021	0,831	0,780	-0,011	0,011	0,433	0,668
PRX3 (16, 16)	-0,123	-0,042	0,953	0,866	-0,233	-0,021	0,858	0,741
Multilocus	-0,169	-0,035	0,999	0,992	-0,133	-0,011	0,809	0,900

LOCUS	SUBDIVISIONES POBLACIONALES DE PLÁNTULAS, SITIO CD				SUBDIVISIONES POBLACIONALES DE PLÁNTULAS, SITIO SD			
	F _{IS}	F _{ST}	P Gén	P Gnt	F _{IS}	F _{ST}	P Gén	P Gnt
PGI (259, 243)	0,187**	0,011**	0,031	0,051	0,011	-0,003	0,530	0,532
PRX2 (196, 190)	0,116	-0,003	0,174	0,294	0,092	0,004	0,132	0,092
PRX3 (197, 192)	-0,110	0,009*	0,215	0,179	-0,025	0,004	0,409	0,381
Multilocus	-0,007	0,005	0,030	0,066	0,015	0,003	0,321	0,241

Estructura genética familiar.- La estructura genética a nivel familiar se evaluó en la formación de grupos de plántulas emparentadas debajo de la copa de los árboles de *I. ingoides*. Los resultados a esta escala fueron similares para ambos años. El cálculo del Número de Alelos en Común (NAC) tomando los grupos infracopa individualmente fue mayor para el sitio SD que para el sitio CD en ambos años (Mann-Whitney, $z = 2,17$; $P = 0,03$ y $z = 2,72$; $P = 0,006$, para 1996 y 1997 respectivamente). Ello indica que las plántulas recolectadas debajo de los adultos en el sitio SD estaban más emparentadas entre sí que aquellas recolectadas debajo los adultos en en sitio CD. Estas diferencias tienden a desaparecer paulatinamente cuando se juntan los grupos infracopa en pares, tríos y así sucesivamente hasta completar toda la muestra (Fig. 13).

Hay muy poca diferencia entre el NAC promedio con los grupos infracopa considerados de a uno y el NAC promedio cuando se consideran todos los grupos infracopa en el grupo de muestreo para el sitio CD ($NAC1/NAC6 = 1,061$ para 1996 y

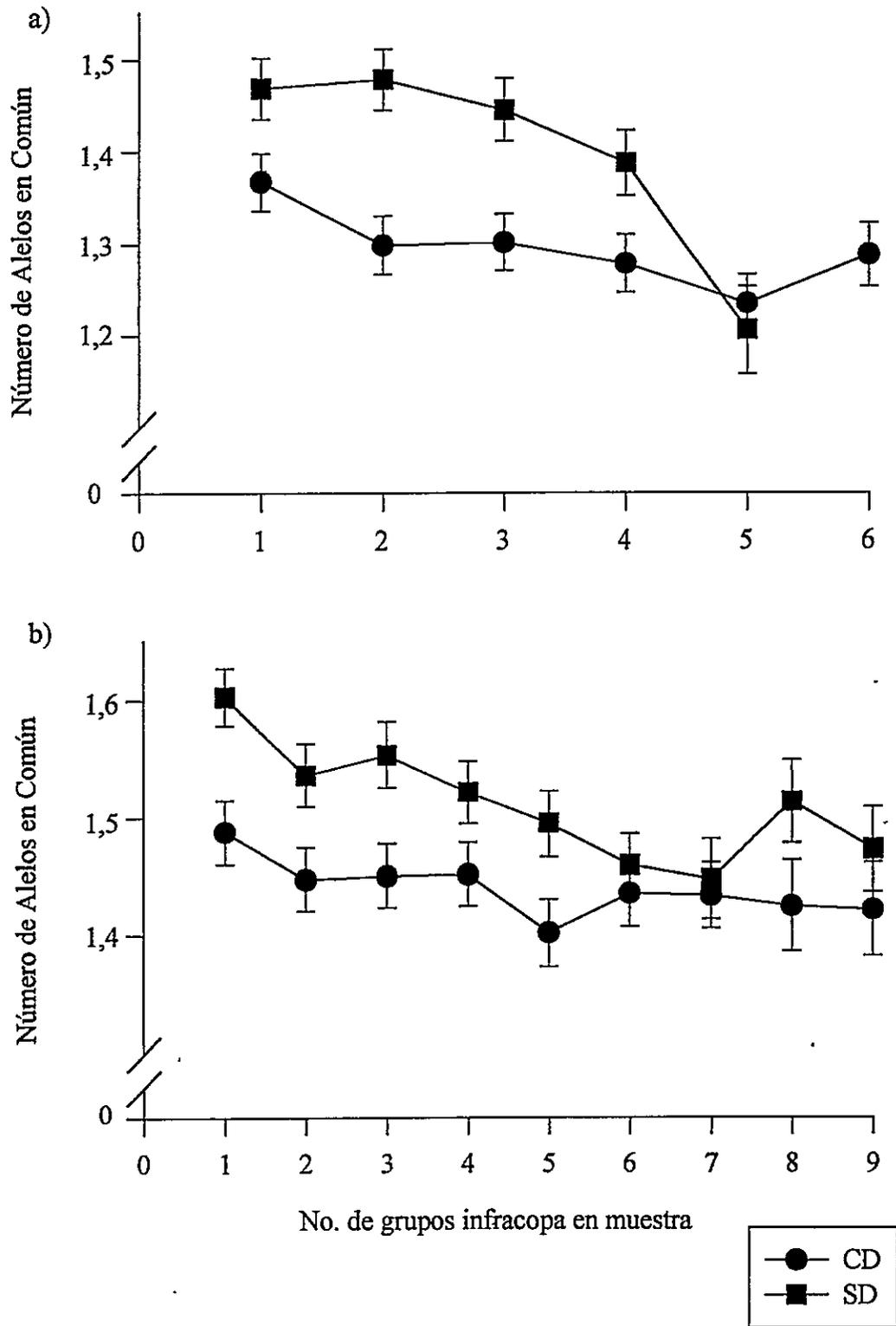


Fig. 13. Estructura genética familiar de *I. ingoides* medida por el Número de Alelos en Común (Media \pm EE) para dos sitios y dos años en la EBB. a) 1996, b) 1997. CD = Con Dispersor, SD = Sin Dispersor.

NAC1/NAC9 = 1,046 para 1997), mientras que la diferencias entre los puntos correspondientes para el sitio SD son mayores (NAC1/NAC5 = 1,218 para 1996 y NAC1/NAC9 = 1,088). No existen diferencias significativas entre los NAC5 (juntando cinco grupos infracopa para el cálculo del NAC en cada sitio) para 1996 (Mann-Whitney $z = 0,56$; $P = 0,57$) y los NAC9 para 1997 ($z = 0,84$; $P = 0,39$).

El efecto de la dispersión de semillas a esta escala se hace evidente al producir grupos infracopa con un grado de parentezco similar al total de las subdivisiones poblacionales en el sitio CD. No se presenta una prueba estadística para esta aseveración, por la potencial interdependencia de las observaciones. Al reducirse el flujo génico postfertilización en ausencia de *A. paniscus* en el sitio SD, la diferenciación entre los individuos de los grupos infracopa queda restringida principalmente a la producida por el flujo génico vía polen, lo cual resulta en que las plántulas de los grupos infracopa del sitio SD estén más emparentadas y se forme estructura genética tipo familiar.

DISCUSIÓN

Comprobado el supuesto básico que *A. paniscus* defeca semillas viables de *I. ingoides*, esta discusión se basa en que las diferencias en los procesos estudiados se deben principalmente a la ausencia de *A. paniscus* en el sitio SD, suponiendo que las diferencias físicas entre los sitios no son importantes. Cuando corresponde, se discute el papel que podrían tener los otros potenciales dispersores y la ausencia o reducción de las poblaciones de otros mamíferos de gran tamaño en el sitio SD.

La dispersión de semillas de *I. ingoides* lejos del parental parece no liberarlas de la acción de los depredadores, ya que la depredación no difiere con la distancia a los árboles. Avispas y coleópteros son conocidos como depredadores de semillas de *Inga* (Koptur 1984), ambos grupos de gran movilidad y autonomía, lo cual podría facilitarles el encuentro de las semillas. Observaciones de campo no cuantificadas indican que las semillas tardan semanas en germinar si no son liberadas del fruto. Koptur (1984) también encontró que las semillas de otras especies de *Inga* germinan casi inmediatamente después que son liberadas de la vaina. Esto implica que las semillas que quedan dentro del fruto permanecen más tiempo expuestas a la acción de los depredadores y patógenos, abundantes en los frutos debajo de los parentales (obs. pers.). Entonces, al ingerir las semillas y defecarlas en pocas horas, *A. paniscus* probablemente actúa disminuyendo el tiempo que las semillas están expuestas a los depredadores y de

esa manera podría tener un efecto positivo en la cantidad de semillas germinadas. Sin embargo, este efecto sería producido también por cualquier otro de los primates que consumen *I. ingoides*, aún cuando no traguen la semilla.

El patrón de depredación de semillas corresponde al propuesto por Howe (1989), en sentido que las semillas dispersadas en agregados serían tolerantes a los factores de mortalidad dependientes de la distancia a los árboles parentales. La rapidez con que ocurre la depredación de semillas puede explicar el que los depredadores no actúen en función a la distancia. En el caso de las hormigas (*Atta* sp.) esto es claro por la gran movilidad de estos insectos y su amplio rango de acción (obs. pers.). En el caso de los coleópteros, hay suponer que también son capaces de encontrar las semillas en el bosque rápidamente. Finalmente, los vertebrados que son conocidos depredadores de semillas de *I. ingoides*, están reducidos (*P. tajacu*) o ausentes (*T. pecari*) en el sitio SD (Roldán 1997), lo cual podría explicar la mayor depredación de semillas en el sitio SD con respecto al sitio CD. Los sitios libres de depredadores de semillas son generalmente raros e impredecibles en espacio y tiempo (Whelan et al. 1991); sin embargo, las altas tasas de depredación de semillas en condiciones experimentales en el sitio CD no conducen a una menor densidad de plántulas en ese sitio; al contrario, las plántulas son menos abundantes en el sitio SD.

De acuerdo a lo propuesto originalmente, las plántulas fueron menos abundantes y estuvieron mayormente restringidas a las cercanías de los árboles en el sitio donde *A. paniscus* fue eliminado por la cacería de subsistencia. La menor abundancia de plántulas

en el sitio SD podría ser atribuida a la ausencia de *A. paniscus* en ese sitio por lo siguiente. La densidad de adultos de *I. ingoides* no difiere entre los sitios (0,35 ind/m² en CD y 0,32 ind/m² en SD, Roldán 1997) y la abundancia de frutos en el suelo no difiere entre los sitios con y sin dispersor. Por otro lado, la probabilidad de encontrar plántulas de *I. ingoides* lejos de los árboles es 2,5 - 4,5 veces mayor en el sitio CD. Dado que *A. paniscus* es el único dispersor ausente en el sitio SD (los otros potenciales dispersores de *I. ingoides*: *C. apella*, *A. seniculus*, *A. azarae* y *S. boliviensis* están reducidos, pero no ausentes en el sitio SD), es posible atribuir las diferencias en abundancia y distribución de plántulas entre los sitios SD y CD a la ausencia de *A. paniscus* en el sitio SD. El efecto positivo de *A. paniscus* en la abundancia de plántulas de las especies que consume ha sido propuesto para al menos otras dos especies arbóreas en la EBB (*I. nobilis* y *Ampelocera ruizii*), cuyas plántulas son más abundantes en el sitio CD, a pesar que la densidad de árboles adultos no difiere entre los sitios (Roldán 1997).

Entre los otros potenciales dispersores de *I. ingoides*, *Alouatta* no es un frugívoro especialista (Estrada & Coates-Estrada 1993) y su efecto, si existe, sería mínimo; mientras que *C. apella* y los otros primates más pequeños parecen ser incapaces de tragar las semillas de *I. ingoides* (obs. pers.). El efecto de estas especies como dispersores de *I. ingoides* podría estar restringido al transporte de frutos y desecho de semillas a distancias cortas desde los parentales. Por tanto, el potencial de los primates de la EBB como dispersores de *I. ingoides* recaería principalmente en *A. paniscus*. Chapman (1989) estimó que, en Santa Rosa (Costa Rica), más de 300 semillas grandes

caen al suelo por hectárea de bosque por semana como producto de las heces de primates. La ausencia del aporte de *A. paniscus* se hace así evidente en la abundancia de plántulas de *I. ingoides* en SD.

Las inundaciones estacionales que afectan gran parte de la superficie de la EBB no afectan los sitios de estudio, con excepción de depresiones del terreno o "bajos". El bosque entero se inunda ocasionalmente, pero la distribución de los frutos en el suelo, restringida a las zonas cercanas a los árboles, sugiere que la dispersión secundaria por agua debe ser insignificante.

Las semillas de *I. ingoides* llegan eventualmente lejos (30 m ó más) de los parentales en ausencia de *A. paniscus*, pero tanto la densidad de plántulas como la frecuencia con que se las encuentra lejos de los adultos conespecíficos es significativamente mayor cuando *A. paniscus* está presente. Es importante recalcar que la distancia de 30 m no representa el máximo que alcanzan las semillas dispersadas por *A. paniscus*; los movimientos de estos sobrepasan los 1000 m/día (Symington 1988, obs. pers.), mientras que el paso por el tracto digestivo de éste primate tarda varias horas (Milton 1980 en White 1986, obs. pers.), lo cual implica que las semillas de *I. ingoides* pueden ser dispersadas a gran distancia y constituir una importante vía de flujo génico.

Contrariamente a lo esperado, en sentido que la sobrevivencia de plántulas sería similar con respecto a la distancia a los árboles, los resultados de este estudio sugieren que la sobrevivencia de plántulas aumenta lejos de los adultos. Si bien la dispersión por *A. paniscus* no es la única forma para las semillas de llegar lejos de los árboles, la

probabilidad de hacerlo se reduce significativamente en ausencia de ese dispersor. Por tanto, en ausencia del *A. paniscus*, una mayor proporción de semillas germinará cerca a los parentales, donde la sobrevivencia como plántulas podría ser menor en comparación a las que germinaron lejos. Sin embargo, el probable aumento en la mortalidad de plántulas cerca a los parentales no significa que el reclutamiento cerca a los conespecíficos no sea posible en *I. ingoides*. Se observaron individuos adultos muy cerca (2-3 m) uno del otro, lo cual corresponde más al patrón propuesto por Hubbell (1980) que al de Janzen (1970). La minoría de las especies de árboles ($n = 80$) estudiadas por Condit et al. (1992) muestran reducción en el reclutamiento cerca a los adultos, por lo que esos autores postulan que, la mayoría de las especies no estarían reguladas por efectos del vecindario (i.e. distancia al parental) en el reclutamiento.

Dado que el efecto distancia en la sobrevivencia de plántulas fue significativo sólo en un transecto (aunque la tendencia fue general), es posible que la mayor sobrevivencia de plántulas lejos del parental en el transecto CD1 se deba a un efecto del vecindario de ese transecto en particular. Howe (1993b) indica que luego del establecimiento de plántulas de *Virola surinamensis* (> 12 semanas), es más fuerte el efecto del vecindario que el de la distancia al parental. Posiblemente la mayor mortalidad cerca al adulto más próximo en el transecto CD1 se deba a efectos del ambiente particular y no a un efecto distancia. La susceptibilidad al ataque de herbívoros, por ejemplo, es influenciada por el ambiente (luz, nutrientes y ataques previos de herbivoría, Marquis & Braker 1994). La existencia de palmeras pequeñas y

otras especies de sotobosque disminuyen la sobrevivencia y crecimiento de plántulas de dos especies de *Inga* en Costa Rica, en relación a sitios en que las plántulas están libres de ese efecto (Denslow et al. 1991). Por tanto, la evidencia presentada aquí sobre un efecto positivo directo de la dispersión de semillas en el reclutamiento de *I. ingoides* (aumento en la sobrevivencia de las plántulas que son alejadas de los parentales) no es concluyente.

Las diferencias en sobrevivencia de plántulas de *I. ingoides* entre sitios son aún más complejas de explicar. La mayor sobrevivencia en el sitio SD para el primer muestreo podría ser ocasionada por la reducción o ausencia de otros mamíferos grandes en ese sitio ya postulada como explicación para las diferencias en depredación de semillas. Esto coincide con lo encontrado en otro estudio realizado en los mismos sitios en que, tanto la depredación de semillas, como la mortalidad sobrevivencia de plántulas fue menor en el sitio SD con respecto al sitio CD (Roldán 1997). Las poblaciones de *Tayassu pecari*, consideradas clave por Roldán (1997) como estructuradoras de la vegetación a nivel de plántulas, fueron reducidas hacia el final de ese estudio por cacería ilegal y por lo que parecen ser migraciones normales (pero impredecibles) de la especie (referencias locales). Nunca más se observó esa especie con la abundancia que se vió al principio del estudio. Sin embargo, la reducción de esa especie no explicaría por sí sola el cambio en la sobrevivencia de plántulas al compararla entre sitios. No tengo explicación para ese resultado.

En resumen, las semillas de *I. ingoides* son dispersadas viables por *A. paniscus* y, si bien el alejamiento de las semillas del parental no disminuye la depredación de las mismas directamente, las observaciones no cuantificadas sugieren que las semillas liberadas del fruto germinan más rápidamente, lo cual disminuiría el tiempo que las semillas están expuestas a depredación. La ausencia de *A. paniscus* disminuye la cantidad de semillas que germinan lejos de los parentales y ocasiona también una disminución en la densidad total de plántulas de *I. ingoides* en el suelo del bosque. Además, el germinar lejos de los adultos podría representar una ventaja adicional para la sobrevivencia de las plántulas. Por tanto, la ausencia de *A. paniscus* podría afectar la demografía de *I. ingoides*, produciendo poblaciones menos densas y más agregadas en el largo plazo. Es decir, la mayoría de las semillas germinarían cerca los parentales y probablemente en menor número. El reclutamiento lejos de los parentales disminuiría produciendo áreas con menor densidad de árboles y el reemplazo de individuos se produciría principalmente cerca a los ya establecidos.

El efecto más evidente de la pérdida de *A. paniscus* en las poblaciones de *I. ingoides* demostrado en este trabajo es, sin duda, a nivel de la estructura genética. El flujo génico vía semilla se reduce significativamente en ausencia del dispersor. De igual manera, se cumplió lo propuesto en relación a la formación de estructura genética familiar, la cual se detectó a nivel de plántulas en la primera generación después de la pérdida del dispersor. La estructura genética familiar se expresa en que, los individuos de los grupos infracopa del sitio SD tienen más alelos en común que lo encontrado entre

los individuos de los grupos infracopa en CD. De esta manera, los individuos en los grupos infracopa de CD se comportarían análogamente a los individuos escogidos al azar de la población y los de los grupos infracopa de SD serían análogos a los vecinos más próximos en el estudio de Hamrick et al. (1993). Es decir, los dispersores ocasionan que los grupos infracopa sean agregados de individuos menos emparentados que cuando aquellos faltan.

La estructura genética familiar a nivel de plántulas podría no mantenerse en estado adulto, ya que los patrones de establecimiento de nuevos individuos no responden necesariamente a los de dispersión, sino que están afectados por otros factores (competencia, depredación, herbivoría; Hamrick & Loveless 1986, Hamrick et al. 1993). Este no sería el caso en la EBB, ya que la estructura genética se forma sólo donde falta *A. paniscus* y, mientras ese efecto persista, las consecuencias serán las mismas. Por otro lado, Alvarez-Buylla et al. (1996) indican que la estructura genética de las poblaciones de *Cecropia obtusifolia* a nivel de plántulas se mantiene hasta el estado adulto aunque se hace menos evidente. El hecho que el flujo génico vía semilla no sea nulo en el sitio SD sólo retardaría la formación de estructura genética en las poblaciones de adultos.

El flujo génico tiende a variar de un año a otro (Hamrick 1982), lo cual coincide con lo encontrado en este estudio. Esta variación se reflejó en los resultados de estructuración genética, pero significativamente sólo a nivel de subdivisiones poblacionales (separadas 1 km). Si bien los resultados sugieren la diferenciación de subdivisiones poblacionales en el sitio SD para 1996, esto no fue evidente para 1997.

Esto coincide con las estimaciones de flujo génico postfertilización, el cual fue nulo en ausencia de *A. paniscus* sólo para 1996. Coincide también con lo encontrado en la distribución de plántulas con respecto al parental, que fueron más frecuentes lejos de los árboles en 1997 que en 1996 para el sitio SD. Es decir, el año en que se registraron más frecuentemente plántulas lejos de los árboles en ausencia de *A. paniscus*, también se registró flujo génico postfertilización y no pudieron evidenciarse diferencias entre las subdivisiones poblacionales de plántulas en el sitio SD. Es aceptado que una pequeña cantidad de flujo génico a gran distancia por generación puede ser suficiente para evitar la diferenciación poblacional en ausencia de selección (Allendorf 1983, Loveless & Hamrick 1984), lo cual puede explicar la diferencia en los patrones de estructura genética subpoblacional entre años. Una explicación alternativa, pero no excluyente, es que una generación puede ser poco tiempo para que se detecten cambios en la estructura genética a nivel poblacional, especialmente si el flujo génico vía polen es considerable (Hamrick & Nason 1996). Esto puede aplicarse al caso de *I. ingoides* si consideramos que la polinización de esta especie puede ser similar a la de otras especies de *Inga* en Costa Rica, que son polinizadas por agentes tan diversos y móviles como colibríes, insectos y murciélagos (Koptur 1983, 1984).

A pesar que la formación de estructura genética a nivel de las divisiones poblacionales no es clara en ausencia de *A. paniscus*, sí lo es la formación de estructura genética a nivel familiar.

Cuando la estructura genética familiar se haga evidente en los individuos adultos, se aceleraría el proceso de estructuración a nivel poblacional (subdivisiones poblacionales) en pocas generaciones. Las poblaciones de *I. ingoides* del sitio SD han pasado a ser dispersadas casi solamente por gravedad y esto debería generar el considerable diferenciación dentro y entre poblaciones, y un posible aumento en la endogamia en el futuro (Loveless & Hamrick 1984, Hamrick & Loveless 1986, Slatkin 1987, Schnabel & Hamrick 1990, Hamrick et al. 1991, Hamrick & Nason 1996, Nason et al. 1997).

Es posible predecir que la formación de estructura genética familiar afectará a su vez la demografía de *I. ingoides* y su efecto diferirá dependiendo de si la especie es o no autoincompatible. La endogamia en plantas ocurre de dos maneras: autopolinización y apareamiento entre parientes cercanos y, ocurre con mayor frecuencia si las poblaciones son pequeñas y/o cuando existe estructura genética espacial (Ellstrand & Elam 1993). Koptur (1984) indica que la producción de frutos en varias especies de *Inga* en Costa Rica es mayor cuando la fertilización ocurre con polen de un árbol lejano, que cuando es de un vecino cercano y en ambos casos es mayor que la dada por autopolinización. Ella encontró que las polinizaciones cruzadas entre árboles distantes entre sí fueron también más efectivas que las polinizaciones abiertas (naturales). Este resultado sugiere que las polinizaciones en *Inga* serían en gran proporción entre individuos vecinos y emparentados, lo cual parece ocurrir en forma general (Hamrick & Murawski 1990, Hamrick & Nason 1996). En ausencia de *A. paniscus*, la probabilidad

de que el vecino más cercano sea un pariente se incrementa. Por tanto, si *I. ingoides* es autoincompatible, su adecuación biológica se verá afectada (reducción en el éxito de polinización) por la estructura familiar. Si *I. ingoides* es autocompatible, la estructuración genética se producirá aún más rápido acelerando la diferenciación de subdivisiones poblacionales (Bawa 1990). Finalmente, el continuo cruzamiento entre individuos emparentados llevaría a un aumento en la endogamia, con la posible depresión en las posibilidades evolutivas de la población y los probables efectos secundarios en la adecuación biológica de los individuos (Clegg & Brown 1983, Loveless & Hamrick 1984, Foster-Huenneke 1991, Ellstrand & Ellam 1993).

La endogamia permite la expresión de genes deletéreos y acelera la pérdida de heterocigosidad (Chambers 1983). La depresión por endogamia será más pronunciada en especies típicamente fecundadas por exocruza, que en aquellas que aceptan normalmente la endocruza (Ellstrand & Elam 1993). *Inga ingoides* podría ser autoincompatible, al igual que las seis especies de *Inga* estudiadas por Koptur (1984), por lo que un aumento en la endogamia, forzado por la estructuración genética, podría ser especialmente negativo para la adecuación biológica de los individuos.

Además, también pueden esperarse efectos indirectos en la demografía de *I. ingoides* como consecuencia de la extinción local de *A. paniscus*. Por ejemplo, Coley & Barone (1996) indican que la dispersión restringida en distancia por varias generaciones puede conducir al desarrollo de patógenos más virulentos y mejor adaptados al genotipo paterno. Como consecuencia, la progenie genéticamente diferenciada del parental sería

favorecida. En general, la distribución espacial de la variabilidad genética dentro de las poblaciones puede influir significativamente en la dinámica evolutiva de las poblaciones (Wright 1982, Dewey & Heywood 1988, Linhart & Grant 1996).

Es posible especular sobre los efectos de la pérdida del dispersor en la selección fenotípica a nivel de frutos de *I. ingoides*. Si el sistema *A. paniscus-I. ingoides* funciona de manera similar al estudiado por Wheelwright (1993), en que las aves dispersoras de *Ocotea tenera* escogen los frutos de mayor tamaño, *Ateles* tendería a escoger las vainas de mayor tamaño y con más pulpa. Si estas vainas obtienen ventaja selectiva (son consumidas con preferencia) de la presión del dispersor y existe heredabilidad en los caracteres (grande y mucha pulpa), la cual fue encontrada por Wheelwright en *O. tenera*, la ausencia del dispersor produciría diferencias en las frecuencias de fenotipos de frutos. Suponiendo que las semillas dispersadas tienen ventaja sobre las no dispersadas, la ausencia del dispersor eliminaría esa ventaja a las semillas en frutos grandes y con mucha pulpa. Por último, es posible que el mayor tamaño y cantidad de pulpa del fruto sean una desventaja para la germinación de las semillas dentro del fruto. De esta manera, podría esperarse que la selección favorezca una reducción en el tamaño y cantidad de pulpa de los frutos en las poblaciones sin dispersor. Esto si las condiciones de ausencia del dispersor persisten por varias generaciones y no existe compensación por otros frugívoros.

Dado las poblaciones de primates neotropicales de gran tamaño, como *Ateles*, tienen poco potencial para recuperarse rápidamente de las perturbaciones (Robinson &

Ramírez 1982, Symington 1988, Eisenberg 1983, Peres 1990) y las poblaciones humanas en la EBB tienden a crecer (junto con sus demandas de caza), la probabilidad que el efecto de la extinción local de *A. paniscus* persista y se extienda en área es muy grande. Este problema no se da sólo en la EBB, la cacería de subsistencia ha afectado también las poblaciones de primates de gran tamaño y otros mamíferos en otras regiones del Neotrópico (Peres 1990, Encarnación et al. 1993, Bodmer et al. 1997).

Los efectos de la ausencia (o reducción de la población) del dispersor de semillas podrían extenderse a otras especies de plantas. *Ateles paniscus* consume frutos de al menos 26 especies de árboles en la EBB (F. Méndez, datos no publicados) y este primate es considerado dispersor exclusivo de al menos 11 especies en Surinam (van Roosmalen 1985a, b). En general, si la defaunación tiende a incrementarse otras especies pueden desaparecer local o totalmente. Si pensamos en que cerca a 90% de las especies de bosque maduro son dispersadas por animales (van Roosmalen 1985a, b), es fácil imaginar que la estructura (demográfica y genética) del bosque Neotropical puede cambiar enormemente. Es decir, la cacería de subsistencia practicada por los pobladores rurales no sólo afecta directamente las poblaciones animales, sino que sus efectos indirectos pueden evidenciarse en los patrones de abundancia, distribución espacial y estructura genética de las especies vegetales, como se comprobó para *I. ingoides* por la extinción de su principal dispersor de semillas, *A. paniscus* en este trabajo.

Los estudios sobre este mismo tema deberían contemplar una comparación de las tasas de germinación de semillas defecadas vs germinación de semillas dentro del fruto,

para evaluar adecuadamente el efecto del dispersor sobre la germinación de semillas. Para hacer la comparación más real, las semillas defecadas deberían mantenerse en la materia fecal y la comparación hacerse en el campo para controlar por el posible efecto atrayente de la materia fecal para los depredadores (Chapman 1989). Los estudios de sobrevivencia de plántulas deben incluir varios transectos (o unidades espaciales de muestreo) y cubrir al menos 1 año de seguimiento. La distribución de plántulas no corresponde a la de frutos, por lo que la lluvia de semillas debería evaluarse con trampas, las cuales deben ser revisadas diariamente por la rapidez con que suele ocurrir la depredación. La estructura genética debería evaluarse utilizando un mayor número de loci, para facilitar las pruebas de hipótesis; para esto es necesario un método de transporte del material desde el campo que asegure su conservación.

Las preguntas más interesantes sobre las consecuencias de la extinción de dispersores ligan ahora la genética con la demografía. Un estudio sobre el sistema reproductivo de *I. ingoides* y estimaciones del flujo génico vía polen son cruciales para estimar el potencial del mismo como compensador de la ausencia de flujo vía semilla. ¿Cuál sería el efecto real del aumento en la probabilidad de que los vecinos más cercanos sean emparentados? ¿Que ha sucedido con la genética de las poblaciones y la adecuación biológica de los individuos de las plantas que han perdido sus dispersores hace varias generaciones? Finalmente, la pregunta más interesante es posiblemente la más difícil de contestar ¿Cuánto de la heterogeneidad (ecológica y genética) del paisaje puede explicarse por las actividades de subsistencia del hombre, tanto o más que por

otros fenómenos? Lo claro es que las actividades como la cacería de subsistencia son más importantes en la dinámica del paisaje que lo que se ha pensado y más esfuerzos deberían hacerse para entender los efectos de las mismas.

REFERENCIAS

- Allendorf, F.W. 1983. Isolation, gene flow, and genetic differentiation among populations. Pp. 51-65 en: *Genetics and Conservation* (C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde & L. Thomas, eds.). Menlo Park: Cummings Publishing Company.
- Alvarez-Buylla, E.R., R. García-Barrios, C. Lara-Moreno & M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for tropical rain forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:387-421.
- Antonovics, J. 1968. Evolution in closely adjacent plant populations. VI. Manifold effects of gene flow. *Heredity* 23:507-524
- Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:399-422.
- Benítez-Rodríguez, B., J. Jimenez-Huerta, G. Silva-López, A. Gonzáles-Christen & V. Mendoza-Castillo. 1993. Estudios sobre *Ateles* y *Alouatta* en el Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Veracruzana. Pp. 119-127 en: *Estudios Primatológicos en México, Vol I.* (A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R. López-Wilchis & R. Coates-Estrada, eds.). Veracruz: Biblioteca Universidad Veracruzana.
- Bodmer, R.E., J.F. Eisenberg & K.H. Redford. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology* 11:460-466.
- Bradbeer, J.W. 1988. *Seed Dormancy and Germination*. New York: Chapman and Hall. 146 p.
- Bustamante, R.O., J.A. Simonetti & J.E. Mella. 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. *Acta Oecológica* 13:203-208.
- Clegg, M.T. & A.H.D. Brown. 1983. The founding of plant populations. Pp. 216-228 en: *Genetics and Conservation* (C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde & L. Thomas, eds.). Menlo Park: Cummings Publishing Company.

- Coley, P.D. & J.A. Barone. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:305-335.
- Condit, R. S.P. Hubbell & R.B. Foster. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in Neotropical forests. *American Naturalist* 140:261-286.
- Conkle, M.T., P.D. Hodgskiss, L.B. Nunnally & S.C. Hunter. 1982. Starch gel electrophoresis of conifer seeds: a laboratory manual. General Technical Report. PSW-64 Berkeley: Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station - Forest Service, United States Department of Agriculture. 18 p.
- Chambers, S.M. 1983. Genetic principles for managers. Pp. 15-46 en: *Genetics and Conservation* (C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde & L. Thomas, eds.). Menlo Park: Cummings Publishing Company.
- Chapman, C.A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21:148-154.
- Chapman, A.C. & L.J. Chapman. 1995. Survival without dispersers: seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9:675-678.
- Charles-Dominique, P. 1993. Speciation and coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetatio* 107/108:75-84.
- Chesser, R.K. 1983. Isolation by distance: relationship to the management of genetic resources. Pp. 66-77 en: *Genetics and Conservation* (C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde & L. Thomas, eds.). Menlo Park: Cummings Publishing Company.
- Chicchón, A. 1992. Chimane resource use and market involvement in the Beni Biosphere Reserve, Bolivia. Ph.D. dissertation. University of Florida, Gainesville. 271 p.
- Denslow, J.S. , E. Newell & A.M. Ellison. 1991. The effect of understory palms and cyclanths on the growth and survival of *Inga* seedlings. *Biotropica* 23:225-234.
- Dewey, S.E. & J.S. Heywood. 1988. Spatial genetic structure in a population of *Psychotria nervosa*. I. Distribution of genotypes. *Evolution* 42:834-838.

- 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. Pp. 273-287 en: P.W. Price, T.M. Levinsohn, G.W. Fernández & W.W. Benson, eds.). *Plant Animal Interactions. Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. New York: John Wiley and Sons.
- Eguiarte, L.E., N. Perez-Nasser & D. Piñero. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity* 69:217-228.
- Eisenberg, J.F. 1983. *Ateles geoffroyi* (mono araña, mono colorado, spider monkey). Pp. 451-453 en: *Costa Rican Natural History* (D.H. Janzen, ed.). Chicago: The University of Chicago Press.
- Ellstrand, N.C. & D.R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:217-242.
- Encarnación, F., L. Moya, R. Aquino, J. Tapia & P. Soini. 1993. Situación y estado actual de las especies de primates no humanos en el Perú. Pp. 331-343 en: *Estudios Primatológicos en México, Vol. I.* (A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R. Lopez-Wilchis & R. Coates-Estrada, eds.). Veracruz: Biblioteca Universidad Veracruzana.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 1993. Aspects of ecological impact of the howling monkeys (*Alouatta*) on their habitat: a review. Pp. 87-117 en: *Estudios Primatológicos en México, Vol. I.* (A. Estrada, E. Rodríguez-Luna, R. Lopez-Wilchis & R. Coates-Estrada, eds.). Veracruz: Biblioteca Universidad Veracruzana.
- Fedigan, L.M., L. Fedigan, C. Chapman & K.E. Glander. 1988. Spider monkey home ranges: a comparison of radio telemetry and direct observations. *American Journal of Primatology* 16:19-29.
- Foster-Huenneke, L. 1991. Ecological implications of genetic variation in plant populations. Pp. 31-44 en: *Genetics and Conservation of Rare Plants.* (D.A. Falk & K.E. Holsinger, eds.) New York: Oxford University Press.
- Foster, S.A. & C.H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773-780.
- García, J.E. & T. Tarifa. 1991. Estudio de la comunidad de primates en la Reserva de la Biosfera "Estación Biológica Beni", Bolivia. *Ecología en Bolivia* 17:1-14.

- Gibson, J.P. & N.T. Wheelwright. 1995. Genetic structure in a population of a tropical tree *Ocotea tenera* (Lauraceae): influence of avian seed dispersal. *Oecologia* 103:49-54.
- Godt, M.J.W. & J.L. Hamrick. 1993. Genetic diversity and population structure in *Tradescantia hirsuticaulis* (Commelinaceae). *American Journal of Botany* 80:959-966.
- Hall, P., S. Walker & K. Bawa. 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. *Conservation Biology* 10:757-768.
- Hamrick, J.L. 1982. Plant population genetics and evolution. *American Journal of Botany* 69:1685-1693.
- Hamrick, J.L. & M.D. Loveless. 1986. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. Pp. 211-223 en: *Frugivores and Seed Dispersal*. (A. Estrada & T.H. Fleming, eds.) Dordrecht: Dr. W. Junk Publ.
- Hamrick, J.L. & M.J.W. Godt 1989. Allozyme diversity in plant species. Pp. 44-64 en: *Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources* (A.H.D. Brown, M.T. Clegg, M.T. Kahler & B.S. Weir, eds.). Sunderland: Sinauer Associates.
- Hamrick, J.L. & D.A. Murawski. 1990. The breeding structure of tropical tree populations. *Plant Species Biology* 5:157-165.
- Hamrick, J.L. & J.D. Nason. 1996. Consequences of dispersal in plants. Pp. 203-236 en: *Population Dynamics in Ecological Space and Time* (O.E. Rhodes, Jr., R.K. Chesser & M.H. Smith, eds.). Chicago: The University of Chicago Press.
- Hamrick, J.L., D.A. Murawski, & J.D. Nason. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio* 107/108:281-297.
- Hamrick, J.L., M.J.W. Godt, A. Murawski & M.D. Loveless. 1991. Correlation between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology. Pp. 75-86 en: *Genetics and Conservation of Rare Plants*. (D.A. Falk & K.E. Holsinger, eds.). New York: Oxford University Press.
- Hartl, D.L. 1990. *A Primer of Population Genetics* (2nd ed.). Sunderland: Sinauer Associates. 305 p.

- Howe, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.
- Howe, H.F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. Pp. 191-218 en: *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants* (K.S. Bawa & M. Hadley, eds.). MAB Series. UNESCO, Paris: The Parthenon Publishing Group.
- Howe, H.F. 1993a. Specialized and generalized dispersal systems: where does the "paradigm" stand? *Vegetatio* 107/108:3-13.
- Howe, H.F. 1993b. Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *Vegetatio* 107/108:149-162.
- Howe, H.F., E.W. Schupp & L.C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a Neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66:781-791.
- Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35:214-229.
- Hutchings, M.J., K.D. Booth & S. Waite. 1991. Comparison of survivorship by the logrank test: criticisms and alternatives. *Ecology* 72:2290-2293.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501-528.
- Jordano, P. 1983. Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* 15:38-41.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp. 105-151 en: *Seeds: The ecology of Regeneration in Plant Communities* (M. Fenner, ed.). London: CAB International.
- Julliot, C. & D. Sabatier. 1993. Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14:527-550.
- Koptur, S. 1983. *Inga* (Guaba, Guajinil, Caite, Paterno). Pp. 259-261 en: *Costa Rican Natural History* (D.H. Janzen, ed.), Chicago: The University of Chicago Press.
- Koptur, S. 1984. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: breeding systems of Neotropical *Inga* trees (Fabaceae: Mimosoideae). *Evolution* 38:1130-1143.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in Biological Conservation. *Science* 241:1455-1460.

- Leigh, E.G., Jr., S.J., Wright, E.A., Herre & F.E. Putz. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands: a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* 7:76-102.
- Linhart, Y.B. & M.C. Grant 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:237-277.
- Liu, E.H. & M.J.W. Godt. 1983. The differentiation of populations over short distances. Pp. 78-95 en: *Genetics and Conservation* (C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambers, B. MacBryde & L. Thomas, eds.). Menlo Park: Cummings Publishing Company.
- Loveless, M.D. 1992. Isozyme variation in tropical trees: patterns of genetic organization. *New Forests* 6:67-94.
- Loveless, M.D. & J.L. Hamrick. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:65-95.
- Mack, A.L. 1993. The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a Neotropical-Paleotropical comparison. *American Naturalist* 142:840-856.
- Marquis, R.J. & H.E. Braker. 1994. Plant-herbivore interactions: diversity, specificity, and impact. Pp. 262-281 en: *La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest* (L. McDade, K. Bawa, H. Hespeneide & G. Hartshorn, eds.). Chicago: The University of Chicago Press.
- Miranda, C., M. O. Ribera, J. Sarmiento, E. Salinas & C. Navia. 1991. Plan de manejo de la Reserva de la Biósfera Estación Biológica del Beni. La Paz: A.N.C.B., E.B.B., LIDEMA, PL-480. 556 p.
- Murphy, R.W., J.W. Sites, Jr., D.G. Buth & C.H. Haufler. 1990. Isozyme electrophoresis. Pp. 45-126 en: *Molecular Systematics* (D.M. Hillis & C. Moritz, eds.). Sunderland: Sinauer Associates.
- Nason, J.D., P.R. Aldrich & J.L. Hamrick. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. Pp. 304-320 en: *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities* (W. F. Laurance & R.O. Bierregaard, eds.). Chicago: The University of Chicago Press.
- Ott, L. 1988. *An Introduction to Statistical Methods and Data Analysis* (3rd ed.). Boston: PWS-Kent Publishing Company. 835 p.

- Peres, C.A. 1990. Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biological Conservation* 54:47-59.
- Peres, C.A. 1994. Primate responses to phenological changes in an Amazonian *terra firme* forest. *Biotropica* 26:98-112.
- Pyke, D.A. & J.N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67:240-245.
- Raymond, M. & F. Rousset. 1995a. An exact test for population differentiation. *Evolution* 49:1280-1283.
- Raymond, M. & F. Rousset. 1995b. GENEPOP (ver. 1.2): a population genetics software for exact test and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86:248-249.
- Redford, K.H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42:412-422.
- 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.
- Redford, K.H. & A.M. Stearman 1989. Local peoples and the Beni Biosphere Reserve, Bolivia. *Vida Silvestre Neotropical* 2:49-56.
- Robinson, J.G. & J. Ramírez. 1982. Conservation biology of neotropical primates. Pp. 329-344 en: *Mammalian Biology* (M.H. Mares & H.M. Genoways, eds.). Linesville: University of Pittsburg.
- Roldán, A.I. 1997. El síndrome del bosque vacío ¿Es un fenómeno recurrente en los bosques neotropicales? Tesis de Magister. Santiago: Universidad de Chile. 63 p.
- Saldías, M. 1993. Mimosoideae. Pp. 420-456 en: *Guía de Árboles de Bolivia* (T.J. Killeen, E. García E. & S.G. Beck, eds.). La Paz: Herbario Nacional de Bolivia-Missouri Botanical Garden.
- Schaal, B.A., W.J. Leverich & S.H. Rogstad. 1991. A comparison of methods for assesing genetic variation in plant conservation biology. Pp. 123-134 en: *Genetics and Conservation of Rare Plants* (D.A. Falk & K.E. Holsinger, eds.) New York: Oxford University Press.
- Schierenbeck, K.A., M. Skupski, D. Lieberman & M. Lieberman. 1997. Population structure in four tropical tree species in Costa Rica. *Molecular Ecology* 6:137-144.

- Schnabel, A. & K.L. Hamrick. 1990. Organization of genetic diversity within and among populations of *Gleditsia triacanthos* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 77:1060-1069.
- Schnabel, A., R.H. Laushman & J.L. Hamrick. 1991. Comparative genetic structure of two co-occurring tree species, *Maclura pomifera* (Moraceae) and *Gleditsia triacanthos* (Leguminosae). *Heredity* 67:357-364
- Schoen, D.J. & R.G. Latta. 1989. Spatial autocorrelation of genotypes in populations of *Impatiens pallida* and *Impatiens capensis*. *Heredity* 63:181-189.
- Schwaegerle, K.E., K. Garbuit & F.A. Bazzaz. 1986. Differentiation among populations of *Phlox*. I. Electrophoretic and quantitative variation. *Evolution* 40:506-517.
- Slatkin, M. 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236:787-792.
- Slatkin, M. 1989. Population structure and evolutionary progress. *Genome* 31:196-202.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47:264-279.
- Slatkin, M. & N.H. Barton. 1989. A comparison of three indirect methods for estimating average levels of gene flow. *Evolution* 43:1349-1368.
- Surles, S.E., J. Arnold, A. Schnabel, J.L. Hamrick & B.C. Bongarten. 1990. Genetic relatedness in open-pollinated families of two leguminous tree species, *Robinia pseudoacacia* L. and *Gleditsia triacanthos* L. *Theoretical Applications of Genetics* 80:49-56.
- Symington, M.M. 1988. Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park. *American Journal of Primatology* 15:45-67.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. Pp. 371-384 en: *Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada & T.H. Fleming, eds.). Dordrecht: Dr. W. Junk Publishers.
- Terborgh, J. & S.J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology* 75:1829-1833.
- van Roosmalen, M.G.M. 1985a. Fruits of the Guianan Flora. Institute of Systematic Botany. Utrecht: Utrecht University. 483 p.

- van Roosmalen, M.G.M. 1985b. Habitat preferences, diet, feeding behavior and social organization of the black spider monkey, *Ateles paniscus paniscus* in Surinam. *Acta Amazonica* 15(3-4, suplemento): 1-238.
- Weir, B.S. & C.C. Cokerham. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38:1358-1370.
- Wendel, J.F. & N.F. Weeden. 1989. Visualization and interpretation. Pp. 5-45 en: *Isozymes in Plant Biology. Advances in Plant Sciences Series Vol. 4* (D.E. Soltis & P.S. Soltis, de.). Portland: Dioscorides Press.
- Wheelwright, N.T. 1985a. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808-818.
- Wheelwright, N.T. 1985b. Competition for dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. *Oikos* 44:465-477.
- Wheelwright, N.T. 1991. How long do fruit-eating birds stay in the plants where they feed? *Biotropica* 23:29-40.
- Wheelwright, N.T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio* 107/108:163-174.
- White, F. 1986. Census and preliminary observations on the ecology of the black-faced black spider-monkey (*Ateles paniscus chamek*) in Manu National Park, Perú. *American Journal of Primatology* 11:125-136.
- Whelan, C.J., M.F. Willson, C.A. Tuma & Y. Souza-Pinto. 1991. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany* 69:428-436.
- Willson, M.F. 1993. Mammals as seed dispersal mutualists in North America. *Oikos* 67:159-176.
- Wright, S. 1982. The shifting balance theory and macroevolution. *Annual Review of Genetics* 16:1-19.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Englewood: Prentice-Hall. 718 p.

ANEXO I

En las páginas siguientes se presentan los genotipos de cada uno de los individuos analizados. Los grupos infracopa están separados por una línea "POP". Cada grupo infracopa va precedido del árbol debajo el cual fueron recolectadas las plántulas, el cual se indica por una "P". Un ejemplo de lectura es: CD22P = árbol número dos, del la subdivisión poblacional dos, del sitio Con Dispensor. Los ceros (0) indican los genotipos que no pudieron leerse de los geles. Los genotipos para cada locus están separados por un cero. Ejs. 204 = heterocigoto para los alelos dos y cuatro; 101 = homocigoto para el alelo uno.

No se requiere de un permiso especial para utilizar estos datos, ya sea para rehacer el análisis realizado en este trabajo o para otro objetivo. Sin embargo, se solicita avisar al autor de esta tesis de su uso y hacerle llegar una copia del trabajo realizado a la dirección:

Casilla 9641

La Paz, BOLIVIA

Con Dispensor 1 - 1996

INDIV.	PGI	PER1	PER2	PER3	INDIV.	PGI	PER1	PER2	PER3
CD18P	202	103	404	104	CD19P	202	303	204	102
CD18,	202	103	404	104	CD19,	202	303	204	101
CD18,	202	203	204	104	CD19,	202	303	204	101
CD18,	202	303	404	102	CD19,	202	303	204	101
CD18,	202	303	404	102	CD19,	202	303	404	101
CD18,	202	103	204	104	CD19,	202	303	204	101
CD18,	102	303	404	101	CD19,	202	203	404	103
CD18,	203	303	404	101	CD19,	202	203	104	101
CD18,	202	303	104	102	CD19,	202	303	404	104
CD18,	202	303	404	101	CD19,	202	303	303	204
CD18,	202	203	404	103	CD19,	202	303	404	101
POP					POP				
CD16P	202	303	102	103	CD13P	0	304	304	101
CD16,	202	203	204	303	CD13,	0	103	304	101
CD16,	202	303	404	101	CD13,	0	303	0	0
CD16,	202	203	203	203	CD13,	0	303	404	101
CD16,	202	103	303	203	CD13,	0	303	203	104
CD16,	202	303	204	103	CD13,	0	0	404	101
CD16,	202	303	404	101	CD13,	202	304	404	104
CD16,	202	303	303	203	CD13,	202	304	104	204
CD16,	202	303	203	103	CD13,	202	101	204	101
CD16,	202	303	204	103	CD13,	0	303	404	101
CD16,	202	103	0	304	CD13,	0	103	404	101
POP					POP				
CD12P	202	303	204	101	CD14P	202	203	103	101
CD12,	202	303	202	203	CD14,	202	204	103	101
CD12,	202	203	404	101	CD14,	203	203	204	102
CD12,	202	203	404	104	CD14,	202	303	404	101
CD12,	202	203	404	101	CD14,	202	203	303	101
CD12,	202	103	404	104	CD14,	202	203	303	101
CD12,	202	303	404	101	CD14,	202	203	303	101
CD12,	202	303	404	102	CD14,	202	202	203	104
POP					CD14,	202	203	404	101
					CD14,	202	303	404	101
					CD14,	202	303	404	102

Con Dispensor 1 - 1997

INDIV.	PGI	PER2	PER3	INDIV.	PGI	PER2	PER3	INDIV.	PGI	PER2	PER3
CD14P	202	204	104	CD13,	202	404	101	CD18,	202	0	0
CD14,	202	404	104	CD13,	202	404	203	CD18,	202	404	102
CD14,	202	404	103	CD13,	202	404	102	CD18,	202	404	102
CD14,	202	204	101	CD13,	202	102	204	CD18,	202	404	102
CD14,	202	0	0	CD13,	202	404	102	POP			
CD14,	202	0	0	CD13,	202	404	101	CD16P	202	204	102
CD14,	202	204	103	CD13,	202	202	203	CD16,	102	404	104
CD14,	202	0	0	CD13,	202	404	103	CD16,	202	404	102
CD14,	202	204	101	CD13,	202	204	102	CD16,	202	404	101
CD14,	202	0	0	CD13,	202	404	102	CD16,	202	404	101
CD14,	202	204	101	CD13,	202	204	101	CD16,	202	404	101
CD14,	202	0	0	POP				CD16,	202	404	101
CD14,	202	204	101	CD19P	202	404	304	CD16,	202	404	104
CD14,	202	0	0	CD19,	202	0	0	CD16,	202	404	103
CD14,	202	0	0	CD19,	202	404	104	CD16,	202	0	0
CD14,	202	202	0	CD19,	202	404	104	CD16,	202	404	101
CD14,	202	204	101	CD19,	202	404	103	CD16,	202	0	0
POP				CD19,	202	0	0	CD16,	202	0	0
CD11P	202	204	102	CD19,	202	404	203	CD16,	202	404	104
CD11,	202	303	202	CD19,	202	404	204	CD16,	202	404	102
CD11,	202	202	202	CD19,	202	404	204	CD16,	202	404	101
CD11,	202	404	101	CD19,	202	202	204	POP			
CD11,	202	202	202	CD19,	202	0	0	CD110P	202	104	102
CD11,	202	204	102	CD19,	202	404	104	CD110,	202	0	0
CD11,	202	0	0	CD19,	202	404	101	CD110,	202	104	102
CD11,	202	204	101	CD19,	202	404	102	CD110,	202	104	102
CD11,	202	404	102	CD19,	202	404	101	CD110,	202	404	101
CD11,	202	404	203	CD19,	202	0	0	CD110,	202	0	0
CD11,	202	404	203	CD19,	202	404	103	CD110,	202	104	102
CD11,	202	0	0	POP				CD110,	202	0	0
CD11,	202	204	101	CD18P	102	404	203	CD110,	202	104	102
CD11,	202	202	202	CD18,	202	404	204	CD110,	202	0	0
CD11,	202	304	101	CD18,	0	404	102	CD110,	202	404	102
CD11,	202	204	102	CD18,	202	404	102	CD110,	202	404	102
CD11,	202	404	101	CD18,	202	0	0	CD110,	202	104	102
POP				CD18,	0	404	102	CD110,	202	404	101
CD13P	202	404	203	CD18,	202	404	203	CD110,	202	404	102
CD13,	202	404	101	CD18,	202	0	203	CD110,	202	0	0
CD13,	202	404	102	CD18,	202	404	102	CD110,	202	0	0
CD13,	202	101	202	CD18,	202	404	102	POP			
CD13,	202	404	203	CD18,	102	0	0				
CD13,	202	0	0	CD18,	202	204	102				

Con Dispersor 1 - 1997 (Cont.)

INDIV.	PGI	PER2	PER3
CD15P	202	204	101
CD15,	202	204	204
CD15,	202	404	102
CD15,	202	404	102
CD15,	103	404	103
CD15,	202	404	102
CD15,	202	0	0
CD15,	202	204	102
CD15,	102	404	101
CD15,	202	204	101
CD15,	202	0	0
CD15,	202	0	0
CD15,	202	204	101
CD15,	202	204	101
CD15,	202	204	104
CD15,	202	404	103
CD15,	202	0	0
POP			
CD17P	102	204	104
CD17,	202	404	102
CD17,	202	0	0
CD17,	102	0	0
CD17,	202	404	204
CD17,	102	404	101
CD17,	202	204	101
CD17,	202	204	104
CD17,	202	0	0
CD17,	202	0	0
CD17,	202	204	101
CD17,	202	404	102
CD17,	202	0	0
CD17,	202	404	101
CD17,	202	404	101
CD17,	202	404	101
CD17,	202	404	304

Con Dispensor 2 - 1997

INDIV.	PGI	PER2	PER3	INDIV.	PGI	PER2	PER3	INDIV.	PGI	PER2	PER3
CD22P	202	404	203	CD24,	202	404	102	CD27,	202	404	102
CD22,	202	204	101	CD24,	202	204	203	CD27,	202	404	102
CD22,	202	404	104	CD24,	202	404	102	CD27,	202	0	0
CD22,	202	404	101	CD24,	202	404	101	POP			
CD22,	202	204	102	CD24,	202	404	101	CD23P	102	204	102
CD22,	202	404	102	CD24,	202	404	102	CD23,	102	204	102
CD22,	202	404	102	CD24,	202	404	102	CD23,	0	404	102
CD22,	202	404	102	CD24,	202	404	102	CD23,	202	0	0
CD22,	202	204	104	POP				CD23,	202	0	0
CD22,	202	404	101	CD21P	202	204	104	CD23,	202	0	0
CD22,	202	404	102	CD21,	202	204	101	CD23,	202	404	102
CD22,	202	204	104	CD21,	102	0	0	CD23,	0	204	102
CD22,	203	204	101	CD21,	202	303	203	CD23,	202	404	102
CD22,	202	404	101	CD21,	202	404	101	CD23,	202	404	101
CD22,	202	204	101	CD21,	202	204	102	CD23,	202	204	101
CD22,	202	404	102	CD21,	202	303	204	CD23,	202	0	0
POP				CD21,	202	204	101	CD23,	202	204	101
CD29P	202	404	101	CD21,	202	204	104	CD23,	202	404	101
CD29,	202	0	0	CD21,	202	404	104	CD23,	0	204	101
CD29,	202	404	103	CD21,	202	404	101	CD23,	202	204	101
CD29,	202	404	203	CD21,	202	204	101	CD23,	0	204	101
CD29,	202	0	101	CD21,	202	404	101	POP			
CD29,	202	104	102	CD21,	202	404	101	CD210P	202	404	101
CD29,	202	204	101	CD21,	202	404	104	CD210,	202	404	102
CD29,	202	404	101	CD21,	202	404	104	CD210,	202	404	104
CD29,	202	404	103	CD21,	202	204	104	CD210,	202	404	103
CD29,	202	404	101	POP				CD210,	202	404	102
CD29,	203	0	0	CD27P	202	204	203	CD210,	202	204	103
CD29,	303	404	104	CD27,	202	404	101	CD210,	202	404	204
CD29,	202	404	101	CD27,	202	0	0	CD210,	202	204	102
CD29,	202	404	101	CD27,	202	0	0	CD210,	202	404	102
CD29,	202	404	102	CD27,	0	404	103	CD210,	202	404	103
CD29,	202	0	0	CD27,	102	0	0	CD210,	202	204	104
CD29,	202	404	101	CD27,	101	204	103	CD210,	202	404	204
POP				CD27,	202	0	0	CD210,	202	0	0
CD24P	202	404	102	CD27,	102	0	0	CD210,	202	0	0
CD24,	202	404	101	CD27,	202	204	304	CD210,	202	204	103
CD24,	202	404	104	CD27,	202	204	102	CD210,	0	204	102
CD24,	202	404	103	CD27,	202	404	101	CD210,	202	404	101
CD24,	202	404	101	CD27,	202	0	0	POP			
CD24,	202	0	0	CD27,	202	404	102				
CD24,	202	404	102	CD27,	202	0	0				

Con Dispensor 2 - 1997

INDIV.	PGI	PER2	PER3
CD25	202	0	0
CD25,	202	0	0
CD25,	202	0	0
CD25,	202	0	0
CD25,	203	0	0
CD25,	202	0	0
CD25,	202	0	0
CD25,	203	0	0
CD25,	202	0	0
CD25,	102	0	0
CD25,	102	0	0
CD25,	202	0	0
CD25,	102	0	0
CD25,	202	0	0
CD25,	203	0	0
CD25,	202	.0	0

Sin Dispensor 1 - 1997

INDIV.	PGI	PER2	PER3	INDIV.	PGI	PER2	PER3	INDIV.	PGI	PER2	PER3
SD13P	203	404	102	SD18,	202	0	0	SD16,	202	204	101
SD13,	203	404	101	SD18,	202	404	101	SD16,	202	404	101
SD13,	203	404	102	SD18,	202	404	203	POP			
SD13,	203	404	101	SD18,	202	404	101	SD110P	202	104	104
SD13,	202	404	101	SD18,	202	404	102	SD110,	102	104	204
SD13,	202	404	102	SD18,	202	404	102	SD110,	202	404	101
SD13,	203	104	101	SD18,	102	404	102	SD110,	102	404	101
SD13,	203	404	101	SD18,	202	0	0	SD110,	202	104	204
SD13,	203	404	101	SD18,	202	0	0	SD110,	202	204	102
SD13,	203	0	0	SD18,	202	404	102	SD110,	202	404	101
SD13,	202	404	102	POP				SD110,	202	204	102
SD13,	103	404	101	SD12P	202	404	204	SD110,	202	0	0
SD13,	202	404	102	SD12,	202	204	104	SD110,	202	404	104
SD13,	202	0	0	SD12,	202	0	0	SD110,	202	204	101
SD13,	202	0	0	SD12,	202	404	204	SD110,	202	404	101
SD13,	202	404	102	SD12,	202	404	104	SD110,	202	404	104
SD13,	202	404	101	SD12,	202	404	102	SD110,	202	404	104
POP				SD12,	202	404	101	SD110,	202	404	104
SD19P	202	204	104	SD12,	202	0	0	SD110,	202	404	101
SD19,	202	204	204	SD12,	202	404	104	SD110,	202	0	204
SD19,	202	404	101	SD12,	202	404	101	POP			
SD19,	202	404	102	SD12,	203	0	0	SD17P	202	404	102
SD19,	202	404	103	SD12,	202	404	204	SD17,	202	404	203
SD19,	202	404	101	SD12,	202	0	0	SD17,	202	0	0
SD19,	202	404	104	SD12,	202	404	101	SD17,	202	404	102
SD19,	202	404	102	SD12,	202	404	101	SD17,	202	404	203
SD19,	202	202	204	SD12,	203	404	204	SD17,	202	404	101
SD19,	202	204	104	POP				SD17,	202	0	0
SD19,	202	404	104	SD16P	202	404	101	SD17,	202	0	0
SD19,	202	304	101	SD16,	202	204	101	SD17,	202	0	0
SD19,	202	404	101	SD16,	202	404	101	SD17,	202	0	0
SD19,	202	102	204	SD16,	202	404	101	SD17,	202	0	0
SD19,	202	102	204	SD16,	203	404	101	SD17,	202	0	0
SD19,	202	404	101	SD16,	202	404	101	SD17,	202	0	0
SD19,	202	204	204	SD16,	202	404	101	SD17,	202	404	203
POP				SD16,	202	204	102	POP			
SD18P	202	404	102	SD16,	202	404	102	SD14P	202	204	102
SD18,	202	404	104	SD16,	202	404	102	SD14,	202	404	101
SD18,	202	404	101	SD16,	202	0	0	SD14,	202	0	0
SD18,	202	404	102	SD16,	202	404	101	SD14,	202	404	102
SD18,	202	404	102	SD16,	202	404	101	SD14,	202	0	0
SD18,	202	404	102	SD16,	202	0	0	SD14,	202	404	101
SD18,	202	404	102	SD16,	202	203	101	SD14,	202	0	0

Sin Dispensor 1 - 1997 (Cont.)

INDIV.	PGI	PER2	PER3	INDIV.	PGI	PER2	PER3
SD14,	0	404	102	SD15,	202	0	0
SD14,	202	0	0	SD15,	202	0	0
SD14,	202	404	101	SD15,	202	204	102
SD14,	202	0	0	SD15,	202	204	101
SD14,	202	404	101	SD15,	202	204	204
SD14,	202	404	101				
SD14,	202	204	102				
SD14,	202	404	102				
SD14,	202	0	0				
SD14,	202	0	0				
SD14,	0	404	101				
SD14,	202	0	0				
POP							
SD11P	202	404	102				
SD11,	202	404	101				
SD11,	202	404	101				
SD11,	202	304	101				
SD11,	202	404	101				
SD11,	202	404	102				
SD11,	202	304	101				
SD11,	202	0	0				
SD11,	202	404	102				
SD11,	202	404	102				
SD11,	202	0	0				
SD11,	0	404	101				
SD11,	202	404	101				
SD11,	202	404	101				
SD11,	202	404	102				
SD11,	202	204	101				
SD11,	202	404	102				
POP							
SD15P	202	404	103				
SD15,	202	404	102				
SD15,	202	404	203				
SD15,	202	0	0				
SD15,	202	0	0				
SD15,	202	404	304				
SD15,	202	404	102				
SD15,	202	0	0				
SD15,	202	204	101				
SD15,	202	404	103				
SD15,	202	204	103				

