

**“PATRÓN DE UTILIZACION DE TRES UNIDADES BIOFÍSICAS, POR CINCO
ESPECIES DE UNGULADOS EN LA MICRO-CUENCA DEL RÍO PORVENIR, EN
EL CORREGIMIENTO DE TARAPACÁ (AMAZONAS)”**

Por:

Diego Fernando Builes Puertas

Tesis presentada para optar por el título de:

MAGÍSTER EN ESTUDIOS AMAZÓNICOS

Línea de investigación Ecosistemas, Biodiversidad y Conservación

Maestría en Estudios Amazónicos
Universidad Nacional de Colombia
Sede Amazonia
Instituto Amazónico de Investigaciones – Imani

Director externo:
Jaime Andrés Cabrera
M.Sc. Manejo y Conservación de Fauna Silvestre

Director interno:
Thomas Richard Defler. Ph.D. Zoología

Jurados:

Olga Lucía Montenegro Díaz Ph.D. Conservación

Pedro Sánchez Palomino M. Sc. Conservación y Manejo de Fauna Silvestre

Leticia, Amazonas, Colombia
2006

Un tiempo incalculable ha transcurrido desde cuando el antiguo país del sur, el enorme continente que una vez cubrió toda la parte sur de nuestro mundo (...) se dividió en varias masas terrestres separadas entre si. Una de estas la más grande se extendió muy lejos hacia el norte más allá del ecuador. Estaba formada probablemente en su mayor parte por tierras bajas, bosques y pantanos y con el transcurso del tiempo se diferenció allí un mundo animal muy particular, que tenía poco en común con las formas de otros continentes.

Allí existieron animales como el Toxodonte (...) Éstas extrañas criaturas primitivas y de formas torpes no fueron reptiles sino mamíferos (...) El gigantesco Gliptodonte recuerda a los armadillos (...) el Megaterio colosal edentado, el cual no podía vivir en los árboles como los perezosos actuales, pues su volumen corporal era como el de un rinoceronte; éstas y muchas otras criaturas fantásticas poblaban Suramérica y tal vez habrían sobrevivido hasta nuestros días si cambios geográficos fundamentales no hubieran tenido lugar.

Con el comienzo del terciario (...) de nuevo hubo convulsiones bajo la piel de granito de la madre tierra (...) Un enorme espinazo de montañas plegadas se levantó sobre lo que antes fuera tierra casi llana. Eran los Andes que se formaban (...) Luego ocurrió algo, que tal vez tuvo aún mayores consecuencias. Se formó el istmo de Panamá, una vía de inmigración para las formas animales que entonces vivían en Norte América (...) Estos animales eran del mismo tronco de las formas que aún hoy día pueblan Europa y Asia (...) Los inmigrantes a Suramérica a través del nuevo puente eran de aspecto completamente diferente al de (...) formas originarias de Suramérica. Se podría afirmar que (...) constituían formas mas nuevas elaboradas y completas que las familias de mamíferos primitivos del continente sur (...) muchos de los inmigrantes comenzaron a adaptarse a las diferentes condiciones de vida que encontraron en su nueva patria y así se formó la fauna actual de Suramérica. (...) en especial los inmigrantes tardíos son muy parecidos a los del viejo mundo. El jaguar, el puma, la tayra, el oso de anteojos, los venados, tapires, llamas, puercos, ardillas y muchos mas tienen parientes cercanos en otros continentes.

(...) Suramérica es sin duda el continente menos estudiado desde el punto de vista zoológico. En Brasil, Venezuela y Colombia hay todavía regiones, grandes como reinos europeos, donde el hombre blanco apenas ha penetrado. Enormes bosques intactos, valles interandinos limitados por escarpes abruptos, grandes zonas pantanosas sobre las cuales sabemos poco o nada. Seguramente allí hay formas de vida, que ningún investigador nunca vio, enigmas por resolver, innumerables nuevas observaciones que hacer.

(...) También hay peligros en la selva. Serpientes venenosas yacen ocultas sobre la hojarasca: taya equis, mapaná, patoquilla, veinticuatro y muchas otras. (...) Pero mas que las serpientes, mas que el oso embravecido y el aguerrido pecarí, mas que la bruja de los bosques (...) y otros espíritus de la selva, los indios temen al jaguar, (...) el manchado que acecha en la noche, que roba perros del cazador y cerdos del agricultor, que a veces se vuelve cazador de hombres y se lanza sigiloso sobre la mujer que trae agua, el niño que recoge leña, el cazador que descansa bajo un techo de palma.
(Tomado de Jaguar de George Dahl, 1985)

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado con el aporte económico del Instituto Amazónico de investigaciones Científicas (Sinchi), el cual facilitó todos los recursos logísticos para el desplazamiento al área de estudio y la Fundación Tropenbos que aportó una beca parcial de investigación.

Expreso mis agradecimientos al personal docente, administrativo y de vigilancia de la Universidad Nacional de Colombia-Sede Amazonia, por sus valiosos aportes académicos y facilitación en el préstamo de servicios informáticos y locativos.

Doy especiales agradecimientos a mi compañero y co-investigador indígena Daniel Nariño Mendoza, por sus gran colaboración y enseñanza en campo, sin las cuales no hubiera podido realizarse este trabajo.

También mis más especiales agradecimientos a Don Ventura por facilitarnos la estadía en el campamento, pero principalmente por prestar desinteresadamente su motor, bote y gasolina cuando tuve un accidente grave en la primera etapa de muestreo.

A Dorita y toda la gente del Corregimiento de Tarapacá por su apoyo

A Jaime Andrés Cabrera director de este trabajo por su gran compromiso, a Aquiles Gutiérrez por sus empujones estadísticos y al investigador Augusto Mazorra del equipo de cartografía del Instituto Sinchi,.

Por último expreso mi mayor agradecimiento a mi familia que me respaldó incondicionalmente y a todas aquellas personas que aunque queden en el anonimato influyeron en alguna de las etapas de realización de este trabajo.

TABLA DE CONTENIDO

	Pag.
RESUMEN	
1. INTRODUCCIÓN.....	13
2. MARCO TEÓRICO.....	15
2.1. Importancia de los ungulados en la región amazónica.....	16
2.2. Biología de las especies de ungulados.....	17
2.2.1. <i>Tapirus terrestris</i>	17
2.2.2. <i>Pecari tajacu</i>	19
2.2.3. <i>Tayassu pecari</i>	20
2.2.4. <i>Mazama americana</i>	20
2.2.5. <i>Mazama gouazoubira</i>	21
2.3. El aporte de los pulsos de inundación a la heterogeneidad de los bosques amazónicos.....	22
2.4. Las unidades biofísicas como recurso hábitat disponible	23
2.5. El estudio del patrón de utilización del hábitat.....	25
2.6. La presión antrópica como modificador del patrón de utilización en el largo plazo.....	28
3. HIPÓTESIS.....	29
4. OBJETIVOS.....	30
4.1. Objetivo general.....	30
4.2. Objetivos específicos.....	30
5. ZONA DE ESTUDIO.....	31
6. MÉTODOS.....	34
6.1. Determinación del área de las unidades biofísicas dentro de la zona de estudio.....	34
6.2. Medición de variables fenológicas dentro del las unidades biofísicas.....	34
6.2.1. Número de árboles en flor.....	35

6.2.2. Número de árboles en fruto.....	35
6.2.3. Número de frutos frescos en suelo.....	36
6.2.4. Porcentaje de cobertura horizontal.....	36
6.2.5. Porcentaje de cobertura vertical (0-40cm).....	37
6.2.6. Porcentaje de cobertura vertical (40-80cm).....	37
6.3. Registro de ungulados.....	38
6.3.1. Levantamiento de transectos lineales.....	38
6.3.2. Recorrido de transectos lineales.....	39
6.4. Análisis de los datos.....	40
6.4.1. Variables fenológicas.....	40
6.4.2. Registro de huellas.....	40
7. RESULTADOS.....	42
7.1. Porcentaje de las unidades biofísicas dentro del área de estudio.....	42
7.2. Variables fenológicas y estructurales.....	43
7.2.1. Número de árboles en flor.....	43
7.2.2. Número de árboles en fruto.....	44
7.2.3. Número de frutos frescos en suelo.....	45
7.2.4. Porcentaje de cobertura del dosel.....	46
7.2.5. Porcentaje de cobertura del sotobosque (0-40cm).....	46
7.2.6. Porcentaje de cobertura del sotobosque (40-80cm).....	47
7.3. Registro de huellas de ungulados.....	49
7.3.1. Recorrido de transectos lineales.....	49
7.4. Patrón de utilización de las unidades biofísicas.....	50
7.4.1. La Danta.....	51
7.4.2. El Venado colorado.....	53
7.4.3. El Cerrillo, el Venado gris y el Puerco.....	54

8. DISCUSIÓN.....	55
8.1. Caracterización de las unidades de acuerdo con el comportamiento de las variables fenológicas y estructurales.....	55
8.2. Registro de huellas de los ungulados.....	57
8.3. Patrón de utilización de las unidades biofísicas.....	58
8.3.1. La Danta.....	59
8.3.2. El Venado colorado.....	60
8.3.3. El Cerrillo, el Venado gris y el Puerco.....	61
8.3.4. Coexistencia de la comunidad de ungulados amazónicos.....	62
8.4. Implicaciones para la conservación.....	64
9. CONCLUSIONES.....	67
10. BIBLIOGRAFÍA.....	68
11. ANEXOS	77

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número de registros totales por especie en cada unidad biofísica/hábitat, de acuerdo con el periodo hidrológico.

Tabla 2. Frecuencias observadas y esperadas para las especies registradas y resultado de la prueba Chi cuadrado en el periodo hidrológico de en aguas altas.

Tabla 3. Frecuencias observadas y esperadas para las especies registradas y resultado de la prueba Chi cuadrado en el periodo hidrológico de aguas bajas.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Zona de estudio: Parcela forestal ubicada dentro de las micro-cuencas de los ríos Alegría y Porvenir, afluentes del río Putumayo.

Figura 2. Porcentaje de área disponible para cada unidad biofísica/hábitat en el área de estudio.

Figura 3. Intervalos del número de árboles en flor con DAP mayor de 10 cm. en los sitios de registro de ungulados para cada unidad biofísica, durante los dos periodos hidrológicos.

Figura 4. Intervalos del número de árboles en fruto con DAP mayor de 10 cm. en los sitios de registro de ungulados para cada unidad biofísica, durante los dos periodos hidrológicos.

Figura 5. Intervalos del número de frutos en el suelo en los sitios de registro de ungulados para cada unidad biofísica, durante los dos periodos hidrológicos.

Figura 6. Intervalos del porcentaje de cobertura del dosel en los sitios de registro de ungulados para cada unidad biofísica, durante los dos periodos hidrológicos.

Figura 7. Intervalos del porcentaje de cobertura del sotobosque en el estrato (0-40cm) del suelo en los sitios de registro de ungulados para cada unidad biofísica, durante los dos periodos hidrológicos.

Figura 8. intervalos del porcentaje de cobertura del sotobosque en el estrato (40-80cm) del suelo en los sitios de registro de ungulados, entre y dentro de cada unidad biofísica, durante los dos periodos hidrológicos.

Figura 9. Intervalos de confianza de Bonferroni para las proporciones de uso de la danta, en los diferentes hábitats durante la época de aguas altas (A) y aguas bajas (B).

Figura 10. Intervalos de confianza de Bonferroni para las proporciones de uso del venado colorado, en los diferentes hábitats durante la época de aguas altas.

LISTA DE FOTOS

Foto 1. Parcelas de 7 x 7 m. en cada sitio de registro dentro de las que conté el número de árboles en flor y en fruto en cada unidad biofísica

Foto 2. Parcelas de 2 x 2 m. en cada sitio de registro en las que conté el número de frutos frescos en el suelo en cada unidad biofísica.

Foto 3. Medición del porcentaje de cobertura del dosel en cada sitio de registro dentro de cada unidad biofísica.

Foto 4. Medición del porcentaje de cobertura del sotobosque en los estratos: 0-40 cm y 40-80 cm del suelo en cada sitio de registro dentro de cada unidad biofísica.

LISTA DE ANEXOS

Anexo 11.1. Características fisiográficas de las unidades biofísicas/hábitats (Provincia, paisaje y relieve).

Anexo 11.2. Características de los suelos de las unidades biofísicas/hábitats (Suelos).

Anexo 11.3. Características de la vegetación de las unidades biofísicas/hábitats (Vegetación).

Anexo 11.4. Registro fotográfico de huellas de la danta, el cerrillo y el venado colorado.

RESUMEN

Este proyecto de investigación tuvo por objeto determinar el patrón de utilización que los ungulados *Tapirus terrestris* (Danta), *Tayassu tajacu* (Cerrilo), *Tayassu pecari* (Puerco), *Mazama americana* (Venado colorado) y *Mazama gouazoubira* (Venado gris), hacen de tres unidades biofísicas correspondientes a hábitats de altura, transición y ribera, a lo largo de dos épocas hidrológicas durante el año 2005. El área de estudio se encuentra ubicada en la micro-cuenca del río Porvenir, afluente del río Putumayo, en el corregimiento de Tarapacá, Amazonas (Colombia). Realicé mediciones de variables fenológicas para caracterizar las tres unidades biofísicas existentes en el área de estudio, calculé los porcentajes del área total disponibles para cada unidad y utilicé la metodología de transectos lineales para determinar la frecuencia de utilización de cada unidad por cada ungulado. A partir de los datos obtenidos, realicé el análisis de Uso/Disponibilidad de área por periodo hidrológico, para lo cual usé la prueba estadística Chi cuadrado y la construcción de intervalos de Bonferroni cuando encontré diferencias significativas en las frecuencias de utilización por hábitat. La danta y el venado colorado mostraron diferencias significativas por periodo hidrológico. Las demás especies no mostraron diferencias. El patrón de utilización para la danta corresponde a un rechazo de la unidad de altura en aguas altas y selección de la unidad de ribera en aguas bajas. El venado colorado tiene un patrón de rechazo de la unidad de ribera en aguas altas y uso de las otras dos unidades de acuerdo a su disponibilidad.

1. INTRODUCCIÓN

Para que las poblaciones animales persistan son necesarias cantidades adecuadas de los recursos utilizados por los individuos que las componen, razón por la cual, los científicos que las estudian identifican dichos recursos y documentan su disponibilidad. La selección de estos recursos ocurre de una manera jerárquica que va desde el rango geográfico de la especie hasta al área de acción de un individuo, pasando por los hábitats existentes dentro de sus rangos de acción, hasta la selección de elementos particulares, como los componentes de su dieta. Por ello, es de esperarse que los criterios de selección en cada uno de estos niveles sean diferentes, llevando a que a la hora de hacer inferencias el investigador deba tener en cuenta la escala estudiada y actuar en consecuencia (Manly *et al.* 2002).

Bajo este esquema jerárquico, estudios de los patrones de utilización de recursos por animales dentro de la Amazonia deben tener en cuenta que la Mega-Cuenca de Sedimentación es una gran unidad geográfica en la que interactúan una amplia gama de variables de tipo físico y biológico, que a su vez determinan el tipo de cobertura vegetal específica en cada sitio. Estas características heterogéneas de los bosques amazónicos, hacen que a nivel de paisaje exista un mosaico de hábitats interconectados e interactuantes y de condiciones ecológicas diversas (IGAC 1999), disponibles para las especies animales, que de acuerdo a sus requerimientos biológicos y ecológicos los utilizan de manera diferencial.



Una de los procesos más importantes que aportan a la heterogeneidad de la Megacuenca amazónica, la constituyen los pulsos de inundación. Estos consisten en que durante las épocas lluviosas los cauces de agua principales y secundarios aumentan su nivel y se desbordan en los planos de inundación, mientras que en las épocas secas el nivel de las aguas disminuye y estos planos se desconectan de los cauces. Este fenómeno se repite cíclicamente dando origen a complejos “sistemas río-planos de inundación” (Junk 1997), en donde cada año se alternan faunas acuática y terrestre, funcionando como áreas abiertas para la invasión y uso de las diferentes especies (Sheppe y Osborne 1971). En particular los ungulados amazónicos se ven afectados por esta alternancia de diferentes tipos de hábitats disponibles y responden con estrategias que van desde migraciones laterales hacia las tierras altas, hasta la utilización diferencial de los planos inundados (Bodmer 1990).

El objetivo de este estudio fue determinar el patrón de utilización del recurso hábitat por cinco especies de ungulados, en una zona de manejo forestal dentro de la Amazonia colombiana. Trabajos de este tipo además de aumentar el conocimiento de la biología de los ungulados pueden convertirse en elementos importantes para el diseño adecuado de planes de manejo y conservación de sus poblaciones (Morrison *et al.* 1992; Manly *et al.* 2002).



2. MARCO TEÓRICO

En esta sección presento un marco general de referencia por medio del desarrollo de seis aspectos que considero de utilidad para ampliar la idea general de este trabajo, expuesta en la sección anterior. Primero trataré el tema de la importancia de los ungulados amazónicos como una justificación para el trabajo con estas especies, posteriormente hablaré sobre aspectos de su biología para mostrar las diferencias y similitudes entre ellas. En la tercera parte, expondré el concepto de pulso de inundación como uno de los principales elementos que genera heterogeneidad en los bosques Amazónicos, para ubicarme en la cuarta y quinta parte en los aspectos relacionados con la definición de hábitat, el por qué utilizar las unidades biofísicas propuestas por Cárdenas *et al.* 2004) como recurso hábitat a evaluar y los antecedentes de los trabajos sobre utilización del hábitat. Por último mostraré evidencias del impacto de las actividades humanas sobre el patrón de utilización del hábitat de los animales en algunas regiones silvestres de la amazonia.

Para facilidad del lector en todo el cuerpo del trabajo me referiré a las especies por su nombre común, pero en el capítulo de los resultados, aparecerán enunciados con sus nombres científicos en todas las tablas y figuras.



2.1. Importancia de los ungulados en la región Amazónica

Las especies con las que trabajé son las del grupo de los ungulados, pertenecientes a los Ordenes Perissodactyla (*Tapirus terrestris*-Linnaeus 1758) y Artiodactyla (*Tayassu pecari*-Link 1795, *Pecari tajacu*-Linnaeus 1758, *Mazama americana*- Erxleben 1777, *Mazama gouazoubira*-Fischer 1814), cuyos individuos adultos alcanzan pesos corporales mayores de 15 Kg. (Eisenberg 1989; Emmons y Feer 1999; Alberico *et al.* 2000).

Estas especies tienen una gran importancia biológica y social en toda la región amazónica, debido a que dentro de los bosques de la región los ungulados cumplen funciones de dispersores y predadores de semillas. Estas interacciones planta-animal influyen en la demografía de las poblaciones de las especies vegetales (Peres 2000), ya que dentro de la dinámica evolutiva, las plantas buscan la dispersión de sus semillas y al mismo tiempo se protegen contra la depredación de éstas con mecanismos como espinas en el fruto, recubrimiento con toxinas químicas, endurecimiento de endocarpos, reducción y protección de semillas con tejidos lignificados.

Los ungulados por su parte maximizan sus entradas nutricionales utilizando estrategias que les permitan aprovechar los recursos frutales disponibles en el bosque, desarrollando en algunos casos como el puerco y el cerrillo, estrategias de depredación de semillas de palmas con endocarpos duros para aprovecharlas en temporadas de escasez (Kiltie 1981; Kiltie 1982; Bodmer 1991). De esta manera algunas especies vegetales como las palmas de semilla pequeña son dispersadas a corta distancia por el cerrillo y el venado colorado, mientras que la danta



dispersa sus semillas a grandes distancias (Fragoso 1997). Estos hechos evidencian que las interacciones planta-animal son una parte importante en la ecología de los bosques tropicales y son útiles para el mejor entendimiento de estos frágiles ecosistemas (Bodmer 1991).

La importancia social de los ungulados, radica en su estrecha relación con las comunidades humanas en la Amazonia que los convierte en elementos claves para el soporte alimenticio y la cosmovisión de las culturas tradicionales. Por ejemplo, para los indígenas Tukano del noroeste amazónico de Colombia, la capacidad de carga de los ambientes depende principalmente de la conservación de recursos alimenticios como los animales de caza, el pescado y ciertas frutas silvestres, por lo que han desarrollado un conjunto de normas de conducta que controlan el crecimiento de la población, la explotación del ambiente natural y la agresión interpersonal, constituyéndose en un auténtico esquema de adaptación ecológica (Reitchel-Dolmatoff 1997). Para los Nukak, un pueblo nómada de la amazonia oriental, la caza es una actividad central en la vida social, que juega un papel determinante en el desarrollo del individuo y en el *status* que ocupa en el grupo local (Cabrera *et al.* 1999). Para otras comunidades nativas y colonas cercanas al Parque Natural Amacayacu, en el trapecio amazónico, los ungulados son parte importante de la fuente de proteínas disponible y especies como la danta, el cerrillo y el puerco, son cazadas intensivamente para comercio y sustento alimenticio (Rangel 1987).

2.2. Biología de las especies de ungulados

2.2.1. *Tapirus terrestris* (Linnaeus 1758): Esta especie es llamada localmente danta (Rodríguez *et al.* 1995). Los adultos tienen un rango de peso que oscila entre 227-250 Kg (Eisenberg 1989;



Emmons y Feer 1999). Presentan picos de actividad en horas de la noche en lugares donde son cazados, pero en sitios sin cacería también presentan actividad en horas del día (Montenegro 2006 *com pers.*). Son animales terrestres y solitarios que se alimentan de material vegetal como: hojas frescas, brotes de plantas, ramas de árboles o arbustos, pastos, plantas acuáticas y de pantano (Eisenberg 1989; Acosta *et al.* 1996; Emmons y Feer 1999), el cual suplementan con hasta un 30 por ciento de frutos que encuentran en tierras bajas y altas (Bodmer 1990; Bodmer 1991). Utilizan la fermentación en ciego para digerir la gran cantidad de material vegetal que consumen (Olmos *et al.* 1999). Son considerados dispersores de semillas de larga distancia de muchos árboles y palmas de los bosques amazónicos (Bodmer 1991; Fragoso 1997; Olmos *et al.* 1999). Frecuentan hábitats cercanos a bordes de ríos, pantanos y lechos de arroyos con abundante vegetación y evitan terrenos abiertos (Acosta *et al.* 1996). Son normalmente silenciosos, pero resoplan y patean cuando están alarmados, utilizando fuertes silbidos para su comunicación (Eisenberg 1989; Emmons y Feer 1999). Sus excrementos son grandes pilas de fibras, semillas y fragmentos de hojas, que a menudo depositan en el agua o cerca de ella (Acosta *et al.* 1996). Usa lamederos de sal que también pueden ser utilizados por venados, pecaríes y otros vertebrados. Se encuentra en bosques húmedos, de galería, bosques secos, chaco y pastizales con agua y vegetación densa para refugio (Eisenberg 1989; Acosta *et al.* 1996; Emmons y Feer 1999). No hay datos del rango de acción para esta especie, pero para *T. pinchaque* se ha estimado que un adulto macho puede tener 11.45 Km² de rango de acción los cuales puede compartir con una hembra, un infante y un juvenil (Acosta *et al.* 1996). Actualmente se encuentra dentro de la categoría VU (Vulnerable) según el catálogo nacional para especies amenazadas (Rodríguez 1998).



2.2.2. *Pecari tajacu* (Linnaeus 1758): A esta especie se le conoce localmente como cerrillo (Rodríguez *et al.* 1995). Los individuos adultos pesan entre 17-35 Kg. Son animales principalmente diurnos, terrestres y de hábito gregario, llegando a formar grupos que van desde 2 a 20 individuos, aunque suelen encontrarse machos solitarios (Eisenberg 1989; Emmons y Feer 1999). Se alimentan de frutos que constituyen cerca del 60 por ciento de su dieta (Bodmer 1991), nueces de palmas, ramonean, remueven la tierra y buscan tubérculos, caracoles, otros invertebrados y pequeños vertebrados, viajan en fila y se dispersan para alimentarse (Kiltie 1982; Eisenberg 1989; Emmons y Feer 1999). Se consideran dispersores de corta distancia de especies vegetales con semillas pequeñas y protegidas (Kiltie 1981; Bodmer 1991; Fragoso 1997). Tienen el estómago dividido en tres partes y aunque realizan fermentación pregástrica no son considerados verdaderos rumiantes (Eisenberg 1989; Bodmer 1991; Emmons y Feer 1999) Le teme al hombre pero su comportamiento es impredecible. Cuando se excitan liberan un fuerte olor que utilizan para reconocimiento de los individuos del mismo grupo y para marcar sus caminaderos. Frecuenta sitios periódicamente para tomar baños de barro y lamer minerales (Eisenberg 1989; Emmons y Feer 1999). Son ariscos y sorprendentemente silenciosos, lo que dificulta la posibilidad de aproximárseles, sin embargo es comúnmente visto por los pobladores locales de la amazonia (Eisenberg 1989). Habita en bosques y en gran variedad de hábitats que van desde secos, en desiertos, hasta húmedos en el interior de los bosques e incluso en áreas abiertas de cultivos y sabanas arboladas (Emmons y Feer 1999). Descansan en grupos durante la noche en troncos huecos o entre las bambas de los árboles (Eisenberg 1989). Actualmente se encuentra dentro de la categoría LRca (Bajo riesgo, casi amenazado) según el catálogo nacional para especies amenazadas (Rodríguez 1998).



2.2.3. *Tayassu pecari* (Link 1795): Esta especie es llamada localmente puerco de monte en (Rodríguez et al, 1995). El peso corporal de los individuos adultos está entre 25-45 Kg. Son animales principalmente diurnos y terrestres, de hábitos gregarios, que se desplazan en grupos de 50-200 individuos e incluso más (Kiltie 1981; Eisenberg 1989; Fragoso 1998; Emmons y Feer 1999), que se alimentan principalmente de frutos que sumados a las nueces de palmas constituyen más del 65 por ciento de su dieta (Bodmer 1991). Ramonean, remueven la tierra y buscan tubérculos, caracoles y otros invertebrados. También busca semillas bajo la hojarasca y sus sitios de alimentación se reconocen por la gran cantidad de suelo revuelto y hozado. Su rango de acción puede llegar hasta 109.6 km² dentro del cual visita sitios periódicamente para alimentarse o lamer minerales (Eisenberg 1989; Fragoso 1998) por lo que es considerado dispersor de semillas de larga distancia (Fragoso 1998). Al igual que *T. tajacu* presenta el estómago dividido en tres partes y realiza fermentación pregástrica, pero no se considera verdadero rumiante (Eisenberg 1989; Bodmer 1991; Emmons y Feer 1999). Sus sitios de paso persisten como bandas amplias, densamente pobladas de huellas y marcadas con un olor característico diferente al del cerrillo (Eisenberg 1989; Emmons y Feer 1999). Su distribución es en manchas, muy acentuada en bosques húmedos, bosques secos y matorrales chaqueños y frecuente hábitats al interior del bosque a excepción de las poblaciones del chaco, donde se encuentra en matorrales secos (Emmons y Feer 1999). Actualmente se encuentra dentro de la categoría VU (Vulnerable) según el catálogo nacional para especies amenazadas (Rodríguez 1998).

2.2.4. *Mazama americana* (Erxleben 1777): Esta especie es llamada localmente venado colorado (Rodríguez et al, 1995). Los individuos adultos pesan entre 22-48 Kg y son



considerados dentro del grupo de los rumiantes por que tienen el estómago dividido en cuatro partes con el rumen bien desarrollado (Eisenberg 1989; Emmons y Feer 1999). Son animales de hábitos diurnos y nocturnos, terrestres y solitarios que se alimentan de frutos que constituyen hasta el 80 por ciento de su dieta (Bodmer 1991), también incluye hongos, flores caídas, brotes y ramas tiernas de arbustos y árboles los cuales ramonea, especialmente en la época seca, cuando los frutos escasean (Stallings 1984; Eisenberg 1989; Emmons y Feer 1999). Buscan alimento por todo el bosque, y cuando están inactivos descansan en lugares protegidos. Se encuentran en bosques maduros y secundarios, de galería y bordes de bosque y plantaciones cercanas a los bosques, en donde frecuenta hábitats con abundante sotobosque con platanillos, áreas pantanosas, riberas y plantaciones viejas (Emmons y Feer 1999). Actualmente se encuentra dentro de la categoría LRca (Bajo riesgo, casi amenazado) según el catálogo nacional para especies amenazadas (Rodríguez 1998).

2.2.5. *Mazama gouazoubira* (Fischer 1814): Esta especie es llamada localmente venado gris o soche (Rodríguez et al, 1995). Muy poco se conoce sobre su biología, pero se sabe que los adultos pesan entre 11-25 Kg. y son rumiantes con estómago dividido en cuatro cavidades (Eisenberg 1989; Emmons y Feer 1999). Son generalmente de hábito diurno, terrestre y solitario. Se alimentan principalmente de frutos que constituyen más del 85 por ciento de su dieta (Bodmer 1991), además de flores caídas (Eisenberg 1989) y ramonean de los árboles especialmente en las épocas de escasez de frutos (Stallings 1984; Emmons y Feer 1999). Frecuentan hábitats variados con vegetación densa como los costados de arroyos o secos como en el chaco y el cerrado (Eisenberg 1989; Emmons y Feer 1999). Actualmente esta especie se



encuentra dentro de la categoría LRca (Bajo riesgo, casi amenazado) según el catálogo nacional para especies amenazadas (Rodríguez 1998).

2.3. El aporte de los pulsos de inundación a la heterogeneidad de los bosques amazónicos

Los bosques de la región amazónica se ven afectados por procesos hidrológicos periódicos conocidos como pulsos de inundación. Este fenómeno es un elemento de estrecha integración entre el río y sus planos de inundación, debido al intercambio de organismos, biomasa y energía que ocurre cíclicamente entre ellos (Sheppe y Osborne 1971; Junk 1997). Los planos de inundación incluyen hábitats lóticos y lénticos permanentemente inundados, como también áreas que están expuestas periódicamente al avance y retroceso del pulso de inundación. El espectro de organismos que allí habitan varía desde especies completamente acuáticas hasta completamente terrestres, cada una de las cuales muestra diferencias adaptativas a las fases de inundación o de retroceso de las aguas. En estos sistemas, los cuerpos de agua permanentes como canales de ríos y lagos sirven como importantes refugios para los organismos acuáticos durante los periodos de aguas bajas y las tierras altas como refugio temporal para las especies terrestres durante los periodos de aguas altas (Junk 1997).

Estos procesos cíclicos han resultado en la clasificación de tres tipos clásicos de vegetación en la región amazónica: los bosques estacionalmente inundados, los bosques maduros de planos de inundación y los bosques de tierra firme (Haugaasen y Peres 2005). Donde los bosques estacionalmente inundados se caracterizan por mayor homogeneidad en sus hábitats, mayor fertilidad de suelos, baja diversidad y altas abundancias de especies de mamíferos. Por su parte,



los bosques de tierra firme se caracterizan por alta heterogeneidad de hábitats, baja fertilidad de suelos, alta diversidad y bajas abundancias de especies de mamíferos. Los bosques maduros de planos de inundación, tienen características intermedias entre los bosques de tierra firme y los estacionalmente inundados, pero son más similares a los inundables. (Emmons 1984; Haugaasen y Peres 2005).

2.4. Las unidades biofísicas como recurso hábitat disponible

La definición de hábitat en su contexto amplio incluye todas las características bióticas y abióticas del ambiente en un espacio determinado (Litvaitis *et al.* 1992). También se puede definir como el sitio donde vive normalmente un animal o planta y que está caracterizado por el tipo de cobertura específica y sus condiciones físicas (Ricklefs 1990). Odum (1995) menciona que los ecólogos utilizan el término hábitat para hacer referencia al lugar en que puede encontrarse una especie, en contraste con el término nicho ecológico que alude a la función ecológica de un organismo en su comunidad. Finalmente Morrison *et al.* (1992) plantea que hábitat es un área con la combinación de recursos (comida, cobertura, agua, etc.) y condiciones ambientales (temperatura, precipitación, depredadores, competidores, etc.) que promueven su ocupación por individuos de una especie o población y que le permite a estos sobrevivir y reproducirse.

Con el fin de ubicar estos hábitats en el medio natural es posible, desde el marco de la ecología del paisaje, implementar las metodologías del análisis fisiográfico a partir de imágenes de sensores remotos y técnicas de fotointerpretación que permitan tener un enfoque integral y



visualizar los patrones del paisaje abarcando grandes áreas. Básicamente un análisis fisiográfico consiste en el estudio y descripción de los paisajes terrestres basado en una subdivisión jerárquica, en los que se estratifica el paisaje en unidades biofísicas que presentan patrones de homogeneidad de las geformas y la cobertura, como expresión de los parámetros de clima, relieve, material parental/geología, procesos geomorfológicos y de suelos y que al mismo tiempo son excluyentes entre si (Botero 1990).

Siguiendo estos parámetros, el Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (Sinchi), definió 18 unidades biofísicas en una parcela de 30.000 ha dentro de una zona de aprovechamiento forestal del corregimiento de Tarapacá, ubicada entre las microcuencas de los ríos Alegría y Porvenir. Cada una de estas unidades se diferencian completamente entre si debido a las características fisiográficas, de suelos y vegetación (Cárdenas *et al.* 2004). Tres de éstas unidades se encuentran representadas dentro de los límites de las 840 ha. del área de estudio de esta investigación (Figura 1). Dichas unidades son: Unidad SC4aB57 correspondiente a bosques de los planos de inundación del río Porvenir o ribera, Unidad SD2aB75 correspondiente bosques de tierra firme o altura donde no se presentan los regímenes de inundación estacional y Unidad SN1aB53, que definimos como bosques de transición entre las dos unidades anteriores (Anexos 11.1, 11.2 ,11.3).

Consideré que estas unidades biofísicas eran apropiadas para estudiar la utilización de hábitat como recurso disponible para los ungulados allí presentes, por varias razones: primero porque el rango de hogar de las especies seleccionadas incluye los hábitats de ribera, transición y tierra firme contenidos en las tres unidades biofísicas existentes en el área de estudio. Segundo porque



la magnitud del rango de hogar de todas estas especies puede ser mayor que las 840 ha. del área de estudio. Tercero porque los límites y condiciones específicas de las tres unidades biofísicas me permite asumirlas como homogéneas y diferentes entre si. Por estas razones, asumí que cada unidad biofísica es equiparable a un hábitat disponible, que puede ser utilizado de manera diferencial por los ungulados.

2.5. El estudio del patrón de utilización del hábitat

Al estudiar los patrones de utilización de un recurso, que en este caso son las unidades biofísicas/hábitats, estoy tratando de entender su utilización diferencial por los animales. Dicha utilización diferencial se define como *uso* cuando el recurso tiene una frecuencia de utilización proporcional a su disponibilidad, es decir se utiliza al azar. La *selección* se refiere a la preferencia de un recurso, es decir, su frecuencia de utilización está por encima de su disponibilidad y el *rechazo* indica que los animales tienen una frecuencia de utilización del recurso en menor proporción a su disponibilidad, en los últimos dos casos la utilización no es al azar (Litvaitis *et al.* 1992).

Una manera particular de estudiar el patrón de utilización del hábitat es usando el análisis Uso/Disponibilidad de área, que busca relacionar los valores de registro de utilización del recurso hábitat, con su disponibilidad de área dentro de un espacio físico evaluado. Para este fin se utilizan múltiples procedimientos estadísticos que prueben la hipótesis que las especies utilizan el hábitat evaluado al azar, es decir de manera proporcional a su disponibilidad de área.



Uno de estos procedimientos estadísticos ampliamente utilizado como primer acercamiento al patrón de utilización, incluye una prueba Chi cuadrado entre los valores de las frecuencias de uso observadas y las esperadas de acuerdo a la proporción disponible del hábitat. Si no se encuentran diferencias significativas entre estos dos valores, se acepta la hipótesis estadística de utilización al azar del hábitat. Por el contrario, si se obtienen diferencias significativas, se rechaza la hipótesis de utilización al azar y se continúa con la construcción de intervalos de confianza de Bonferroni para determinar el patrón de utilización del recurso evaluado, en términos de *selección o rechazo* (Neu *et al.* 1974).

La ventaja de este análisis es que relaciona los valores obtenidos de las frecuencias de utilización de un recurso con la proporción disponible del mismo, lo que permite hacer comparaciones de la utilización de dicho recurso cuando éste es disponible en diferente magnitud, garantizando que el resultado del análisis no se deba a las diferencias en la disponibilidad del recurso estudiado.

Estudios que utilizan el análisis de Uso/Disponibilidad de área, se han aplicado principalmente para la determinación del patrón de utilización del hábitat cuando los ambientes estudiados son heterogéneos y pueden ser divididos en unidades diferenciables. Por ejemplo, Dueser (1978), determinó la utilización diferencial de micro-hábitats disponibles para roedores con rangos de hogar pequeños. Pearson *et al.* (1995) determinaron la utilización del hábitat por ungulados dentro del parque Yellowstone, en áreas con y sin la influencia de incendios forestales estacionales. Crane *et al.* (1997), determinaron el número de caballos silvestres reubicados y cosechados dentro de una reserva natural, de acuerdo con el patrón de utilización del hábitat y



Yu y Peters (2002) determinaron en peces el uso diario y estacional de diferentes hábitats dentro de un ambiente acuático. Estudios similares utilizando el análisis de uso/Disponibilidad, no se han realizado para la comunidad de ungulados en la región amazónica.

En el neotrópico existen otros estudios acerca del patrón de utilización del hábitat, pero sin el análisis completo de Uso/Disponibilidad propuesto por Neu. Bodmer (1990) utilizó registros de cacería para determinar el uso diferencial del hábitat por mamíferos grandes en bosques inundados, de transición y de altura de acuerdo a su estacionalidad hidrológica, encontrando que la danta y el puerco usan frecuentemente los planos inundados, mientras que el venado colorado, el venado gris y el cerrillo evitan los planos inundados y seleccionan la tierra firme. Carrillo *et al.* (2000), utilizaron registros de huellas para monitorear el movimiento de las poblaciones de ungulados en áreas protegidas de Costa Rica y determinaron que las poblaciones silvestres modificaban el uso del área de acuerdo con la estacionalidad de los recursos alimenticios. Peres (2000) utilizó registros de cacería de subsistencia a largo plazo, para determinar la estructura de la comunidad de mamíferos en diferentes tipos de bosques amazónicos con diferentes niveles de presión de cacería y determinó que el patrón de uso del hábitat estaba siendo afectado por esta actividad humana. Hay que recordar que estos trabajos posiblemente muestran sesgos en sus resultados al no tener en cuenta la disponibilidad de los hábitats existentes en las zonas de estudio.



2.6. La presión antrópica como modificador del patrón de utilización en el largo plazo

La presión antrópica de los asentamientos humanos ubicados en los márgenes de las áreas naturales es un importante factor que influye en el patrón de utilización de los recursos por los mamíferos, modificándolo y afectando las densidades poblacionales (Peres y Lake 2003; Lopes y Ferrari 2000; Peres 2000). La cacería de subsistencia de vertebrados terrestres es un elemento de esta presión, ampliamente distribuido en los bosques tropicales y que representa un problema de difícil estudio porque es una forma de extracción difusa, que deja pocas evidencias de su ocurrencia y porque se desconocen las consecuencias sobre la persistencia de las especies cazadas (Peres 2000).

Además de la cacería, hay otros elementos como la extracción de madera para combustión en fogones, la tala intensiva y selectiva de especies maderables y la apertura de áreas de bosque para agricultura o ganadería, que sumados a fuertes procesos de colonización y aumento de las densidades poblacionales de los asentamientos humanos, traen consigo la deforestación de extensas áreas y pérdida de la biodiversidad existente, como en el caso de la región de la Amazonia oriental brasilera (Lopes y Ferrari 2000). Para abordar estos elementos y resolver sus implicaciones sobre los patrones de utilización del hábitat por parte de los ungulados, es necesario llevar a cabo estudios en el largo plazo, que están por fuera de los alcances de este trabajo, por lo cual no se cuantificaron.



3. HIPÓTESIS

La variación en la disponibilidad de recursos y la distribución espacial y temporal de éstos, dentro del mosaico de hábitats existentes en los bosques amazónicos, además de las posibles interacciones entre las especies como: competencia, coexistencia y/o exclusión competitiva por solapamiento de nicho ecológico (Odum 1997), son factores que nos llevan a pensar que las especies de ungulados deben tener un uso diferencial de los ambientes disponibles en sus áreas de acción. En consecuencia, surge la pregunta de si las cinco especies de ungulados presentes en la zona de estudio, utilizan las unidades biofísicas allí existentes en proporción a su área disponible.



4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo General

Determinar el patrón de utilización de las unidades biofísicas presentes en el área de estudio por cinco especies de ungulados, durante dos periodos hidrológicos contrastantes: aguas altas y aguas bajas, en una parcela forestal ubicada dentro de la micro-cuenca del río Porvenir, afluente del río Putumayo, en el corregimiento de Tarapacá (Amazonas)

4.2. Objetivos específicos

4.2.1. Caracterizar y determinar el área disponible de cada unidad biofísica.

4.2.2. Determinar el uso, selección o rechazo de cada unidad biofísica, por las cinco especies de ungulados en cada periodo hidrológico.



5. ZONA DE ESTUDIO

Los bosques donde se distribuyen las especies de ungulados que son el objeto de estudio, se encuentran en una zona de Reserva Forestal (Ley 2ª de 1959) que abarca cerca de 1.100 km², ubicada dentro de las micro-cuencas de los ríos Porvenir y Alegría, afluentes de la cuenca del río Putumayo. Las coordenadas geográficas que limitan la zona son: 02° 24'40" a 02° 35'32" S. y 70° 04'20" a 70° 12'15" O (Figura 1), donde se han registrado previamente 42 especies de mamíferos pertenecientes a los órdenes: Marsupialia, Rodentia, Xenarthra, Chiroptera, Primates, Carnivora, Cetacea, Artiodactyla y Perissodactyla (Cabrera 2006).

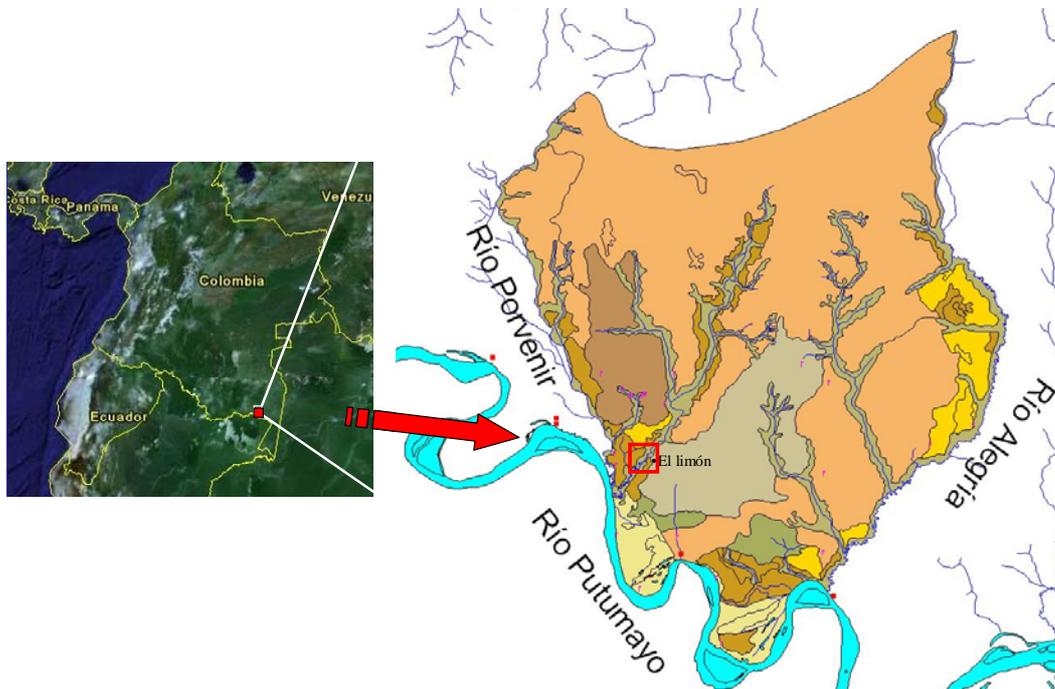


Figura 1. Zona de estudio: parcela forestal, ubicada dentro de las micro-cuencas de los ríos Alegría y Porvenir, afluentes del río Putumayo (Modificado de Cárdenas *et al.* 2004)



Esta zona presenta un clima ecuatorial cálido y húmedo, con temperatura media anual de 23°C a 30°C y una precipitación promedio de 3.362 mm/año, siendo diciembre, febrero, marzo y abril los meses más lluviosos y los más secos agosto y septiembre. Con base en los registros de la estación hidrométrica Putumayo-Tarapacá, el río Putumayo presenta una variación de tipo mono-modal con un periodo de caudales altos para la época húmeda comprendida entre los meses de mayo a julio y un periodo de caudales bajos para la época comprendida entre los meses de septiembre a enero (Cárdenas *et al.* 2004). En contraste, los ríos pequeños como el Porvenir presentan mayor variación en sus pulsos de inundación, los cuales responden al patrón de lluvias local, por lo que son mas frecuentes pero de menor magnitud. (Cabrera 2006). Estos mismos ríos presentan una navegabilidad restringida al periodo de aguas altas y navegabilidad baja o nula en el periodo de aguas bajas (Cárdenas *et al.* 2004).

Los tipos de bosques presentes en las 840 hectáreas del área de estudio son altos y medios con diferentes niveles de regeneración natural y con un relieve que va de plano en los bosques de ribera y ligeramente ondulado en los bosques de transición, hasta fuertemente ondulados y quebrados en los bosques de altura (Cárdenas *et al.* 2004, Anexos 1, 2, 3). Las tres unidades biofísicas dentro del área de estudio corresponden a: Unidad SC4aB57 equivalente a hábitat de bosque de ribera de los planos de inundación del río Porvenir, Unidad SN1aB53 equivalente a hábitat de bosque de transición correspondiente antiguos planos de inundación del Río Putumayo y Unidad SD2aB75 equivalente a bosque de tierra alta donde no se presentan los regimenes de inundación estacional y que es correspondiente a planicies miocénicas disectadas. La forma de acceso es por vía fluvial desde el corregimiento Departamental de Tarapacá (Amazonas), remontando el río Putumayo aproximadamente 80 kilómetros aguas arriba.



Instalamos el campamento en el sitio conocido como el Limón donde por logística se tiene un buen acceso a tres de las 18 unidades biofísicas descritas por Cárdenas *et al.* 2004 en ésta Reserva forestal. Los muestreos se realizaron entre los días 27 de abril y 10 de junio en la época de aguas altas y entre el 21 de noviembre y 17 de diciembre en la época de aguas bajas del año 2005.



6. MÉTODOS

6.1. Determinación del porcentaje de representación de las unidades biofísicas dentro del área de estudio

Con la ayuda del equipo de Sistemas de Información Geográfica del Instituto Sinchi, determinamos la proporción disponible de cada unidad dentro del área de estudio, utilizando el programa ArcView (3.2a.). Este software nos permitió utilizar la cartografía digital elaborada por el la misma Institución (Cárdenas *et al.* 2004) y a partir de esta calcular las áreas de cada una de las unidades biofísicas inscritas dentro de nuestro rango de coordenadas.

6.2. Medición de variables fenológicas y estructurales dentro de las unidades biofísicas

Para la caracterización específica de cada una de las unidades seleccionadas, tomé datos de seis variables fenológicas y estructurales en 16 estaciones de control dispuestas cada 250 m. dentro de cada hábitat y en todos los sitios de registro de individuos dentro de cada unidad. Las características así medidas, las utilicé para explicar la presencia de las especies de ungulados con una visión más detallada de la biología de cada una de las especies trabajadas. El amplio conocimiento del co-investigador indígena, Daniel Nariño Mendoza, fue de gran utilidad en estas mediciones. Los valores calculados para todas las variables medidas en cada unidad biofísica por periodo hidrológico, los almacenamos en bases de datos para su posterior análisis estadístico.



Las variables fenológicas que medí fueron:

6.2.1. Número de árboles en flor

Para determinar el valor de esta variable, levanté una parcela cuadrada de 7 x 7 m. con centro en sitio de registro de las especies y conté el número de árboles con DAP>10cm, que estuvieran en flor (Foto 1).

6.2.2. Número de árboles en fruto

En la misma parcela levantada anteriormente conté el número de árboles con DAP>10 cm, que estuvieran en fruto (Foto 1).



Foto 1. Parcelas de 7 x 7 m. en cada sitio de registro dentro de las que conté el número de árboles en flor y en fruto en cada unidad biofísica.



6.2.3. Número de frutos frescos en suelo

Para determinar el valor de esta variable, realicé un conteo de los frutos frescos que se encontraran en una parcela cuadrada de 2 x 2 m, con centro en el sitio de registro (Foto 2).



Foto 2. Parcelas de 2 x 2 m. en cada sitio de registro en las que conté el número de frutos frescos en el suelo en cada unidad biofísica.

6.2.4. Porcentaje de cobertura del dosel

Para realizar el cálculo del valor de esta variable, realicé una estimación del porcentaje del dosel reflejado en una cuadrícula de cuatro cuartos inscrita en un espejo convexo redondo de 12 cm de diámetro. Para esto ubiqué el espejo sobre la palma de mi mano, a la altura del mentón y a una distancia aproximada de 15 cm de la cara (Foto 3).





Foto 3. Medición del porcentaje de cobertura del dosel en cada sitio de registro dentro de cada unidad biofísica.

6.2.5. Porcentaje de cobertura del sotobosque en el estrato de 0-40 cm del suelo

Para realizar el cálculo del valor de esta variable, ubiqué en el sitio de registro una cuadrícula de 40 x 40cm, con cuadros de 10 x 10 cm, a ras del suelo o del nivel del agua en caso de estar inundado, para estimar el porcentaje cubierto por la vegetación. Para la medición me ubiqué a 5 m de distancia del sitio de registro y realicé la estimación desde los cuatro puntos cardinales (Foto 4).

6.2.6. Porcentaje de cobertura del sotobosque en el estrato de 40-80 cm del suelo

Para realizar el cálculo del valor de esta variable, ubiqué en el sitio de registro una cuadrícula de 40 x 40 cm, con cuadros de 10 x 10 cm, a 40 cm del suelo o del nivel del agua en caso de estar inundado, para estimar el porcentaje cubierto por la vegetación. Para la observación me ubiqué a



5m de distancia del sitio de registro y realicé la estimación desde los cuatro puntos cardinales (Foto 4).



Foto 4. Medición del porcentaje de cobertura del sotobosque en los estratos: 0-40 cm y 40-80 cm del suelo en cada sitio de registro dentro de cada unidad biofísica.

6.3. Registro de presencia de ungulados

6.3.1 Establecimiento de transectos lineales

Con el fin de registrar la presencia de huellas de los ungulados, establecí dos transectos de dos kilómetros de largo por dos metros de ancho en cada unidad biofísica. Para evitar que dichos transectos atravesaran los márgenes de las unidades y entraran en otra diferente, tomé cuatro coordenadas referenciales con un GPS (Garmin 60C) en cada uno de ellos y luego las ubiqué



utilizando la cartografía disponible. De esta manera corroboré que cada transecto estaba incluido en una única unidad biofísica. Al establecer los transectos determiné su longitud marcándolos cada 25m con la ayuda de un Telémetro Bushnell Scoutpro, buscando así tener control de la velocidad de recorrido y una adecuada ubicación espacial de las huellas registradas. Dentro de cada transecto ubique 8 estaciones de control cada 250m, independientes de los sitios de registro de huellas, en las que medí las variables fenológicas, una vez cada periodo hidrológico.

6.3.2. Recorrido de transectos lineales

Para el registro de los animales presentes en cada una de las unidades biofísicas, recorrí los transectos a una velocidad de 1 Km/h en sesiones diurnas de 8:00-10:00 am, buscando realizar la observación directa y la detección de huellas. Fotografíé las huellas encontradas, tomé medidas del largo y ancho de cada una, marqué el sitio exacto de la detección y posteriormente las borré. Realicé mediciones de las variables fenológicas y estructurales en cada uno de los sitios de registro de huellas, en la jornada posterior de 10:30 am a 2:00 pm Para la identificación las huellas, utilicé el manual estándar de huellas de Morales-Jiménez *et al* (2004), pero le di especial importancia a la experiencia en campo del co-investigador indígena Daniel Nariño Mendoza, para su correcta identificación. Los recorridos de los transectos del hábitat de ribera los hice en canoa de remo tanto en el periodo de aguas altas como en el periodo de aguas bajas, buscando las señales de huellas en los barrancos de las riberas y en sitios al azar a lo largo del recorrido, en los que bajé a tierra en ambas orillas en busca de señales de presencia o huellas.



Conservé una distancia mínima de 250m entre registros consecutivos de la misma especie, para asumir la independencia de los datos. Además, con el fin de evitar sobreestimaciones por re-conteo, varias huellas registradas de un mismo individuo en determinado sitio del transecto, en el caso de las especies de hábito solitario como la danta y las dos especies de venados ó un grupo de huellas de varios individuos de la misma especie para el caso de las especies gregarias como el cerrillo y el puerco, las tuve en cuenta como un registro único.

6.4. Análisis de los datos

6.4.1. Variables fenológicas y estructurales

Con los valores de las variables fenológicas medidas en las estaciones de control y en los sitios de registro de cada unidad biofísica, realicé una prueba de Kruskal-Wallis, que me permitiera comparar las unidades biofísicas por periodo hidrológico. Realicé la prueba least significant difference (LSD) de Fisher cuando encontré diferencias significativas, debido a que este procedimiento es adecuado para identificar grupos homogéneos y heterogéneos entre las series de datos analizadas. Realicé la prueba de Mann-Whitney (Wilcoxon) para comparar los valores de las variables dentro de cada unidad biofísica entre los periodos hidrológicos y determinar así cambios de cada una de éstas a lo largo del tiempo de estudio.

6.4.2. Registro de huellas

Almacené los registros de huellas en bases de datos de acuerdo con la época y el tipo de hábitat. Posteriormente obtuve las frecuencias de registro observadas y esperadas de acuerdo a la disponibilidad de área, para realizar el análisis de Uso/Disponibilidad que relaciona el área



física de cada unidad y el número de registros de cada especie dentro de las mismas. Realicé una prueba de Chi cuadrado para probar la hipótesis de utilización al azar. Si la prueba Chi cuadrado encontraba diferencias significativas, rechacé la hipótesis de utilización al azar y construí los intervalos de confianza de Bonferroni para determinar las tendencias del patrón de utilización en términos de selección o rechazo (Neu *et al.* 1974; Litvaitis *et al.* 1992; Crane *et al.* 1997; Yu y Peters 2002) y comparé estas tendencias por especie y por época.



7. RESULTADOS

7.1. Porcentaje de representación de cada una de las unidades biofísicas dentro del área de estudio

De acuerdo con los cálculos que hice con el programa ArcView (3.2a), el total del área de estudio es de 840 hectáreas, distribuidas así: 204.78 ha para la unidad de ribera (24.37%), 280.39 ha para la unidad de transición (33.38%) y 355.74 ha para la unidad de altura (42.35%) del total del área (Figura 2).

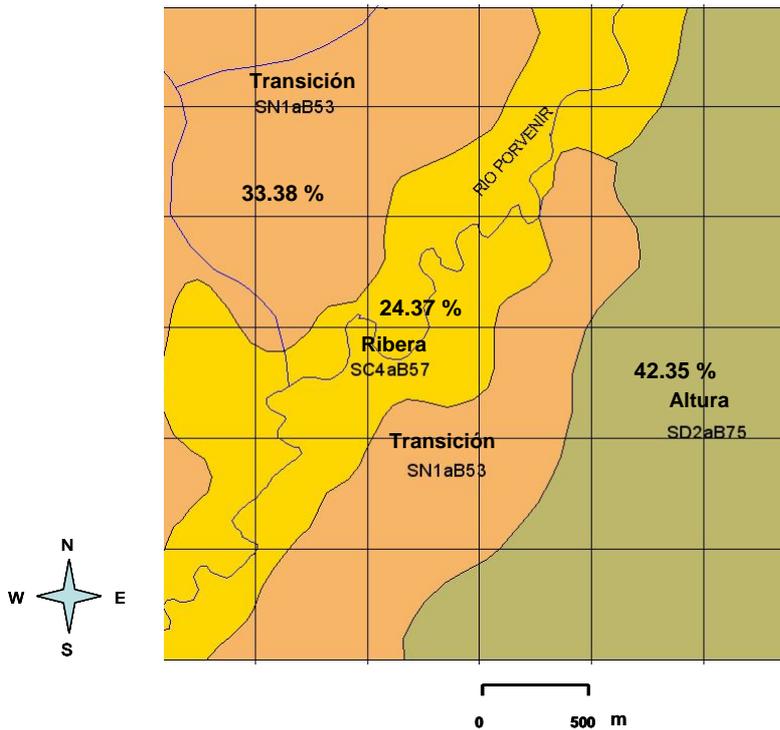


Figura 2. Porcentaje de área disponible para cada unidad biofísica/hábitat en el área de estudio de acuerdo con los cálculos del programa Arcview (3.2a)



7.2. Variables fenológicas y estructurales

En general la tendencia en las características fenológicas muestra mayor cantidad de árboles en fruto y de frutos en el suelo en la unidad de ribera. Por su parte las características estructurales muestran mayor cobertura del dosel en la unidad de altura durante aguas altas, pero menor cobertura del sotobosque en ambos periodos hidrológicos, mientras que la unidad de transición muestra una tendencia de menor cobertura del dosel en aguas altas y sin embargo, mayor cobertura del sotobosque en los dos periodos.

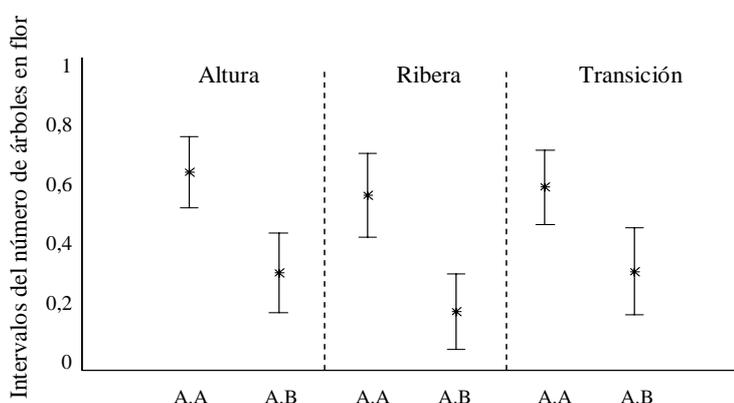


Figura 3. Intervalos del número de árboles en flor con DAP mayor de 10 cm. en los sitios de registro de ungulados para cada unidad biofísica, en los dos periodos hidrológicos; 1: aguas altas 2: aguas bajas.

7.2.1. *Número de árboles en flor*: No encontré diferencias significativas en el número de árboles en flor entre unidades, dentro de los dos periodos hidrológicos (aguas altas: KW = 1,07; $p > 0,05$; aguas bajas: KW = 2,34; $p > 0,05$; Figura 3). Sin embargo comparando los dos periodos dentro de cada unidad, encontré diferencias en el número de árboles en flor para la unidad de altura ($W = 818,5$; $p < 0,05$) y la unidad de ribera ($W = 605,5$; $p < 0,05$), pero no en la unidad de



transición ($W = 732,5$; $p > 0,05$), mostrando una tendencia de mayor floración de las especies vegetales en el periodo de aguas altas (Figura 3)

7.2.2. *Número de árboles en fruto*: En el periodo de aguas altas no encontré diferencias significativas en el de número de árboles en fruto entre hábitats ($KW = 13,99$; $p > 0,05$), mientras que en el periodo de aguas bajas encontré diferencias entre hábitats ($KW = 3,17$; $p < 0,05$; Figura 4). En este último periodo, el número de árboles en fruto de la unidad de ribera fue significativamente mayor que en las otras unidades (ribera-altura: $LSD = *0,45$; Límite $\pm = 0,27$; $p < 0,05$; ribera-transición: $LSD = *0,49$; Límite $\pm = 0,28$; $p < 0,05$; Figura 4). Adicionalmente encontré diferencias significativas en el número de árboles en fruto dentro de todas las unidades comparando los dos periodos hidrológicos entre si, mostrando mayores valores en aguas altas (altura: $W = 658,5$; $p < 0,05$; transición: $W = 342,5$; $p < 0,05$; ribera $W = 472,0$; $p < 0,05$; Figura 4).

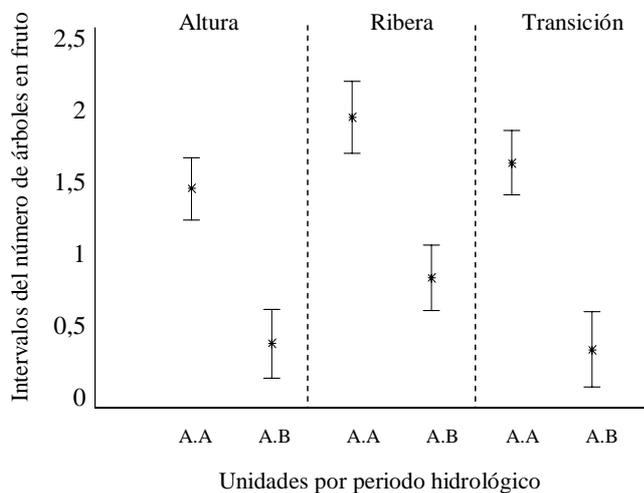


Figura 4. Intervalos del número de árboles en fruto con DAP mayor de 10 cm. en los sitios de registro de ungulados para cada unidad biofísica, en los dos periodos hidrológicos; 1: aguas altas 2: aguas bajas, a= Diferencias entre unidades por periodo hidrológico.



7.2.3. *Número de frutos en suelo*: En el periodo de aguas altas, no encontré diferencias en el número de frutos en el suelo entre hábitats ($KW = 0,272481$; $p > 0,05$; Figura 5). En contraste, en el periodo de aguas bajas encontré diferencias significativas del número de frutos en el suelo entre hábitats ($KW = 6,54$; $p < 0,05$) siendo significativamente mayor en la unidad de ribera que en la unidad de transición ($LSD = *4,03$; Límite $\pm = 3,64$; $p < 0,05$), mostrando una tendencia de mayor oferta de frutos en el suelo en la unidad de ribera (Figura 5). Comparando los dos periodos, encontré diferencias significativas en el número de frutos en el suelo dentro de la unidad de transición, mientras que las otras dos unidades no mostraron diferencias (Transición: $W = 690,5$; $p < 0,05$; Altura: $W = 1054,5$; $p > 0,05$; Ribera: $W = 910,5$; $p > 0,05$; Figura 5).

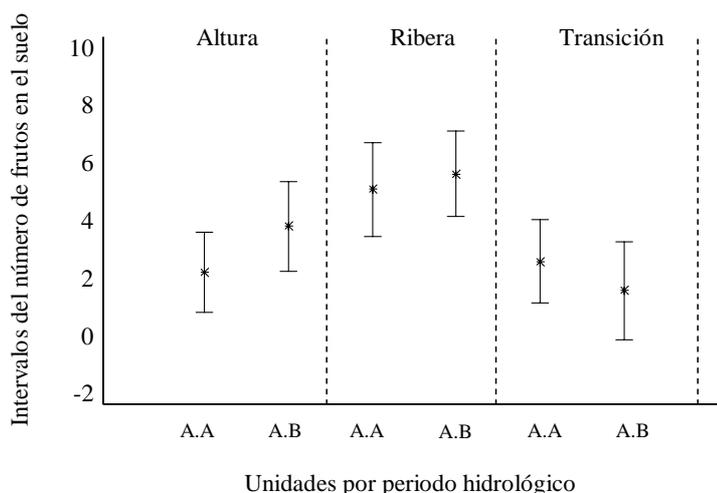


Figura 5. Intervalos del número de frutos en el suelo en los sitios de registro de ungulados para cada unidad biofísica, en los dos periodos hidrológicos; 1: aguas altas 2: aguas bajas, b= Diferencias dentro de la unidad por periodo hidrológico. Mann-Whitney (Wilcoxon).



7.2.4. *Porcentaje de cobertura del dosel*: En el periodo hidrológico de aguas altas encontré diferencias significativas en el porcentaje de cobertura del dosel entre unidades (KW = 7,62; $p < 0,05$), siendo significativamente mayor en la unidad de altura y ribera con respecto a la unidad de transición (LSD= *6,05; Límite +/- =4,42; $p < 0,05$; Figura 6). En aguas bajas no encontré diferencias entre unidades (KW = 2,43; $p > 0,05$; Figura 6). Comparando los dos periodos no encontré diferencias dentro de las unidades (Altura: W = 911,0; $p > 0,05$; Transición: W = 954,5; $p > 0,05$, Ribera: W = 998,5; $p > 0,05$; Figura 6).

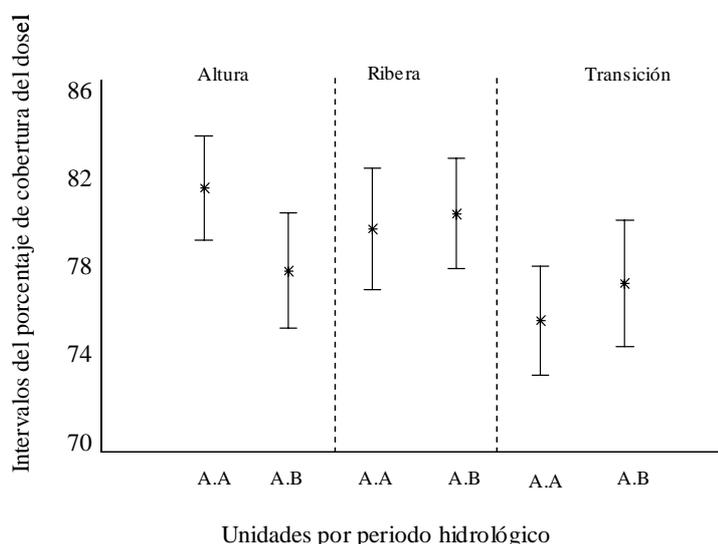


Figura 6. Intervalos del porcentaje de cobertura del dosel en los sitios de registro de ungulados para cada unidad biofísica, en los dos periodos hidrológicos; 1: aguas altas 2: aguas bajas

7.2.5. *Porcentaje de cobertura del sotobosque (0-40cm)*: En el periodo de aguas altas encontré diferencias significativas en el porcentaje de cobertura del sotobosque (0-40cm) entre unidades (KW = 7,05279; $p < 0,05$), siendo significativamente mayor en la unidad de transición que en la unidad de altura (LSD= *-9,71; Límite +/- = 7,12; $p < 0,05$; Figura 7). En el periodo de aguas bajas también encontré diferencias significativas entre las unidades (KW = 15,32; $p < 0,05$),



siendo significativamente mayor en las unidades transición y ribera que en la unidad de altura (Transición-Altura: LSD= *-14,48; Límite +/- =7,29; $p < 0,05$; Ribera-Altura: LSD= *-8,79; Límite +/- = 6,81; $p < 0,05$; Figura 7). Comparando los dos periodos encontré diferencias significativas dentro de todas las unidades biofísicas, mostrando valores mayores en el periodo de aguas altas (Altura: $W = 378,5$; $p < 0,05$; Transición: $W = 498,5$; $p < 0,05$; Ribera: $W = 501,0$; $p < 0,05$; Figura 7).

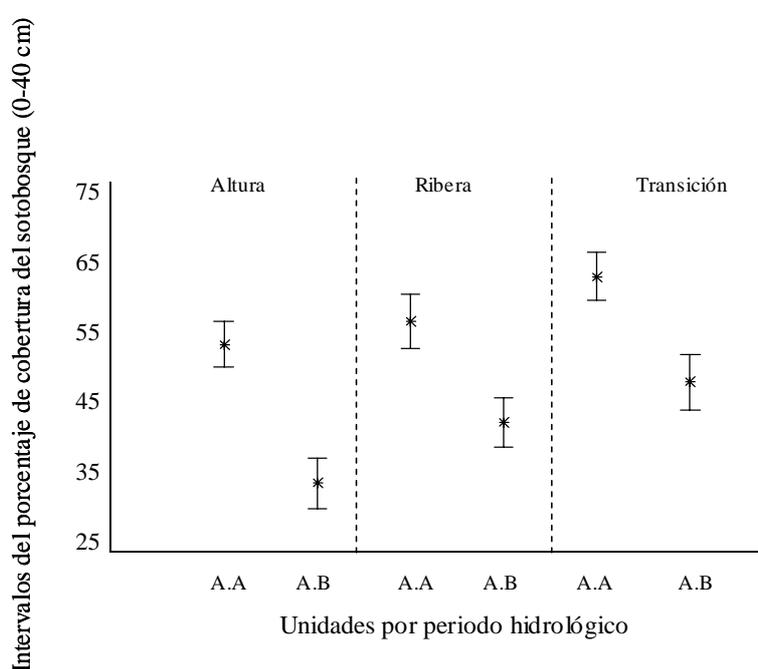


Figura 7. Intervalos del porcentaje de cobertura del sotobosque (0-40cm) en los sitios de registro de ungulados para de cada unidad biofísica, en los dos periodos hidrológicos; 1: aguas altas 2: aguas bajas,

7.2.6. *Porcentaje de cobertura del sotobosque (40-80cm):* En el periodo de aguas altas utilizando la prueba de Kruskal-Wallis no encontré diferencias en el porcentaje de cobertura del sotobosque (40-80cm) entre unidades ($KW = 5,27$; $p > 0,05$; Figura 8). En contraste en el



periodo de aguas bajas encontré diferencias significativas entre las unidades ($KW = 13,87$; $p < 0,05$) siendo significativamente mayor en las unidades de transición y ribera (Transición-Altura: $LSD = * -8,57978$; Límite $\pm = 6,02916$; $p < 0,05$; Ribera-Altura: $LSD = * -6,8283$; Límite $\pm = 5,63206$; $p < 0,05$; Figura 8). Comparando los dos periodos encontré diferencias dentro de todas las unidades biofísicas (Altura: $W = 354,5$; $p < 0,05$; Transición: $W = 429,5$; $p < 0,05$; Ribera: $W = 485,0$; $p < 0,05$; Figura 8).

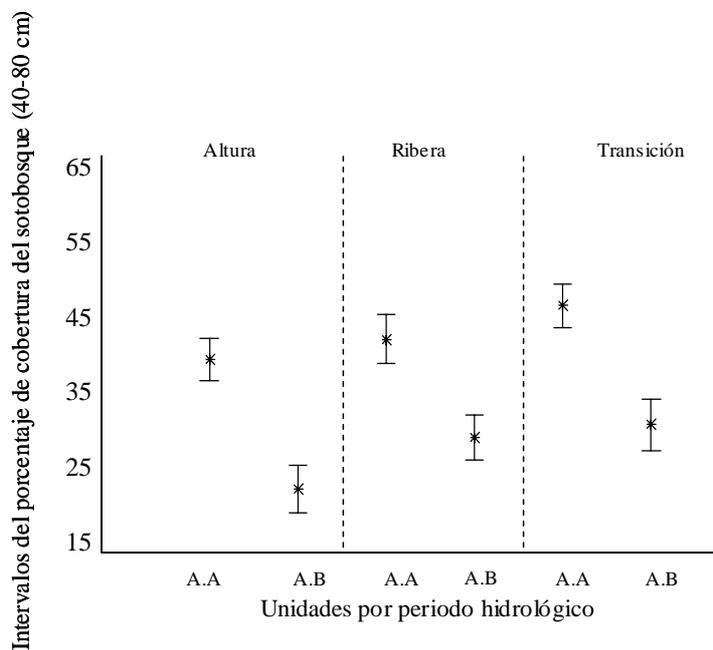


Figura 8. Intervalos del porcentaje de cobertura del sotobosque (40-80cm) en los sitios de registro de ungulados, entre y dentro de cada unidad biofísica, en los dos periodos hidrológicos; 1: aguas altas 2: aguas bajas.



7.3. Registro huellas de los ungulados

Delimité dos transectos de 2 km. en cada unidad biofísica y realicé tres repeticiones de los recorridos de registro de huellas en cada uno de ellos, en cada periodo hidrológico. En total recorrí 24 km. por unidad biofísica, para un esfuerzo total de muestreo de 72 km. durante las seis semanas de muestreo.

7.3.1. *Recorrido de transectos lineales*: En el periodo hidrológico de aguas altas tuve 90 registros de huellas recientes y en aguas bajas 70 registros (Tabla 1). El mayor número de registros por especie fue para la danta, tanto en aguas altas como en aguas bajas, seguida por el venado y el cerrillo, mientras que, para especies como el puerco y el venado gris, no tuve registros en alguno de los dos periodos hidrológicos (Tabla 1).

Tabla 1. Número de registros totales por especie en cada unidad, de acuerdo con el periodo hidrológico

Periodo	Especie/Unidad	<i>T. terrestris</i>	<i>M. americana</i>	<i>P. tajacu</i>	<i>M. gouazoubira</i>	<i>T. pecari</i>	Total
Aguas altas	Unidad Altura	11	16	7	3	0	37
	Unidad Transición	15	11	6	1	0	33
	Unidad Ribera	18	1	0	1	0	20
Subtotal		44	28	13	5	0	90
Aguas bajas	Unidad Altura	12	9	3	0	3	27
	Unidad Transición	10	10	0	0	0	20
	Unidad Ribera	18	3	2	0	0	23
Subtotal		40	22	5	0	3	70
Total		84	50	18	5	3	160



7.4. Patrón de utilización de las unidades biofísicas

En el periodo hidrológico de aguas altas encontré diferencias entre las frecuencias de utilización de las unidades por parte de la danta ($X^2 = 8,08$; $p < 0,05$) y el venado colorado ($X^2 = 6,6$; $p < 0,05$). Las demás especies no presentaron diferencias significativas entre sus frecuencias de utilización (*P. tajacu*: $X^2 = 4,23$; *M. gouazoubira*: $X^2 = 0,7$; $p > 0,05$; *T. pecari*: sin registros en este periodo; Tabla 2).

Tabla 2. Frecuencias observadas/esperadas para todas las especies y resultado de la prueba Chi cuadrado durante el periodo hidrológico de en aguas altas

Área (%)	<i>T. terrestris</i>		<i>M. americana</i>		<i>P. tajacu</i>		<i>M. gouazoubira</i>		<i>T. pecari</i> ^a	
	obs	esp	obs	esp	obs	esp	obs	esp	obs	esp
Altura (42.35)	11	18,647	16	11,85	7	5,509	3	2,1	0	
Trans. (33.38)	15	14,63	11	9,34	6	4,323	1	1,7	0	
Ribera (24.37)	18	10,723	1	6,72	0	3,168	1	1,2	0	
Total	44	44	28	28	13	13	5	5	0	
X^2	8,08*		6,6*		4,23		0,7			

*= Diferencias significativas en aguas altas, a = Datos insuficientes

Basado en estos resultados, el patrón de utilización del hábitat por parte del cerrillo y el venado gris, corresponden a un uso de las unidades en igual proporción a su disponibilidad, mientras que la danta y el venado colorado presentan tendencias diferentes en términos de selección o rechazo de alguna de las unidades.



En el periodo de aguas bajas encontré diferencias en las frecuencias de utilización de las unidades por parte de la danta ($X^2 = 9,49$; $p < 0,05$), las demás especies no mostraron diferencias en sus frecuencias de utilización (*M. americana*: $X^2 = 1,99$; *P. tajacu*: $X^2 = 2,94$; *T. pecari*: $3,75$; $p > 0,05$, *M. gouazoubira*: Sin registros en este periodo; Tabla 3). Estos resultados muestran que el patrón de utilización del hábitat por parte del cerrillo, el puerco y el venado colorado, corresponden a un uso de las unidades en igual proporción a su disponibilidad, mientras que la danta presenta una tendencia diferente en términos de selección o rechazo de alguna de las unidades.

Tabla 3. Frecuencias observadas/esperadas para todas las especies y resultado de la prueba Chi cuadrado durante el periodo hidrológico de aguas bajas

Área (%)	<i>T. terrestris</i>		<i>M. americana</i>		<i>P. tajacu</i>		<i>T. pecari</i>		<i>M. gouazoubira</i> ^a	
	obs	esp	obs	esp	obs	esp	obs	esp	obs	esp
Altura (42.35)	12	16,9	9	9,2	3	2,11	3	1,26	0	
Trans. (33.38)	10	13,3	10	7,3	0	1,66	0	0,99	0	
Ribera (24.37)	18	9,7	3	5,3	2	1,21	0	0,72	0	
Total	40	40	22	22	5	5	3	3	0	
X^2	9,49*		1,99		2,94		3,75			

*= Diferencias significativas en aguas abajo, a= Datos insuficientes

7.4.1. La Danta

Con el fin de determinar los patrones de utilización del hábitat de esta especie, realicé el análisis de uso-disponibilidad por medio de los intervalos de confianza de Bonferroni, mostrando que en el periodo de aguas altas la danta usó la unidad de altura en proporción menor a la



disponibilidad mientras que las unidades de transición y ribera, las usa en igual proporción a la disponibilidad (Figura 9A). En contraste en el periodo de aguas bajas usa la unidad de ribera en mayor proporción a la disponibilidad, es decir la selecciona, mientras que las unidades de transición y altura las utiliza en igual proporción a la disponibilidad (Figura 9B).

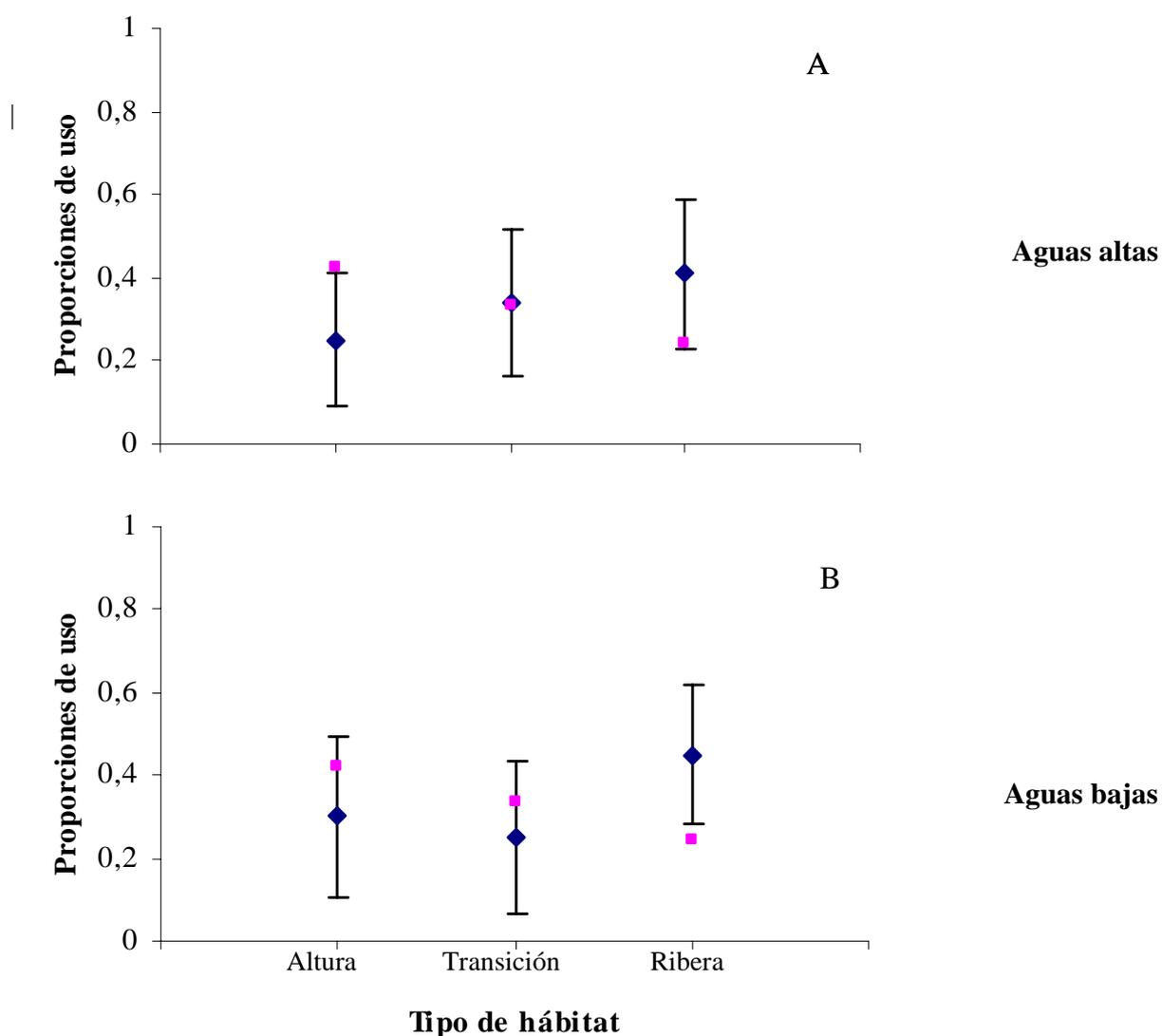


Figura 9. Intervalos de confianza de las proporciones de uso de la danta, en los diferentes hábitats en el periodo de aguas altas(A) y en aguas bajas(B); Observados: ◆ ; Esperados: ■



7.4.2. El Venado colorado

El patrón de utilización del hábitat de esta especie de acuerdo con el análisis de uso-disponibilidad, mostró que en el periodo de aguas altas, el venado colorado usó la unidad de ribera en proporción menor a su disponibilidad mientras que las unidades de altura y transición, las usa en igual proporción a la disponibilidad (Figura 10). En contraste en el periodo de aguas bajas usa todas las unidades en igual proporción a su disponibilidad.

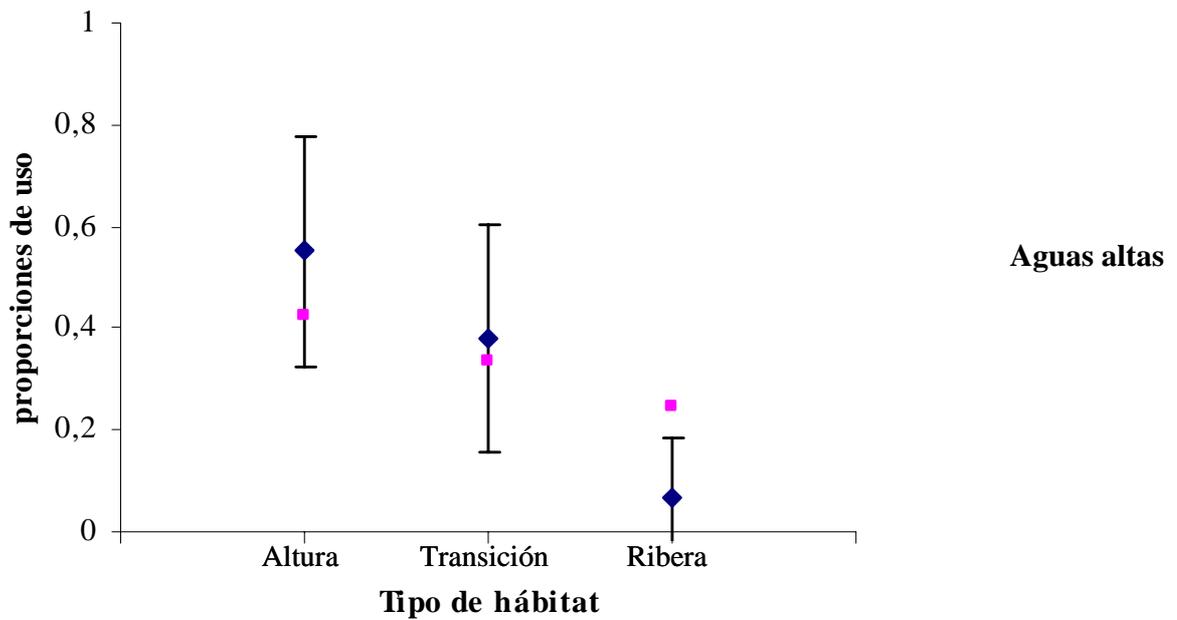


Figura 10. Intervalos de confianza de las proporciones de uso del venado colorado, durante el periodo de aguas altas; Observados: ◆ ; Esperados: ■



7.4.3. El Cerrillo, el Venado gris y el Puerco

Aunque son bajas las frecuencias de registros de éstas tres especies, utilicé mis datos para un análisis preliminar de la tendencia del patrón de utilización del hábitat de éstas especies. El patrón del cerrillo correspondió a un uso de las unidades en igual proporción a la disponibilidad de área a lo largo de los dos periodos hidrológicos y no presentó tendencias en términos de selección o rechazo de alguna de las unidades. Para el venado gris no obtuve registros en aguas bajas y el puerco presentó la misma situación en el periodo de aguas altas. Sin embargo en cada uno de los periodos en que fueron registradas estas dos especies, el uso de las unidades fue proporcional a la disponibilidad de área y no presentaron tendencias en términos de selección o rechazo.



8. DISCUSIÓN

8.1. Caracterización de las unidades de acuerdo con el comportamiento de las variables fenológicas

Con la medida de las variables fenológicas y estructurales, busqué complementar la caracterización de las unidades biofísicas ya determinadas en el área de estudio y tener así un panorama más completo a la hora de explicar las posibles tendencias de utilización encontradas para cada uno de los ungulados, ya que también examiné las tendencias de cambio de estas variables a lo largo del tiempo, en los periodos hidrológicos de aguas altas y aguas bajas.

Al comparar las unidades encontré que la unidad de altura presenta un mayor porcentaje de cobertura del dosel en aguas altas, pero menores valores en cobertura del sotobosque (0-40cm) en ambos periodos hidrológicos; estos resultados la diferencian significativamente de la unidad de transición. De acuerdo con la descripción realizada por Cárdenas *et al.* (2004) en cuanto a índices ecológicos, la unidad de altura presenta menor densidad de especies vegetales que la unidad de transición. Dichas especies al parecer tienen mayores diámetros de copa y conectividad de dosel en la unidad de altura, mientras que en la unidad de transición se presenta una mayor complejidad del sotobosque exhibida por los mayores porcentajes de ésta característica.



En términos generales las unidades de transición y ribera mostraron mayores porcentajes de cobertura del dosel que la unidad de altura. Esta tendencia puede ser un indicador de una mayor oferta alimenticia en términos de material vegetal disponible para el ramoneo en estas unidades. Es posible que los procesos de extracción selectiva de maderas finas en la zona de estudio (Cárdenas *et al.* 2004), también estén influyendo en los resultados que obtuve, porque las zonas de ribera y transición presentan mayor facilidad para el acceso y la extracción de madera, que las quebradas y alejadas unidades de tierra firme. Dichos procesos de extracción selectiva pueden estar causando la disminución de la conectividad del dosel y favoreciendo el desarrollo de las plantas del sotobosque debido a la creación de claros.

Por otra parte, en la unidad de ribera encontré valores significativamente mayores en el número de árboles en fruto, que las otras unidades, durante el periodo de aguas bajas. Este mayor número de árboles en fruto en la ribera debe estar directamente relacionado con la mayor disponibilidad de frutos en el suelo observado en esta unidad durante el mismo periodo. La tendencia a encontrar mayores valores de estas variables en la unidad de ribera, puede estar asociada a la mayor fertilidad de suelos en los planos de inundación respecto de los suelos de terrazas más antiguas (Emmons 1984; Junk 1997; Haugaasen y Peres 2005).

La producción de frutos en la unidades es un elemento importante a tener en cuenta para explicar los patrones de utilización del hábitat de estos ungulados, que comparten su afinidad por los hábitos alimenticios frugívoros, pero que utilizan diferentes proporciones de este recurso en sus dietas (Zervanos y Hadley 1973; Kiltie 1981; Kiltie 1982; Acosta *et al.* 1996; Fragoso



1997; Olmos *et al.* 1999). Este elemento lo trataré con más detalle para cada una de las especies en el aparte 8.3 de éste capítulo.

Adicionalmente, comparando el comportamiento de estas variables dentro de cada hábitat y entre los periodos hidrológicos, encontramos una tendencia hacia la disminución significativa de los valores, durante el periodo de aguas bajas (Tabla 4). Este comportamiento puede ser una respuesta de las especies vegetales a los cambios climáticos estacionales, especialmente en términos de la disponibilidad de agua (Borchert 1998).

8.2. Registro de huellas de los ungulados

El mayor número de registros de huellas lo obtuvimos para la danta en los dos periodos hidrológicos, seguido por el venado colorado, el cerrillo, el venado gris y por último el puerco. Aunque este resultado podría ser interpretado como una consecuencia de la abundancia de cada especie, considero erróneo utilizar estas frecuencias de detección de huellas como índices de abundancia ya que la biología de cada una de ellas es diferente en cuanto a sus hábitos sociales, por lo cual no permite realizar una comparación directa.

Puedo ejemplificar esta situación utilizando las dos especies con las que obtuvimos la mayor y menor frecuencia de registros. La danta que presentó los mayores valores, está reportada como una especie que muestra una tendencia de pocos animales que comparten un mismo territorio, casi siempre un macho, una hembra, un infante y un juvenil, dentro de rangos de acción de más de 10 km². Estos pocos animales pueden ser muy frecuentemente registrados, debido a que



permanecen en una misma zona y frecuentan los mismos caminos para alcanzar las fuentes de agua, formando trochas o caminaderos dentro de los hábitats (Acosta *et al.* 1996).

En contraste, el puerco muestra un comportamiento opuesto, donde la tendencia es de muchos animales con pocos registros dentro de sus rangos de acción, los cuales pueden ser mayores de 100 Km², a lo largo de los que se desplazan grupos de 10 hasta 200 individuos (Kiltie 1981; Eisenberg 1989; Fragoso 1998; Emmons y Feer 1999). Como consecuencia presenta bajo número de registros que responden a patrones de gran movilidad estacional, como respuesta a las inundaciones y a la disponibilidad de alimento (Fragoso 1998).

Estas tendencias poblacionales no introducen sesgo en el análisis de uso/disponibilidad de área que llevé a cabo, porque este procedimiento no tiene en cuenta las abundancias ni las densidades de las especies, sino las frecuencias de uso de un hábitat de acuerdo a su disponibilidad de área, para así encontrar un posible patrón de utilización en términos de uso, selección o rechazo (Neu *et al.* 1974; Dueser 1978; Litvaitis *et al.* 1992; Pearson *et al.* 1995; Crane *et al.* 1997; Yu y Peters 2002)

8.3. Patrón de utilización de las unidades biofísicas

La heterogeneidad de los bosques amazónico es un elemento que influye en los patrones de utilización que tienen los animales de los diferente hábitats disponibles. La distribución espacial de los recursos en cada uno de estos hábitats y la estacionalidad en su producción hacen que las especies de la comunidad de ungulados desarrollen estrategias que les permiten utilizar este



mosaico de hábitats de acuerdo con los requerimientos particulares de la biología de cada uno de ellos. A continuación describo los patrones de uso encontrados de acuerdo con el análisis de uso/disponibilidad, con la argumentación de sus posibles causas e implicaciones.

8.3.1. *La Danta*

El análisis de uso-disponibilidad utilizando los intervalos de confianza de Bonferroni, mostró que en el periodo de aguas altas esta especie usó la unidad de altura en proporción menor a su disponibilidad y las unidades de transición y ribera de acuerdo a su disponibilidad de área. Este hecho responde a sus demandas alimenticias, por lo cual la danta ramonea especies vegetales y utiliza la producción residual de frutos (Acosta *et al.* 1996; Fragoso 1997; Olmos *et al.* 1999). El rechazo de la unidad de altura en aguas altas puede estar asociado a que la anatomía y fisiología del sistema digestivo de la danta, no le permite tener una utilización eficiente de la fracción vegetal de esta unidad cuyas hojas y tallos presentan mayores concentraciones de toxinas químicas para defenderse del ramoneo (Bodmer 1991), mientras continua utilizando las unidades de transición y ribera en donde la disponibilidad de frutos en el suelo y porcentaje de cobertura vertical son mayores.

En el periodo de aguas bajas la danta, usó la unidad de ribera en una mayor proporción a su disponibilidad mientras que las unidades de transición y altura las utilizó de acuerdo a su disponibilidad de área. En este periodo el comportamiento observado en las variables del hábitat mostró una reducción estacional ampliamente descrito de las variables fenológicas como: número de árboles en flor, número de árboles en fruto, número de frutos en el suelo y cobertura vertical (Bodmer 1990; Bodmer 1991; Borchert 1998; Fragoso 1998). A pesar de estas



reducciones, la disponibilidad de frutos en el suelo en la unidad de ribera fue mayor, lo que puede favorecer la selección de esta unidad, en la que además la danta puede encontrar otras fracciones de recurso vegetal del complemento de su dieta con menos limitaciones tóxicas para su consumo (Haugaasen y Peres 2005). El hábito semi-acuático de esta especie es otro factor que puede favorecer la selección de la unidad de ribera, ya que la danta escoge esta unidad por que no solo encuentra alimento disponible, si no por que pueden utilizar las fuentes de agua para escapar de depredadores y cazadores sumergiéndose por largo tiempo (Bodmer 1990).

Un resultado interesante es el cambio en el patrón de utilización de la unidad de altura que en aguas altas fue rechazada y en este periodo fue usada en igual proporción a su disponibilidad. Este puede ser un mecanismo de la especie para aprovechar el recurso de frutos en el suelo que permanece disponible en esta unidad durante esta época caracterizada por la austeridad de los recursos.

8.3.2. *El venado colorado*

El análisis de uso-disponibilidad en aguas altas, mostró que esta especie usó los hábitats de altura y transición en proporción a su disponibilidad y el hábitat de ribera en menor proporción, es decir presenta un patrón de rechazo de esta unidad, patrón que puede ser explicado como una respuesta de este ungulado a las inundaciones, que ocurren principalmente en el periodo de aguas altas en los planos de las riberas (Bodmer 1990). Por otra parte la posibilidad de realizar detoxificación de las defensas químicas de las plantas, a través de la fermentación pregástrica en el rumen (Bodmer 1991), puede favorecer el uso de las fracciones vegetales y de frutos en suelo



que se encuentran disponibles en las unidades de altura y transición, evitando la competencia por los recursos disponibles en este periodo en la unidad de ribera.

En el periodo de aguas bajas el patrón coincidió con utilización de las tres unidades en igual proporción a su disponibilidad. El cambio en el patrón de uso de la unidad de ribera, que en aguas altas fue rechazada y en aguas bajas fue utilizada de acuerdo con su disponibilidad, refuerza la idea de las migraciones laterales como respuesta a los procesos de inundación de dichos hábitats.

8.3.3. *El cerrillo, el venado gris y el puerco*

Para estas tres especies no encontré tendencias en términos de selección o rechazo y el análisis de uso-disponibilidad mostró que usan las unidades de acuerdo con la disponibilidad de área de cada una de ellas. En el caso del cerrillo el uso de las tres unidades puede estar favorecido por la flexibilidad adaptativa de esta especie a variaciones estacionales (Zervanos y Hadley 1973), la cual le permite desplazarse por las tres unidades y utilizar los recursos que estén disponibles de acuerdo a la estación, sin depender de la selección de alguno de ellos.

En el caso del venado gris, la situación puede ser similar a la del cerrillo, pues esta especie también muestra estrategias del cambio de dieta como respuesta a la producción estacional de los recursos y acondiciona sus requerimientos de las proporciones de frutos o material vegetal que consume, de acuerdo con la disponibilidad de estos en el medio natural (Stallings 1984). También es posible que esta especie tenga un patrón de selección o rechazo de micro-hábitats dentro de las unidades que no pudimos evidenciar por la escala utilizada para el muestreo. Esta



idea surgió porque la mayoría de los registros de esta especie fueron en planos de inundación de caños pequeños con presencia de la palma caraná (*Mauritia carana*).

Para el puerco, el uso de las unidades en igual proporción a la disponibilidad de estas y el bajo número de registros en el tiempo de muestreo se debe a que esta especie tiene grandes rangos de acción, en los cuales se mueve recorriendo grandes distancias en búsqueda de los recursos disponibles (Fragoso 1998). En nuestro caso solo tuvimos registros en el periodo de aguas bajas en la unidad de altura, datos que no son suficientes para pensar en un patrón de selección de esta unidad sobre las otras, ya que esta especie no presenta limitación para la utilización de los planos de inundación o de alguna de las unidades que se encuentren dentro de su rango de acción (Bodmer 1990; Fragoso 1998)

8.3.4. Coexistencia de comunidad de ungulados amazónicos

Dentro de la comunidad de ungulados amazónicos, la coexistencia de las cinco especies esta bien documentada (Kiltie 1981; Kiltie 1982; Emmons 1984; Rangel 1987; Eisenberg 1989; Bodmer 1990; Bodmer 1991; Acosta *et al.* 1996; Fragoso 1997; Emmons y Feer 1999; Olmos *et al.* 1999; Carrillo *et al.* 2000; Alberico *et al.* 2000; Peres 2000; Barriendo *et al.* . 2001; Peres y. Lake 2003; Mendoza 2004; Haugaasen y Peres 2005; Cabrera 2006) y todas presentan diferentes estrategias para asegurarse de suplir sus necesidades en términos de alimento y espacios para su reproducción. Por esto aunque todas las especies se caracterizan por ser ramonedoras y frugívoras cada una utiliza diferentes proporciones de dichas fracciones alimenticias, de acuerdo con la disponibilidad estacional de estos recursos, las características de



sus tractos digestivos o su flexibilidad adaptativa (Kiltie 1981; Kiltie 1982; Stallings 1984; Bodmer 1990; Bodmer 1991; Fragoso 1997).

La danta presenta el mayor peso corporal, lo cual resulta en la necesidad de consumir grandes cantidades de material vegetal que encuentra disponibles con menores restricciones toxicas en los planos de inundación que junto con sus hábitos semi-acuáticos, la llevan a su selección. Por su parte, el venado colorado responde a la competencia con la danta evitando los planos, utilizando mayores proporciones de frutos en su dieta y aprovechando la fracción vegetal de las plantas protegidas con toxinas haciendo uso de la fermentación ruminal (Bodmer 1990; Bodmer 1991).

El venado gris presenta el menor peso corporal de todas las especies de los ungulados trabajados, hecho que se traduce en la posibilidad de cubrir sus necesidades alimenticias con menores cantidades que los demás, sin olvidar la capacidad ruminal para mejorar la eficiencia en la utilización de las fracciones vegetales de los bosques de altura. Además esta especie es capaz de cambiar las proporciones de utilización de frutos y material vegetal de acuerdo con la disponibilidad estacional de estos (Stallings 1984) garantizándose su coexistencia con posibles competidores.

Las estrategias de los miembros de la familia Tayassuidae son otras. El cerrillo desarrolla una capacidad para la flexibilidad adaptativa como respuesta a las variaciones estacionales de disponibilidad de los recursos (Zervanos y Hadley 1973) y el puerco recurre a grandes desplazamientos para acceder a los recursos que estén disponibles en su área de acción (Fragoso



1998), pero quizás la “mejor” estrategia que usan para distribuirse los recursos con los demás ungulados, es el aprovechamiento de los frutos de palmas con endocarpos duros, que no están disponibles para ninguna de las demás especies de la comunidad debido a su dureza (Kiltie 1981; Kiltie 1982).

Los patrones de uso expresados anteriormente muestran tendencias biológicas y ecológicas asociadas al comportamiento de las especies en términos de respuestas a las variaciones de las características y disponibilidad de cada hábitat estudiado, seleccionando aquellos en los que encuentran factores favorables para su óptimo desempeño y rechazando aquellos en los que no puedan expresar su *fitness*.

8.4. Implicaciones para la conservación

La cacería de especies silvestres es una estrategia de subsistencia ampliamente utilizada por las comunidades humanas que se han establecido en las áreas silvestres y de colonización dentro de la región amazónica. Se ha documentado su impacto negativo sobre la composición, la abundancia y la biomasa de la comunidad de mamíferos, a medida que dicha actividad aumenta, así como el tamaño del asentamiento, la distancia de recorrido y la facilidad de acceso hasta el sitio de caza, la herramienta de cacería y la tasa reproductiva de las especies, determinan la mayor o menor vulnerabilidad a la extinción (Alvard *et al.* 1997; Bodmer *et al.* 1997; López y Ferrari 2000; Peres 2000; Peres 2001).



Las tendencias que encontré sugieren que especies como la danta y venado colorado presentan preferencias en la utilización de alguno de los tres hábitats evaluados, mientras que el cerrillo, el venado gris y el puerco no muestran este tipo de tendencias aparentes. En nuestro caso, la danta mostró un patrón de selección de la unidad de ribera, que por sus características particulares tiene mayores posibilidades de acceso por parte de las comunidades humanas asentadas en el área, en las que normalmente se han adoptando modelos de caza más agresivos en los que se utilizan armas de fuego y se han perdido las costumbres tradicionales de restricciones chamanísticas para esta actividad, como modelo de conservación y orden cósmico (Van der Hammen 1992; Reichel-Dolmatoff 1997; Cayón 2001). Esto podría resultar en mayor vulnerabilidad de las poblaciones de danta en este tipo de hábitats mientras que los venados y el cerrillo serian vulnerables en transición y altura, sobre todo en el periodo de aguas altas, en el cual se facilita el acceso a estas unidades.

Otro factor de importancia es que muchos de los recursos vegetales utilizados por las especies animales, son también de vital importancia para las comunidades humanas de la amazonia. Este caso lo evidenciamos en los pecaríes los cuales han desarrollado una fuerte interacción con las palmas, las cuales son ampliamente utilizadas por los habitantes de la región amazónica para la construcción, alimentación o la elaboración de artesanías. Esta situación es riesgosa para las poblaciones silvestres de pecaríes, que se verían afectados por la presión de cacería y por la presión sobre uno de sus principales recursos alimenticios (Builes 2006).

Por ultimo, si recordamos que los bosques en la amazonia se caracterizan por su heterogeneidad, es lógico pensar que existan otros patrones de utilización si se evalúan hábitats diferentes que



también son disponibles en la región. Pienso que desde el punto de vista de la conservación, el entendimiento de estas dinámicas de uso, selección o rechazo de los hábitats por parte de estas especies de tanta importancia no solo ecológica, sino también como recurso alimenticio para las comunidades humanas asentadas en las áreas silvestres, son de gran importancia a la hora de definir los lineamientos y criterios de establecimiento de planes de manejo y conservación adecuados tanto para las especies silvestres como para la gente en las áreas naturales de la región amazónica. La implementación de dichos planes es una herramienta adecuada para mantener el aprovechamiento tradicional, sin el deterioro de las poblaciones naturales de ungulados amazónicos (Oliver 1996; Bodmer *et al.* 1997; Bodmer *et al.* 2000; Barriendo *et al.* 2001; Martínez *et al.* 2001; Mendoza *et al.* 2001; Mendoza 2004).

En el área particular de la microcuenca del Río Porvenir, las comunidades humanas obtienen su sustento de actividades como el comercio fluvial, la pesca y la extracción de maderas finas (Cárdenas *et al.* 2004). Dichas actividades repercuten indirectamente sobre la comunidad de ungulados, porque la cacería se contempla implícita y complementaria, en cualquiera de estas actividades. Es claro que el sostenimiento económico y alimenticio de los asentamientos humanos no debe ser comprometido, pero es urgente tomar medidas para regular el comercio y la tasa de extracción en términos de biomasa, en el periodo hidrológico y en los hábitats en los que las especies sean vulnerables.



9. CONCLUSIONES

Existen diferencias entre las unidades biofísicas/hábitats en términos productivos y estructurales, determinadas principalmente por la fertilidad de los suelos y las variaciones climáticas estacionales como los periodos hidrológicos. Por estas razones la comunidad de ungulados de la zona de estudio utilizan diversas estrategias para su coexistencia y distribución de los recursos. Estas estrategias incluyen la selección o rechazo de alguna de las unidades como en el caso de la danta y el venado colorado.

Otros estudios también evidencian más estrategias para la distribución de los recursos como: 1. El cambio estacional de las proporciones alimenticias de fruta o material vegetal, ingeridas en la dieta como respuesta a la disponibilidad en el medio natural, en el caso del cerrillo y el venado gris, 2. La utilización de frutos de palmas con endocarpos duros que son utilizados por los pecaríes gracias a adaptaciones evolutivas desarrolladas en miles de años de interacción con las palmas de los bosques de la amazonia y 3. Fermentación pregástrica para detoxificación de material vegetal como en caso de los venados y los pecaríes.

El entendimiento de estas dinámicas adaptativas y de coexistencia como respuesta a la utilización de los recursos disponibles es un elemento de gran importancia para el diseño de planes de conservación y manejo de la comunidad de ungulados en la región amazónica, porque garantizan que las estrategias de conservación adoptadas estén dirigidas a disminuir el impacto sobre las poblaciones en los sitios y en los periodos de mayor vulnerabilidad.



10. BIBLIOGRAFÍA

Alberico M., A. Cadena, J. Hernández-Camacho y Y. Muñoz-Saba. 2000. Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1(1): 43-75.

Alvard M. S., J. G. Robinson, K. H. Redford y H. Kaplan. 1997. The Sustainability of Subsistence Hunting in the Neotropics. *Conservation Biology*. 11 (4): 977-982.

Acosta H., J. Cavelier. y S. Londoño. 1996. Aportes al Conocimiento de la Biología de la Danta de Montaña, *Tapirus pinchaque*, en los Andes Centrales de Colombia. *Biotrópica*. 28(2): 258-266.

Barriando J., J. Segundo y F. Leños. 2001. Radio-telemetría de ungulados (*Mazama gouazoubira*, *Tapirus terrestris*, *Pecari tajacu*) en el campamento Cerro Cortado, Izozog, Santa Cruz, Bolivia. En: W. R. Townsend, K. Rivero, C. Peña & K. Linzer *Memorias del Primer Encuentro de Manejo de Fauna en Territorios Indígenas de Bolivia*. pp. 51-58.

Bodmer R. E. 1990. Responses of Ungulates to Seasonal Inundations in the Amazon Foodplains. *Journal of Tropical Ecology*. 6(2): 191-201..

-----, 1991. Strategies of Seed Dispersal and Seed Predation in Amazonian Ungulates. *Biotropica*. 23(6): 255-261



Bodmer R. E., Eisenberg J. F. y K. H. Redford. 1997. Hunting and Likelihood of Extinction of Amazonian Mammals. *Conservation Biology*. 11(2): 460-466.

Bodmer, R.E., Puertas, P., Aquino, R. y C.J. Reyes 2000. Influence of habitat on the sustainability of mammal harvests in the Peruvian Amazon. In D. Oren (ed.) *Biological and Cultural Diversity of Amazonia: A World in Transformation*. CNPq, Brasilia, Brazil.

Borchert R. 1998. Responses of Tropical Trees to Rainfall Seasonality and its Long-Term Changes. *Climatic Change* (39): 381-393.

Botero P. J. 1990. Utilización de un Tipo Perfeccionado de Sensor Remoto (SPOT) para el Estudio Comparativo de las Unidades Fisiográficas, Suelo, Vegetación y Uso de la Tierra en los Llanos Orientales y la Amazonia Colombiana. Informe Final: Proyecto Orinoquia-Amazonia Colombianas (ORAM). *Conciencias_Tropenbos*. 164 p.

Builes D. F. 2006. Las Interacciones Palma-Pecarí-Comunidad en el Contexto de la Selva Amazónica Intervenida. Su Importancia en el Diseño y Ejecución de Planes de Manejo y Conservación. *Boletín de Estudios Amazónicos* Año 1(2): 115-120.

Cabrera G., C. Franky, y D. Mahecha 1999. Los Nukak: Nómadas de la Amazonia colombiana. Editorial Universidad Nacional. Bogotá pp. 221-312



Cabrera J. A. 2006. Diversidad, Estado actual y Manejo de los Vertebrados Terrestres en el Interfluvio Caquetá-Putumayo. Informe Final Proyecto: Diversidad, Estado Actual y Manejo de los Recursos Faunísticos en el Interfluvio Caquetá-Putumayo. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (Sinchi). 89 p.

Cárdenas D., R. López y L. E. Acosta. 2004. Experiencia Piloto de Zonificación Forestal en el Corregimiento de Tarapacá (Amazonas). Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas. Bogotá. 144 p.

Carrillo E., G. Wong, y A. Cuarón 2000. Monitoring Mammals Populations in Costa Rican Protected Areas under Hunting Restrictions. *Conservation Biology*. 14 (6): 1580 – 1591

Cayón L. 2001. En la búsqueda del orden cósmico: sobre el modelo de manejo ecológico tukano oriental del Vaupés. *Revista Colombiana de Antropología*. 37:234-267.

Crane K, M. Smith y D. Reynolds 1997. Habitat selection patterns of feral horses in southcentral Wyoming. *Journal of Range Management* 50(4): 374-380.

Dahl G. 1985. Jaguar. 2^a Ed. Empresa Editorial Universidad Nacional de Colombia. Colección Popular. 183p.

Dueser R. 1978. Microhabitats in a Forest-Floor Small Mammal Fauna. *Ecology* 59(1): 90-98



Eisenberg J. F. 1989. Mammals of the Neotropics (vol I). The University Chicago Press. London. 449p.

Emmons L. H. 1984. Geographic Variation in Densities and Diversities of Non-Flying Mammals in Amazonia. *Biotropica* 16(3): 210-222.

Emmons L. y F. Feer. 1999. Mamíferos de los bosques húmedos de América tropical. Editorial F.A.N. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia 298 p.

Fragoso J. M. V. 1997. Tapir-Generated Seed Shadows: Scale Dependent Patchiness in the Amazon Rain Forest. *The Journal of Ecology* 85(4): 519-529

-----, 1998. Home Range and Movement Patterns of White-Lipped Peccary (*Tayassu pecari*) Herds in the Northern Brazilian Amazon. *Biotropica*. 30 (3): 458-469.

Haugaasen T. y C. A. Peres. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forest. *Journal of Tropical Ecology* 21: 133-145

IGAC 1999. Paisajes Fisiográficos de la Orinoquia – Amazonia (ORAM) Colombia. Botero P (Ed). Ministerio de Hacienda y Crédito Publico. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Colombia. 361 p.



Junk W. J. 1997. The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System. W. J. Junk (Ed). Berlin; New York. pp. 3-17.

Kiltie R. A. 1981. Distribution of Palm Fruits on a Rain Forest Floor: Why White Lipped Peccaries Forage near Objects. *Biotropica* 13 (2): 141-145.

-----1982. Bite force as a basis for Niche Differentiation between Rain Forest Peccaries. *Biotropica* 14 (3): 188-195.

Litvaitis J.A., K. Titus y E.M. Anderson. 1992 Measuring Vertebrate Use of Terrestrial Habitats and Foods. En: *Research and Management Techniques for Wildlife and Habitats*. Bookhout T. A. (Ed.). pp. 254-276. U.S.A.

Lopes M. A. y S. F. Ferrari. 2000. Effects of Human Colonization on the Abundance and Diversity of Mammals in Eastern Brazilian Amazonia. *Conservation Biology* 14(6): 1658-1665.

Manly B. F. J, L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald y W. P. Ericson. 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis Field Studies*. 2a. Ed. Academic Publishers. 220 p.

Martínez T, O. Justiniano y R. L. Cuéllar. 2001. Fenología de plantas importantes para los frugívoros de Izozog. En: W. R. Townsend, K. Rivero, C. Peña y K. Linzer *Memorias del Primer Encuentro de Manejo de Fauna en Territorios Indígenas de Bolivia*. pp. 13-20.



Mendoza F, F. Leños y R. L. Cuellar. 2001. Monitoreo de cacería en las comunidades de Izozog. En: W. R. Townsend, K. Rivero, C. Peña y K. Linzer *Memorias del Primer Encuentro de Manejo de Fauna en Territorios Indígenas de Bolivia*. pp. 31-38.

Mendoza A. 2004. Seguimiento y Monitoreo Participativo de la actividad de Cacería en la Región de Puerto Nariño, Amazonas, Colombia. Trabajo de Grado. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá, D.C. 115 p.

Morales-Jiménez A.L., F. Sánchez, K. Poveda y A. Cadena. 2004. Guía de Mamíferos terrestres de Colombia. Bogota, Colombia

Morrison M.L., B. Marcot y W. Mannan 1992. *Wildlife-Habitat Relationships. Concepts y Applications*. The University of Wisconsin Press. 343 p.

Neu, C. W, Byers, C.R. y Peek, J.M. 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management*. 38: 542-545.

Odum E. P. 1995. *Ecología. Peligra la Vida*. 2ª. Ed. Traducción al español: Roberto Palacios. McGraw Hill. 268 p.



Odum E. P. 1997. Ecología: El Vínculo entre las Ciencias Naturales y las Sociales 19ª. Reimpresión. Traducción Dr. Miguel Angel Marron Aguilar. Compañía Editorial Continental S.A. Mexico. 295 p.

Oliver W. 1996. Plan de Acción y Evaluación de la condición Actual de los Pecaríes. Extraído de Pigs, Peccaries and Hippos: Status Survey and Conservation Action Plan (1993). IUCN/CSE Grupo de Especialistas en Puercos y Pecaríes. Editores CU4TRO y CIA LTDA. La Paz, Bolivia.

Olmos F., R. Pardini, R. Boulhosa, R. Burgi y C. Morsello. 1999. Do Tapirs Steal Food from Palm Seed Predators or Give Them a Lift? *Biotropica* 31(2): 375-379.

Pearson S. M., M. G. Turner, L. L. Wallace y W. H. Romme. 1995. Winter Habitat Use by Large Ungulates Following Fire in Northern Yellowstone National Park. *Ecological Applications*. 5(3): 744-755.

Peres C. A. 2000. Effects of subsistence Hunting on Vertebrate Community Structure in Amazonian Forest. *Conservation Biology*. 14 (1): 240-253

-----, 2001. Synergistic Effects of Subsistence Hunting and Habitat Fragmentation on Amazonian Forest Vertebrates. *Conservation Biology*. 15 (6): 1490-1505.



Peres C y I. R. Lake 2003 Extent of Nontimber Resource Extraction in Tropical Forest:
Accessibility to Game Vertebrates by Hunters in the Amazon Basin. *Conservation Biology*.
17(2): 52-535

Rangel O. 1987. Parque Nacional Natural Amacayacu. en: Orlando Rangel (Ed.). *Colombia
Diversidad Biótica I*. Instituto de Ciencias Naturales. Convenio Inderena – Universidad
Nacional de Colombia. Bogotá pp. 104-111

Reichel – Dolmatoff G. 1997. Chamanes de la selva pluvial: ensayos sobre los indios Tukano
del noroeste Amazónico. Editorial Themis books. Londres pp. 7-22.

Ricklefs R. E. 1990. *Ecology*. 3ª. Ed. Freeman. 886 p.

Rodríguez J. V, J. I. Hernández-Camacho, T. R. Defler, M. Alberico, R. B. Mast, R. A.
Mittermeier y A. Cadena. 1995. Mamíferos Colombianos: Sus nombres comunes e indígenas.
Conservation Biology. Occasional Paper (3) 56 p.

Rodríguez, J. V. 1998. Listas preliminares de mamíferos colombianos con algún riesgo a la
extinción. Informe final presentado al Instituto de Investigación de Recursos Biológicos
Alexander von Humboldt. [on-line]. URL:
http://www.humboldt.org.co/conservacion/Listas_Preliminares.htm



Sheppe W. y T. Osborne. 1971. Patterns of Use of a Flood Plain by Zambian mammals. *Ecological Monographs*. 41 (3): 179-205.

Stallings J. 1984. Notes on Feeding Habits of *Mazama gouazoubira* in the Chaco Boreal of Paraguay. *Biotropica* 16(2): 155-157.

Van der Hammen M. C. 1992. El manejo del mundo: Naturaleza y sociedad entre los Yucuna de la Amazonía Colombiana. Juan Guillermo Saldarriaga y Thomas Van der Hammen (Eds) *Tropenbos*, Bogotá. pp. 85-146

Yu S. y E. Peters 2002. Diel and Seasonal Habitat Use by Red Shiner (*Cyprinella lutrensis*). *Zoological Studies* 41(3): 229-235.

Zervanos S. y N. Hadley. 1973. Adaptational Biology and Energy Relationships of Collared Peccary (*Tayassu tajacu*). *Ecology* 54(4): 759-774.



11. ANEXOS

Anexo11. 1. Características fisiográficas de las unidades biofísicas (Cárdenas et al. 2004):

Provincia fisiográfica	Subprovincia fisiográfica	Gran paisaje	Paisaje	Geoformas	Relieve	Unidad	
Mega cuenca de sedimentación Amazónica	Cuenca de sedimentación del río Putumayo	D	Planicies disectadas miocénicas	Superficies moderadamente onduladas con cimas subredondeadas	Cimas planas o subredondeadas laderas rectilíneas y cortas, vallecillos semiamplios y cóncavos	Ligeramente a moderadamente ondulado pendiente en cimas 2-5 % Pendiente en laderas 7-15%	SD2aB75
		S	Llanura aluvial del río Putumayo	Antiguo plano de inundación	Superficies plano cóncavas amplias y alargadas	Plano a ligeramente ondulado pendiente 2-7%	SN1aB53
		C	Llanura aluvial de ríos amazonenses	Plano de inundación actual	Superficies plano cóncavas estrechas y alargadas	Plano y plano-cóncavo pendiente inferior al 2%	SC4aB57



Anexo 11.2. Características de los suelos de las unidades biofísicas (Cárdenas et al. 2004):

Tipo de suelos	Símbolo fisiografía	Unidad
Muy profundos, bien drenados, franco arcillosos a arcillosos, fertilidad muy baja, fuertemente ácido.	SD2a	SD2aB75
Superficiales, limitados por hidromorfismo, pobremente drenados, francos a franco-arenosos, fertilidad moderada, medianamente ácidos	SN1a	SN1aB53
Superficiales o moderadamente profundos, drenaje pobre a imperfecto, franco-arcillosos a arcillosos, fertilidad baja a muy baja, fuertemente ácidos	SC4a	SC4aB57



Anexo 11.3. Características de la vegetación de las unidades biofísicas (Cárdenas et al. 2004):

Fisonomía	Composición	Índices ecológicos	Oferta de recursos no maderables	Símbolo de vegetación	Unidad
Bosques altos (23 m) semidensos con presencia de palmas regeneración natural media (8%) Dominancia <i>Lorena ovata</i> <i>Inga auristellae</i> <i>Virola elongata</i>	<i>Iriarte deltoidea</i> <i>Parkia pendula</i> <i>Psudolmedia laevis</i> <i>Iriarthera ulei</i> <i>Eschweilera coriacea</i>	Riqueza alta (48 spp/0.1 ha) Densidad baja (717 ind/ha)	Baja volumen bajo Rentabilidad nula	B75	SD2aB75
Bosques medios (18 m) Densos y alta presencia de palmas, regeneración natural media (10%), Dominancia <i>Caripa grandiflora</i> , <i>Stylogyne laxiflora</i> , <i>Geonoma macrostachis</i>	<i>Mauritia flexuosa</i> <i>Euterpe precatória</i> <i>Oxandra leucodermis</i> <i>Brosimun lactesens</i> <i>Licania longistyla</i>	Riqueza media (31 spp/0.1 ha) Densidad media (840 ind/ha)	Media Volumen alto Rentabilidad nula	B53	SN1aB53
Bosque altos (21 m) Semidensos con presencia de palmas Regeneración natural alta(13%) Dominancia <i>Lepidocarium tenue</i> <i>Geonoma piscicauda</i> <i>Bactris fissifrons</i>	<i>Eschweilera coriacea</i> <i>Iriarte deltoidea</i> <i>Euterpe precatória</i> <i>Eschweilera gigantea</i> <i>Carapa guianensis</i> <i>Hevea guianensis</i>	Riqueza alta (44 spp/0.1 ha) Densidad baja (694 ind/ha)	Alta Volumen bajo Rentabilidad alta	B57	SC4aB57



Anexo 11.4. Registro fotográfico de huellas de la danta, el cerrillo y el venado colorado. En la parte superior aparecen las huellas en su forma natural y en la parte inferior aparece su contorno resaltado con la línea blanca

