



ISSN 1018 - 5674

FOLIA Amazónica

Vol 15 N° 1-2

2006



IQUITOS, PERÚ

ISSN 1018 - 5674

FOLIA AMAZÓNICA

VOL. 15

Nº 1 - 2

Enero - Diciembre 2006



INSTITUTO DE INVESTIGACIONES
DE LA AMAZONÍA PERUANA

IQUITOS, PERÚ

PRESIDENTE DEL IIAP

Luis Campos Baca

GERENTE GENERAL

Roger Beuzeville Zumaeta

COMITÉ EDITORIAL

Víctor Miyakawa	Presidente
José Álvarez	Miembro
Filomeno Encarnación	Miembro
Jorge Gasché	Miembro
Fernando Alcántara	Miembro
Ángel Salazar	Miembro

Corrección de estilos:

Atilio Vásquez

Composición:

Julio Arenas

Impresión:

Comunicarte srl.

© **IIAP**

Av. José A. Quiñones, km 2.5

Apartado 784. Teléfono: (065) 265515 - 265516. Fax: (065) 265527. Iquitos-Perú

Correo electrónico: ciap@iiap.org.pe

<http://www.iiap.org.pe>

CONTENIDO

1.	CHACÓN, T.; GONZALES, H.; EGOÁVIL, G. Características del aceite esencial de la madera de Palo Rosa <i>Aniba rosaedora</i> Ducke, obtenido mediante destilación.	5
2.	GONZALES, A.; JARAMA, A.; CHUQUIVAL, G.; VARGAS, R. Colección y mantenimiento de germoplasma de Aguaje <i>Mauritia flexuosa</i> L.f. en la Amazonía peruana.	19
3.	GONZALES, A. Caracterización biofísica de los habitats de poblaciones naturales de Camu camu <i>Myrciaria dubia</i> (H.B.K.) Mc. Vaugh.	29
4.	FINE, P.; MESONES, I.; GARCÍA, R.; MILLER, Z.; DALY, D.; COLEY, P. Especialización edáfica en plantas de la Amazonía peruana.	39
5.	LAMAS, G.; CAMPOS, L. Inventario biológico rápido de la diversidad de mariposas diurnas en la zona de la Laguna de Huamanpata, Valle de Huamanpata, Amazonas, Perú.	101
6.	TRESIERRA, A.; ESPINOZA, E. BENDAYÁN, M.; DONAYRE, M.; FERNÁNDEZ, H. La fauna silvestre de la Amazonía peruana, un potencial reservorio de <i>Campylobacter jejuni</i> subsp. <i>Jejuni</i> y <i>Campilobacter coli</i> .	117
7.	MACO, J.; ESCOBEDO, R.; RODRÍGUEZ, F.; ENCARNACIÓN, F.; REÁTEGUI, F.; CASTRO, W.; RAMÍREZ, J.; MARTÍNEZ, P. LIMACHI, L.; GUZMÁN, W. Método para determinar la aptitud piscícola del territorio en la Amazonía peruana.	123
8.	MACO, J. Tipos de ambientes acuáticos en la Amazonía peruana.	131
9.	MARÍN, G. Variación temporal de la dieta de Sardina <i>Triporthus angulatus</i> (Characiformes, Characidae) en una laguna de inundación de la selva amazónica peruana.	141
10.	NOTA TÉCNICA: ASCÓN, G.; ÁLVAREZ, C. Transporte de larvas y postlarvas de gamitana <i>Colossoma macropomum</i> (CUVIER, 1818), pacotana (cruce de paco hembra por gamitana macho) y boquichico <i>Prochilodus nigricans</i> (AGASSIZ, 1829).	151
	NORMAS EDITORIALES PARA LA PUBLICACIÓN DE ARTÍCULOS CIENTÍFICOS EN FOLIA AMAZÓNICA.	157

CARACTERÍSTICAS DEL ACEITE ESENCIAL DE LA MADERA DE «PALO ROSA» (*Aniba rosaeodora* DUCKE), OBTENIDO MEDIANTE DESTILACIÓN

CHARACTERISTICS OF ESSENTIAL OIL OBTAINED BY DISTILLATION FROM «ROSEWOOD» (*Aniba rosaeodora* DUCKE)

Tania Chacón Pagan¹, Héctor Enrique Gonzales Mora¹ y Graciela Egoávil Cueva Gálvez¹

RESUMEN

Se evaluó el aceite esencial obtenido a partir de la madera de «palo rosa» (*Aniba rosaeodora* Ducke), colectada en Tamishiyacu, Loreto. Se obtuvieron tres tamaños de partícula, las cuales fueron destiladas por arrastre de vapor y con agua durante tres tiempos (30, 60 y 90 min). Para el aceite esencial obtenido mediante destilación por arrastre de vapor se obtuvieron los siguientes valores: rendimiento promedio de 0.44 %; densidad promedio 0.8921 g/cm³ a 20°C; índice de refracción 1474 a 20 °C e índice de acidez 7315. Para el aceite esencial obtenido por destilación con agua se obtuvieron los siguientes valores: rendimiento promedio de 0.47 %; densidad promedio 0.9095 g/cm³ a 20 °C; índice de refracción 1483 a 20 °C e índice de acidez 8457. En la destilación por arrastre de vapor el rendimiento se ve influenciado por el tamaño de partícula; en la destilación con agua el rendimiento se ve influenciado por el tamaño de partícula y el tiempo de destilación. Por medio de la cromatografía GC – MS se identificó los compuestos terpénicos y ciertos ácidos grasos. El principal componente del aceite esencial identificado fue el linalol, con un porcentaje de 31.4 % en el aceite esencial obtenido mediante la destilación por arrastre de vapor, y 23.7 % en el aceite esencial obtenido por destilación con agua.

Palabras clave: palo rosa, destilación, aceite esencial, linalol, *Aniba rosaeodora*

ABSTRACT

This paper presents the characteristics evaluation of «rosewood» (*Aniba rosaeodora* Ducke) essential oil. The rosewood sample was collected in Tamishiyacu-Loreto. For the essential oil obtained by this method, three particle sizes of particle which were distilled by steam drag method and water during three times (30, 60 and 90 minutes). For the essential oil obtained by distillation by this method the following values were obtained: average performance of 0.44 %; 0.8921 g/cm³ of average density to 20 °C, 1474 of refractive index average to 20 °C and 7315 of average acid rate. For the essential oil obtained by distillation with water we obtained the following values: average performance of 0.47 %, 0.9095 g/cm³ of average density to 20 °C, 1483 of average refraction index to 20°C and 8457 of acid rate. In the distillation by drag steam, the performance is influenced by the size of particle; in the distillation with water the performance is influenced by the size of particle and the time of distillation. A chromatography GC-MS identified the terpenes and certain fatty acids components. The main component of the rosewood essential oil was linalool with a 31.4 % in the essential oil obtained by the distillation by steam drag and 23.7 % in the essential oil obtained by distillation with water.

Keywords: rosewood, distillation, essential oil, linalool, *Aniba rosaeodora*

¹ Universidad Nacional Agraria La Molina, Área Transformación Química, Dpto. Industrias Forestales, Correo electrónico: egonzales@lamolina.edu.pe

1. INTRODUCCIÓN

La Amazonía peruana ofrece una gran diversidad biológica, en la cual se encuentra una variedad de productos forestales no maderables (PFNM), de mucha importancia económica, que son utilizados como alimento, medicinas, abrigo, construcción, etc. Sin embargo, son conocidos únicamente a nivel local, a falta de una visión de desarrollo sostenible que permita darles mayor valor agregado y rentabilidad.

El palo rosa (*Aniba rosaedora* Ducke), especie con gran potencial para la región amazónica, pertenece a la familia Lauráceae, y se encuentra distribuida en Brasil, Colombia, Ecuador, Guyana Francesa, Perú, Surinam y Venezuela (FAO, citada por la Global Tree Campaign, 2002), del cual se extrae un aceite esencial con un rendimiento de 0.7 a 1.2% (Guenther 1950), que contiene un alto porcentaje de linalol, entre 80-90 % (Watson 1985). Es transformado en derivados para diferentes tipos de industrias, principalmente en la producción de fragancias, actividad muy rentable en países Europeos como Francia; además es utilizado en la fabricación de jabones, fijador de esencias en los perfumes, disolvente de colorantes y resinas; y los esteres del linalol como saborizantes, (Pabón, 1982) (Gonzales, 2000) (Patrón, 1959).

Cabe señalar que en la Amazonía, la explotación de aceite esencial de «palo rosa» fue muy intensa, pero su consumo fue decreciendo debido a la aparición de productos sintéticos; sin embargo, frente a la nueva tendencia de consumir productos de fuentes naturales y el consiguiente aumento de la demanda, se ha suscitado nuevamente el interés por este producto.

En el presente trabajo se evaluaron dos métodos de obtención del aceite esencial extraído de la madera de *Aniba rosaedora* Ducke «palo rosa»: destilación por arrastre de vapor y destilación en agua, evaluando las variables, el tiempo de destilación y tamaño de partícula de la madera; asimismo, nos hemos propuesto conocer la influencia de las variables sobre las características físico-químicas de los aceites esenciales obtenidos.

Un alcance del presente trabajo ha sido contribuir con la presente información a la ya existente sobre el tema; además lograr que sirva como referente en la obtención del aceite de palo rosa a partir de sus hojas o residuos provenientes de podas y raleos.

2. MATERIAL Y MÉTODO

La madera se colectó de 5 árboles caídos en buen estado fitosanitario, provenientes de la zona de Tamishiyacu, aproximadamente en 3° 59' 54" de latitud sur y 73° 09' 43" de longitud oeste, altitud de 108 m.s.n.m; departamento de Loreto. La fase experimental se llevó a cabo en los laboratorios del Área de Transformación Química y Anatomía de la Madera, Departamento de Industria Forestales de la Facultad de Ciencias Forestales; asimismo, en el Laboratorio de Análisis de Alimentos de la Facultad de Industrias Alimentarias de la Universidad Nacional Agraria La Molina, y de la Unidad de Servicios de Análisis Químicos de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, en Lima.

2.1 Preparación de la materia prima

Se realizó el estudio anatómico de la madera de los cinco árboles, y se verificó el nombre científico como *Aniba rosaedora* Ducke. La madera seca al aire fue sometida a la acción de un molino de discos, para luego ser tamizada y mezclada proporcionalmente de cada árbol, obteniéndose tres tamaños de partículas (Cuadro 1). Se usaron tamices No. 35 y 60, Serie Tyler, con aberturas de 0.50 mm y 0.25 mm, respectivamente.

Cuadro 1: Tamaño de partículas obtenidas para las destilaciones

Fracción	Tipo de partícula	Tamaño de partículas
R35	Partícula gruesa	mayores a 0.50 mm
R60	Partícula media	entre 0.25 y 0.50 mm
P60	Partícula fina	menores de 0.25 mm

Cuadro 2: Condiciones generales de trabajo para ambas destilaciones

Presión atmosférica (mmHg)	756
Temperatura media (°C)	19°C
Altitud	238
Tiempo de destilación (min)	30, 60 y 90
Flujo de agua de destilación (mL/hora)	490
Temperatura del vapor de ebullición (°C)	90
Temperatura del agua de entrada de la destilación (°C)	21
Temperatura del agua de salida de la destilación (°C)	23
Temperatura del agua destilada (°C)	24

Cuadro 3: Variables y niveles de trabajo para ambos métodos de destilación

Tiempo	Tamaño de Partícula		
30 minutos	R35	R60	P60
60 minutos	R35	R60	P60
90 minutos	R35	R60	P60

2.2 Obtención del aceite esencial

Se aplicaron los métodos de destilación con agua y destilación por arrastre de vapor, cuyas condiciones generales de trabajo para ambos métodos se muestran en el Cuadro 2. En cada destilación se evaluó la influencia de dos variables: tamaño de partícula y tiempo de destilación, cada una con tres niveles (Cuadro 3). El aceite esencial obtenido en ambas destilaciones se almacenó para su posterior análisis a 9°C en frascos de vidrio ámbar a fin de evitar reacciones de oxidación por acción de la luz.

2.3 Rendimiento del aceite esencial

El rendimiento (R%) del aceite esencial se determinó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$R\% = \frac{ma \text{ (g)}}{msm \text{ (g)}} \times 100$$

Donde, ma: masa del aceite esencial; msm: masa seca de la muestra

2.4 Caracterización del aceite esencial de palo rosa

La caracterización del aceite esencial de palo rosa se realizó mediante los siguientes análisis:

- Densidad según NTP 319.081.

- Índice de refracción, según NTP 319.075.
- Índice de acidez, según NTP 319.085.
- Cromatografía de gases-masa (GC-MS) se efectuó a las muestras cuyas variables correspondieron al tiempo medio (60 minutos) y tamaño medio de partículas en cada método de destilación. Las condiciones de trabajo se señalan en el Cuadro 4.

Cuadro 4: Especificaciones de trabajo-Cromatógrafo de Gases-Masa (CG-MS)

Marca y modelo del cromatógrafo	Perkin Elmer - Auto System XL
Espectrómetro de masas	Turbomass
Columna	Medianamente polar SUPELCO 608
Temperatura del Horno	80 °C (8.5 min) 45 °C/min hasta 150 °C 8 °C/min hasta 280 °C (12 min)
Inyector	80 °C (0.2), 50°/min hasta 100 °C (5 min) 50 °C min hasta 300 °C hasta final de la corrida
Volumen inyectado	1.5 µL
Split	[50:1]
Gas de arrastre	Helio 20.8 psi (1.73 mL min)

2.5 Análisis estadístico

La evaluación de datos se realizó de acuerdo al plan experimental 3^2 , con la ayuda de los programas «STATGRAPHICS Plus» v.3.0, «STAT-PLUS» v.2.0 y «STATISTICA» v.2.0. En el análisis se evaluaron los efectos de las dos variables (factores) y sus interacciones sobre las respuestas (resultados). El diseño corrió en dos bloques y el orden de los experimentos fue completamente randomizado. El análisis de la influencia de las variables sobre los resultados se efectuó, previa evaluación del análisis de variancia, mediante la prueba F. Se tomó como referencia el nivel de confianza con 95 % de probabilidad ($p = 0.05$); eventualmente, el valor de p pudo variar a fin de explicar algunos resultados. La ecuación del modelo ajustado es la siguiente:

$$Y = k_0 - k_1 A - k_2 B - k_3 AB - k_4 A^2 - k_5 B^2 + E$$

Los valores de Y correspondieron a los valores promedios de las respuestas o resultados de los siguientes ensayos: rendimiento, densidad, índice de refracción e índice de acidez del aceite esencial de «palo rosa».

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Rendimiento del aceite esencial

Los valores de rendimiento del aceite esencial obtenidos en ambos métodos de destilación se presentan en la Figura 1. En la que se puede apreciar que el rendimiento promedio obtenido mediante la destilación con agua (0.47 %) es ligeramente superior al rendimiento promedio obtenido por arrastre de vapor (0.44 %). Estos valores se encuentran fuera del rango establecido por Guenther (1950), quien señala valores de rendimiento del aceite esencial de «palo rosa» entre 0.7 % y 1.2 % referido a peso seco de la madera.

Por otro lado, se observa que el rendimiento promedio en la destilación con agua es mayor que en arrastre por vapor; sin embargo, éste es superior para tamaño de partículas grandes (R35) y medianas (R60), por tanto, es el rendimiento de la partícula fina (P60) la que hace superior los valores de rendimiento promedio en la destilación con agua. Este descenso en el rendimiento de aceite esencial en la partícula fina (P60), por el método de arrastre con vapor, se pudo deber a un efecto de compactación de las partículas finas, lo cual dificultó el paso del vapor

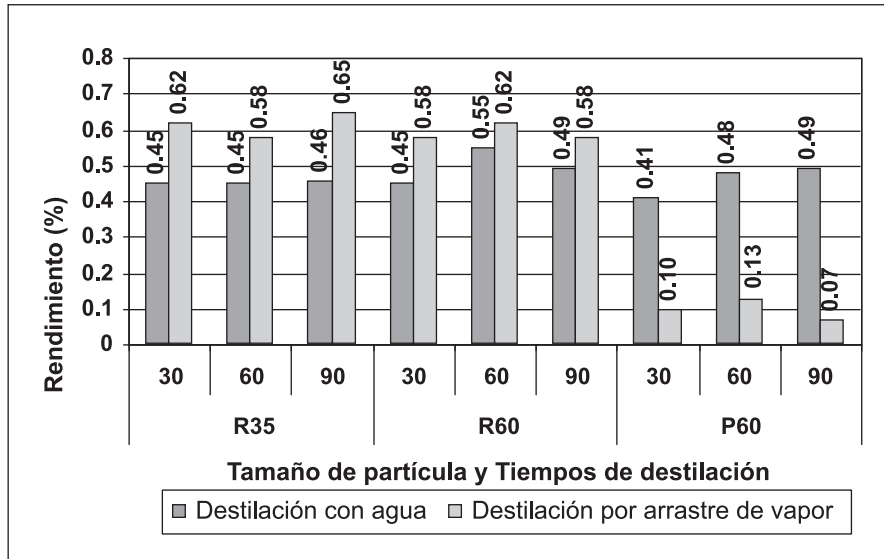


Figura 1: Rendimientos obtenidos en ambos métodos.

de agua a través de ellas y, por consiguiente, su acción haya sido mínima. La superficie de respuesta de las variaciones del rendimiento en función de las variaciones del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación por arrastre de vapor se muestra en la Figura 2. La ecuación de regresión del rendimiento en función a las variables es:

$$\text{Rendimiento} = 0.5933 + 0.2583 * \text{Tamaño} - 0.235 * \text{Tamaño}^2$$

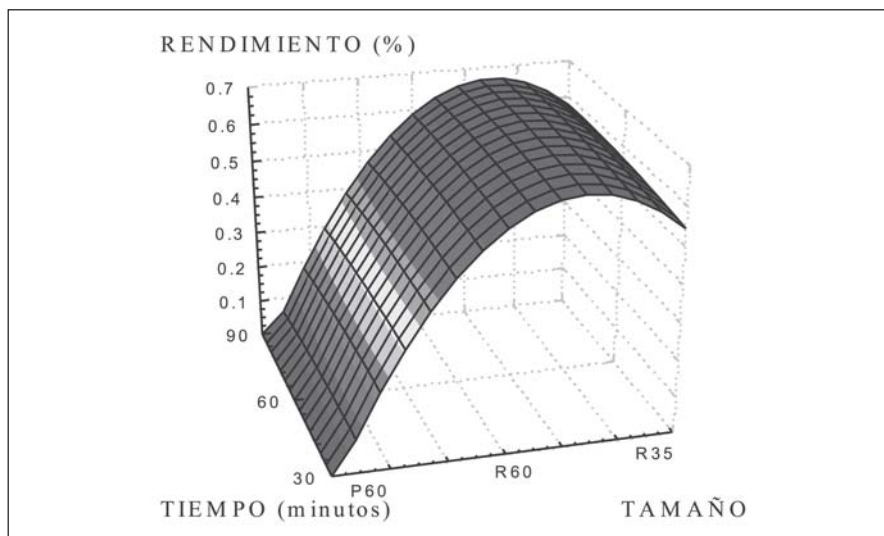


Figura 2: Superficie de respuesta de las variaciones del rendimiento en función del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación por arrastre de vapor.

El análisis estadístico, con un coeficiente de regresión de 98.6 %, muestra que existe una relación cuadrática altamente significativa entre los valores del tamaño de partícula por destilar y el rendimiento; esto es, conforme aumenta el tamaño de partícula también lo hace el rendimiento, aunque el incremento de éste es cada vez menor. Por otra parte, no se encontró significancia entre el tiempo de destilación y el rendimiento. Para tamaños de partícula fina (P60), se observan rendimientos muy bajos; esto probablemente se debe a cierto grado de

compactación debido al humedecimiento con el vapor de agua, impidiendo que la acción del vapor de agua produzca una mayor eficiencia. Peralta (1988) señala que el material no debe molerse demasiado para evitar el apelmazamiento de partículas porque afecta negativamente el rendimiento; por otro lado, conforme aumenta el tamaño de la partícula, el rendimiento muestra un aumento significativo, lo cual probablemente se debe a un mayor espacio entre partículas, permitiendo que el vapor de agua presente una acción más eficiente.

La superficie de respuesta de las variaciones de los valores de rendimiento de aceite esencial versus las variaciones del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación con agua se muestra en la Figura 3. La ecuación de regresión para el rendimiento en función de las variables es:

$$\text{Rendimiento} = 0.52 + 0.0217 * \text{Tiempo} - 0.04 \text{Tamaño}^2 - 0,035 * \text{Tiempo}^2$$

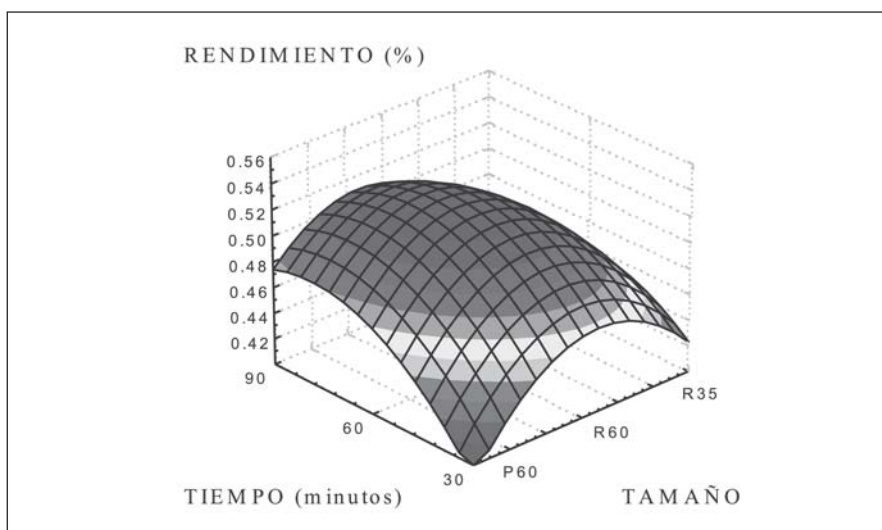


Figura 3: Superficie de respuesta de las variaciones del rendimiento en función del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación con agua.

El análisis estadístico señala un coeficiente de regresión de 51 %, a un nivel de significancia de 85 %, entre el tiempo de destilación y tamaño de partícula con efecto cuadrático sobre el rendimiento.

Se puede observar que el rendimiento del aceite esencial comienza a descender cuando el tamaño de partícula se aproxima hacia los valores extremos, para tamaños menores «partícula fina (P60)». Esta disminución del rendimiento se pudo deber al mayor esfuerzo mecánico de la materia prima en el astillado, originando que ciertos compuestos del aceite esencial y/o extractivos se hayan volatilizado. En cuanto a la disminución del rendimiento conforme aumenta el tamaño de partícula, de mediana (R60) a gruesa (R35), ésta se debe a que la partícula gruesa, por tener un volumen mayor que la mediana, impide una mayor difusión del agua para el destilado de los compuestos del aceite esencial; también es importante notar que la madera de palo rosa presenta una densidad relativamente alta. Pedroso (1986), lo señala como madera pesada con una densidad de 0.8 - 0.9 g/cm³, lo que significa que es un factor que se debe tomar en cuenta en los rendimientos de destilación.

3.2 Densidad del aceite esencial

Los valores de densidad del aceite esencial de «palo rosa» se grafican en la Figura 4. La densidad promedio del aceite esencial de «palo rosa», obtenido por destilación con agua, es mayor que la obtenida por arrastre de vapor; mientras que la destilación con agua presenta valores de densidad promedio de 0.909 g/cm³, la destilación por arrastre de vapor presenta valores de 0.892 g/cm³. Estos valores de densidad son superiores en comparación con los mencionados por Sampaio (1993) y Patrón (1959) que varían entre 0.870 g/cm³ a 0.889 g/cm³, respectivamente.

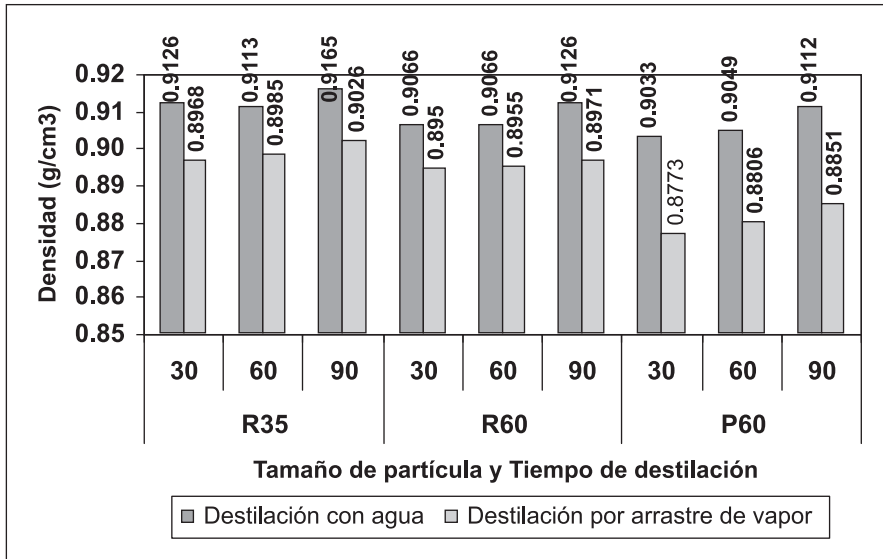


Figura 4: Densidad obtenida en las destilaciones con agua y por arrastre de vapor.

La mayor densidad promedio obtenida en la destilación con agua se debe a una mayor acción del agua sobre la materia prima, favoreciendo de esta manera los destilados de compuestos más pesados.

La superficie de respuesta de las variaciones de densidad en función de las variaciones del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación por arrastre de vapor se muestra en la Figura 5. La ecuación de regresión es la siguiente:

$$\text{Densidad} = 0.8959 + 0.0092 * \text{Tamaño} + 0.0026 * \text{Tiempo} - 0.0057 * \text{Tamaño}^2$$

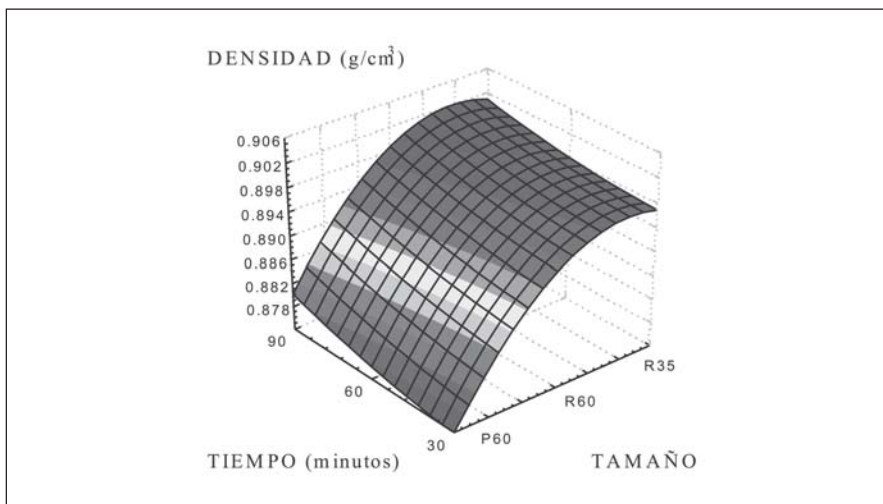


Figura 5: Superficie de respuesta de las variaciones de la densidad en función del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación por arrastre de vapor.

El análisis estadístico arrojó un coeficiente de correlación de 97.5 %, a un nivel de confianza significativo entre ambos factores con la densidad. La relación encontrada en el tamaño de partícula por destilar y la densidad es mayor en comparación al tiempo de destilación con la densidad. Conforme aumenta el tamaño de partícula aumenta la densidad, notándose que el incremento de ésta se reduce conforme se aumenta el tamaño de partícula. Probablemente, el aceite obtenido de partículas finas (P60) presenta componentes diferentes que el obtenido en las partículas de mayor tamaño, debido a la mayor acción mecánica de la materia prima en el astillado. El menor incremento de la densidad al aumentar el tamaño de partícula de mediana (R60) a gruesa (R35), se debe a que el destilado de las partículas medianas presenta componentes diferentes a los obtenidos en las partículas gruesas. Asimismo, al aumentar el tiempo de destilación también aumenta la densidad, debido a que conforme avanza el tiempo de destilación, la acción del vapor de agua es mayor, arrastrando compuestos de mayor peso molecular. Brown & Islip (1954) indican que conforme avanza la destilación se van destilando los compuestos desde los más volátiles hacia los menos volátiles, por lo que se espera que la composición del aceite esencial de los primeros minutos sea diferente al obtenido en los últimos minutos. La superficie de respuesta de las variaciones de la densidad en función de las variaciones tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación con agua se muestra en la Figura 6.

La ecuación de regresión para la densidad en función de las variables es:

$$\text{Densidad} = 0.9067 + 0.0035 * \text{Tamaño} + 0.0030 * \text{Tiempo} + 0.0014 * \text{Tamaño}^2 - 0.001 * \text{Tamaño} * \text{Tiempo} + 0.0029 * \text{Tiempo}^2$$

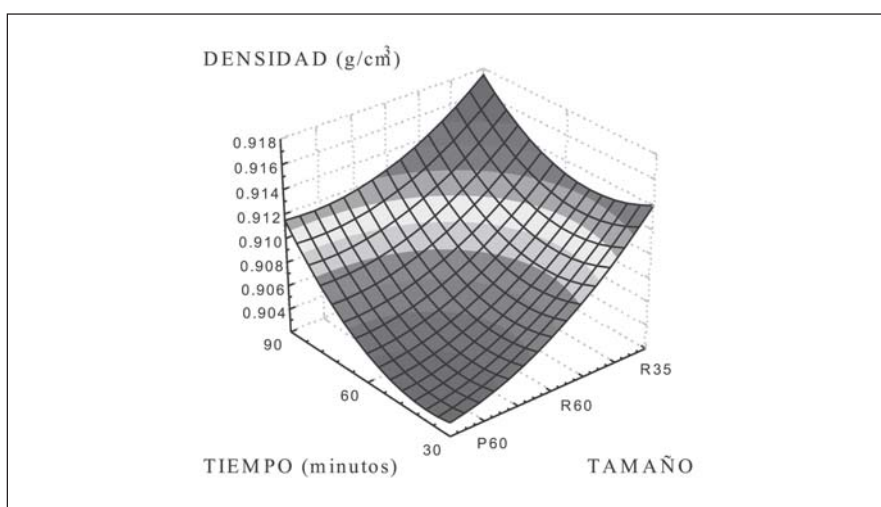


Figura 6: Superficie de respuesta de las variaciones de la densidad en función del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación con agua.

El análisis estadístico presenta un coeficiente de regresión de 99.5 %, lo que indica que existe una relación cuadrática, significativa y directa, entre los valores de tiempo de destilación y tamaño de partícula con la densidad; es decir, a mayor tiempo de destilación y tamaño de partícula se obtiene un mayor valor de densidad. Probablemente, este aumento se deba a que conforme aumenta el tiempo de destilación, la acción del agua puede producir oxidación e hidrólisis sobre la partícula, la que se va destilando y/o modificando debido a otros componentes más pesados presentes en los extractivos. Además, conforme aumenta el tamaño de las partículas, se obtiene un aceite esencial de mayor densidad. Esto se debe posiblemente a la mayor cantidad de componentes, por efecto del astillado, lo cual hace que la materia prima pierda algunos componentes del aceite esencial.

3.3 Índice de refracción del aceite esencial

Los valores de índices de refracción promedios, obtenidos por arrastre de vapor y destilación con agua, son 1474 y 1483, respectivamente (Figura 7). Éstos son superiores a los mencionados por Sampaio (1993), Patrón (1959) y Guenther (1950), quienes reportan valores entre 1458 a 1468. Comparando el índice de refracción promedio alcanzado en ambos métodos de destilación, se observa que los obtenidos en la destilación con agua son mayores a los obtenidos en la destilación por arrastre de vapor. Esto posiblemente se deba a la acción solubilizante, oxidación e hidrólisis del agua sobre los extractivos presentes en la partícula.

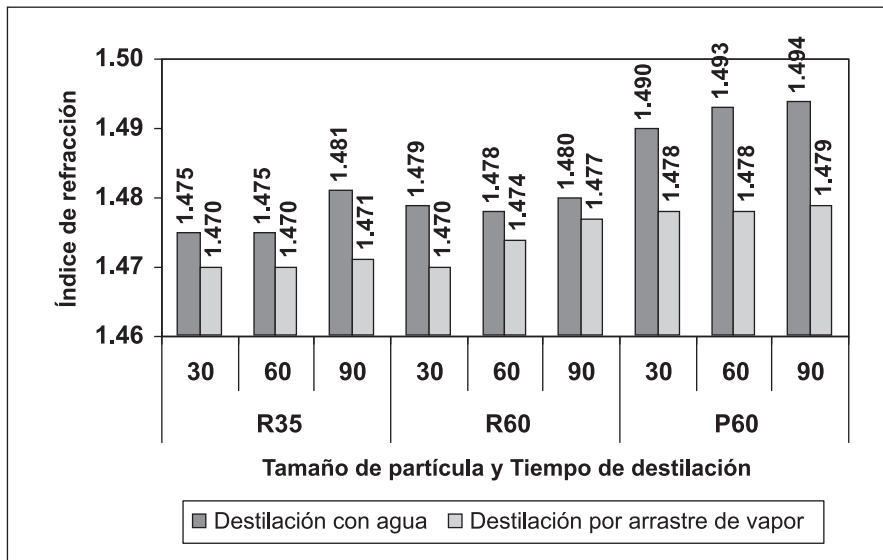


Figura 7: Índices de refracción obtenidos en las destilaciones con agua y por arrastre de vapor.

Los mayores valores de densidad e índice de refracción encontrados en la presente investigación, comparado con lo encontrado por otros autores para la misma especie, nos indica que éstos obtuvieron aceite de mayor pureza. El mayor valor de densidad puede ser un indicio de la presencia de agua u otros compuestos pesados en el destilado, ocasionada probablemente por el método de extracción o por condiciones inherentes a la materia prima; esta última posiblemente se deba a las diferentes proporciones en que se encuentran los componentes del aceite esencial. Por otra parte, el alto valor del índice de refracción se puede deber a la presencia de ciertos compuestos de cadena larga. Al respecto, Mehlenbacher (1979) señala que el índice de refracción en aceites se incrementa conforme aumenta la cadena de los hidrocarburos. La superficie de respuesta de las variaciones del índice de refracción, en función de las variaciones del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación por arrastre de vapor, se muestra en la Figura 8.

La ecuación de regresión para el índice de refracción en función de las variables es:

$$\text{Índice de refracción} = 1.4741 + 0.004 * \text{Tamaño} + 0.0015 * \text{Tiempo}$$

El análisis estadístico con un coeficiente de regresión de 85.5 % indica que existe una relación lineal, significativa directa, del tiempo de destilación, e inversa del tamaño de partícula con el índice de refracción; con una mayor variación del índice de refracción por efecto del tamaño de partícula, más que con el tiempo de destilación. El aumento del índice de refracción con relación al tiempo de destilación se debe a que conforme progresa la destilación van destilándose otros componentes extractivos, probablemente de mayor peso molecular. Por otra

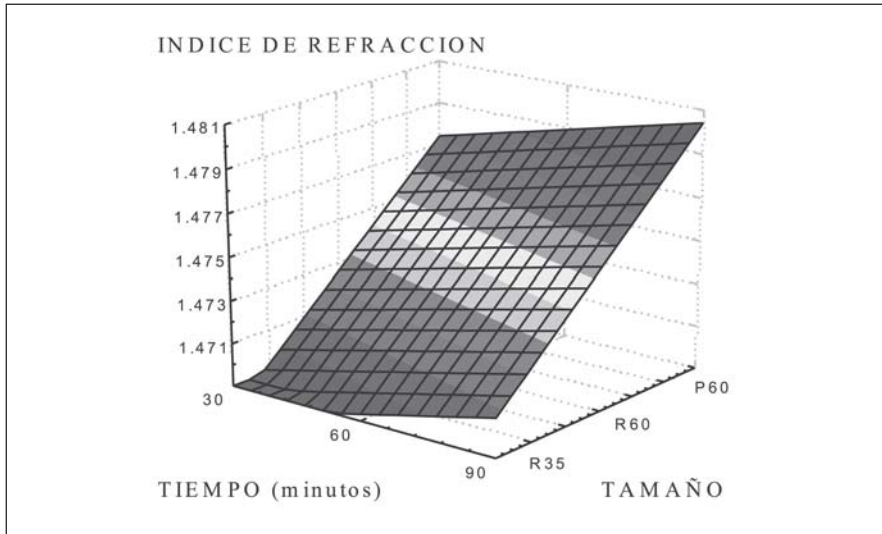


Figura 8: Superficie de respuesta de las variaciones del índice de refracción en función del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación por arrastre de vapor.

parte, el aumento del índice de refracción con respecto al tamaño de partícula se debe a que en partículas más grandes se presentan más compuestos extractivos con relación a las partículas pequeñas, debido a que estas últimas pierden algunos compuestos durante la preparación de la materia prima. La superficie de respuesta de las variaciones del índice de refracción, en función de las variaciones del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación con agua, se muestra en la Figura 9.

La ecuación de regresión para el índice de refracción en función de las variables es:

$$\text{Índice de refracción} = 1.479 - 0.0077 * \text{Tamaño} + 0.0018 * \text{Tiempo} + 0.0057 * \text{Tamaño}^2$$

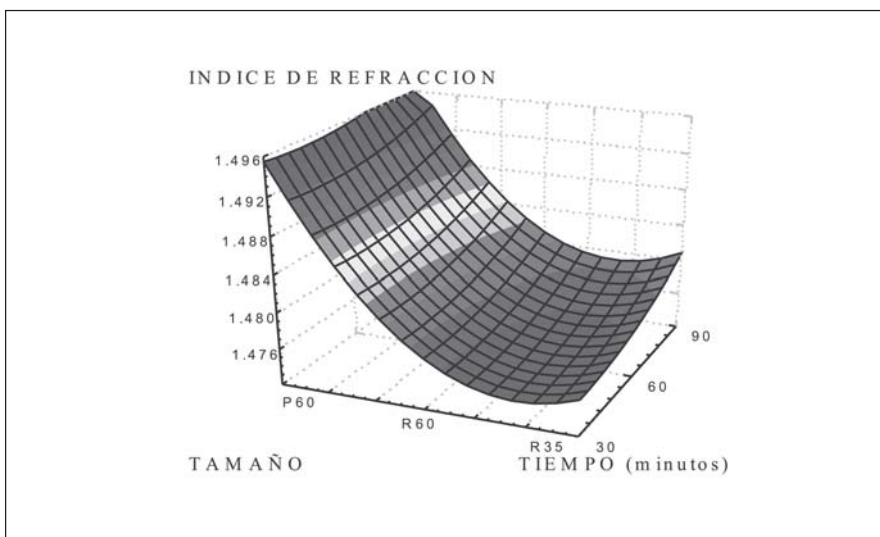


Figura 9: Superficie de respuesta de las variaciones del índice de refracción en función del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación con agua.

El análisis estadístico con un coeficiente de regresión de 94.9 % indica que existe una relación cuadrática altamente significativa del tamaño de partícula y tiempo de destilación, respecto al índice de refracción; siendo el tamaño de partícula el factor que más influye, ya que el índice de refracción presenta mayor variación con el tamaño de partícula que con el tiempo de destilación.

Las relaciones del tamaño de partícula y del tiempo de destilación con el índice de refracción son directas; es decir, a mayor tamaño de partícula y tiempo de destilación, el índice de refracción también es mayor. Como en el método anterior, el aumento del índice de refracción con respecto al tiempo de destilación se debe a que conforme progresa la destilación van destilándose compuestos con estructuras moleculares diferentes («compuestos de cadena larga»). El aumento del índice de refracción con relación al tamaño de partícula se debe a que las partículas más grandes presentan más extractivos que las partículas pequeñas, debido a que estas últimas perdieron algunos compuestos durante el proceso de astillado.

3.4 Índice de acidez del aceite esencial

En la Figura 10 se observan los valores del índice de acidez obtenidos para ambos métodos de destilación.

El índice de acidez promedio obtenido por destilación con arrastre de vapor es menor que el obtenido por destilación con agua; con valores de 7315 y 8457, respectivamente. El índice de acidez obtenido por destilación con agua es mayor debido a que el contacto del agua con los extractivos, produce acidificación en ellos, por oxidación o hidrólisis, elevando de esta manera los valores de acidez. Al respecto, Matissek et al. (1992) señala que valores de índice de acidez entre 1 y 10 corresponden a aceites y grasas no refinados; los obtenidos para el «palo rosa» se encuentran entre estos valores, lo cual indica que se trata de un aceite no refinado, señalándonos que para consumo humano tiene que refinarse. Los valores de estos aceites fluctúan entre 0.2 y 1.

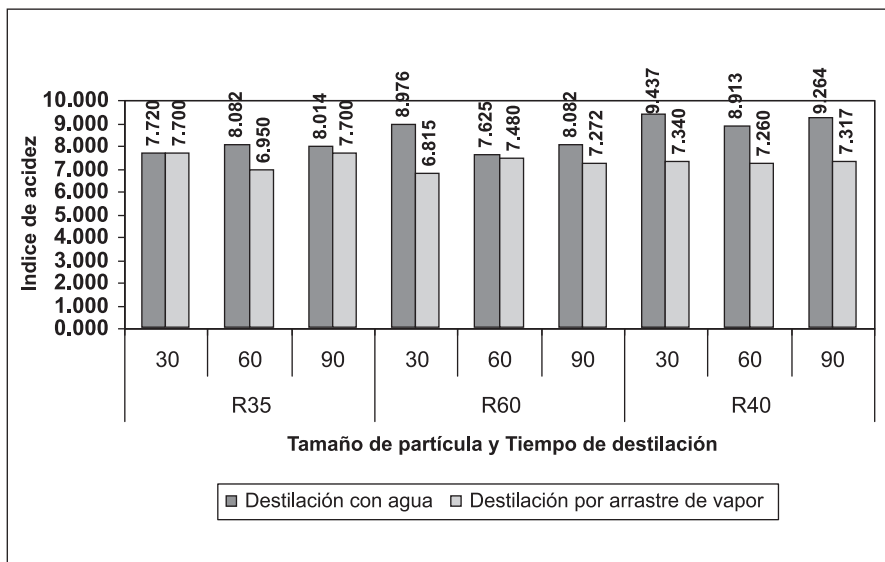


Figura 10: Índices de acidez obtenidos en las destilaciones con agua y por arrastre de vapor.

La superficie de respuesta de las variaciones del índice de acidez, en función de las variaciones del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación con agua, se muestra en la Figura 11.

La ecuación de regresión para el índice de acidez en función de las variables es:

$$\text{Índice de acidez} = 8,457 - 0,633 * \text{Tamaño}$$

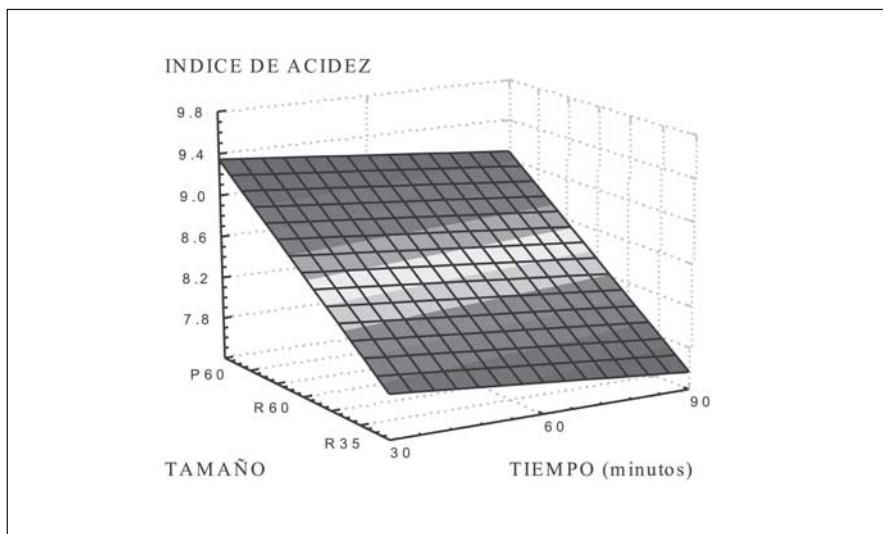


Figura 11: Superficie de respuesta de las variaciones del índice de acidez en función del tiempo de destilación y tamaño de partícula en la destilación con agua.

El análisis estadístico con un coeficiente de regresión de 58% indica que existe una relación significativa lineal e indirecta entre el índice de acidez y el tamaño de partícula; es decir, a menor tamaño de partícula se presenta un mayor índice de acidez. El aumento de acidez conforme disminuye el tamaño de partícula se debe a que partículas de menor tamaño durante el tiempo de almacenaje, antes de la destilación, tienen mayor superficie de contacto con el medio ambiente y en menor grado las partículas de mayor tamaño, lo que probablemente pudo acidificar ciertos componentes del aceite esencial y/u otros extractivos presentes en ellas.

3.5 Análisis químicos mediante cromatografía de gases-masa (CG-MS)

Los principales compuestos identificados mediante la cromatografía de gases-masa (CG-MS) del aceite esencial de «palo rosa», obtenidos con destilación por arrastre de vapor, y por agua, se indican en el Cuadro 5. En ambos análisis se puede observar que los principales componentes del aceite esencial de «palo rosa» son el linalol, y el alpha-terpinolene; los porcentajes hallados en el aceite esencial obtenido por destilación con vapor de agua para el linalol y alfa – terpinolene fueron de 31.39 % y 11.53 %, respectivamente. Mientras que en el aceite esencial obtenido por destilación con agua, el porcentaje de linalol fue de 23.70 % y de alfa – terpinolene 12.01 %.

En ambos casos, se puede observar que han destilado los componentes del aceite esencial de «palo rosa», así como otros compuestos más pesados como son los ácidos grasos, los cuales fueron extraídos debido a la solubilización que presentaron los extractivos en la destilación por arrastre de vapor, y también por efecto de hidrólisis y/u oxidaciones ocurridas en la destilación con agua.

Se puede observar que el tiempo de retención tiende a presentar una relación directa con el peso molecular de los compuestos; es decir, a mayor tiempo de retención mayor será el peso molecular de los componentes. Un caso especial se presenta en el componente gamma epoxi – elemene, con un alto tiempo de retención a pesar de su bajo peso molecular. Es probable que este caso particular se deba a que al estar fuertemente ligado a otro componente con alto peso molecular arroje valores con mayores tiempos de retención.

El linalol es el principal compuesto encontrado mediante la cromatografía a gases-masa (CG-MS), coincidiendo con los estudios realizados por Watson (1985), Estrella (1958), Centro de Comercio Internacional (1986), Guenther (1950) y Pabón (1982), quienes reportan en promedio valores de 80 % frente a lo encontrado en la presente investigación de 31.39 %. Este bajo valor es probable que se deba al tiempo que el aceite esencial estuvo almacenado antes de realizarse el análisis. Otros factores que pudieron influir pueden ser: las condiciones

Cuadro 5: Componentes químicos del aceite esencial de “palo rosa” por Cromatografía de Gases-Masa (CG-MS)

Tiempo retención (min)	Compuesto	Peso molecular	Formula	%	
				Agua	Vapor
6.47	Linalol	154	C ₁₀ H ₁₈ O	23.70	31.39
10.13	Alpha – terpinolene	136	C ₁₀ H ₁₆	12.01	11.53
12.82	Aromandrene 2	204	C ₁₅ H ₂₄	1.20	1.03
12.89	Aromandrene	204	C ₁₅ H ₂₄	1.01	0.99
13.75	(-)-caryophyllene oxide	220	C ₁₅ H ₂₄ O	8.38	6.41
15.67	1 – deoxycepsidol	220	C ₁₅ H ₂₄ O	4.16	4.22
15.91	Beta – costol	220	C ₁₅ H ₂₄ O	11.21	10.16
17.24	Acido tetradecanoico	220	C ₁₄ H ₂₈ O ₂	1.03	0.98
18.82	Acido hexadecanoico	256	C ₁₆ H ₃₂ O ₂	18.26	16.86
19.69	Acido heptadecanoico	270	C ₁₇ H ₃₄ O ₂	5.02	4.97
23.67	Dibutyl/of decanedioic acid	314	C ₁₈ H ₃₄ O ₄	1.02	0.98
27.37	Endecano 3,4 dimethyl ftalato	184	C ₁₃ H ₂₈	3.30	3.29
31.52	Choleste 4,6 – dien 3 ol	384	C ₂₇ H ₄₄ O	2.44	2.41
31.94	Gamma – epoxi – elemene	220	C ₁₅ H ₂₄ O	6.20	4.78

ambientales a las que estuvo expuesto el árbol antes de su volteo o después de éste, la edad del árbol al momento de su volteo, el tiempo que permaneció después de su volteo y antes de ser sometido a la destilación, parte del árbol de donde se sacó la materia prima, y también los procesos o características del equipo utilizado en la obtención del aceite esencial. Este último factor se hace evidente si se comparan los porcentajes de linalol obtenidos en ambos métodos; se puede ver que en la destilación por arrastre de vapor se obtuvo un aceite esencial de mayor pureza en comparación con el aceite esencial obtenido mediante la destilación con agua, con porcentajes de 31.39 % y 23.70 %, respectivamente.

4. CONCLUSIONES

- El rendimiento de aceite esencial fue mayor en la destilación con agua; sin embargo, en la destilación por arrastre de vapor se obtuvo un aceite de mayor calidad, reflejado en los valores de densidad, índice de refracción e índice de acidez.
- En la destilación por arrastre de vapor, el rendimiento disminuye al reducir el tamaño de la partícula, mientras que en la destilación con agua el rendimiento disminuye al bajar el tiempo de destilación.
- La densidad del aceite esencial, obtenido por ambos métodos de destilación, aumenta conforme aumenta el tamaño de la partícula y el tiempo de destilación.
- El índice de refracción, obtenido por ambos métodos de destilación, aumenta conforme disminuye el tamaño de la partícula y aumenta el tiempo de destilación.
- En la destilación con agua el índice de acidez aumenta conforme va disminuyendo el tamaño de partícula.
- Se identificó al linalol, como componente principal del aceite de «palo rosa», con valores de 31.4 y 23.7 % para la destilación por arrastre de vapor y agua, respectivamente.

5. BIBLIOGRAFÍA

- BROWN, E.; ISLIP, T. 1954. Stills for Essential Oils. Memorandum prepared at the Colonial Products Advisory Bureau (Plant and Animal) with the co-operation of the Bureau's Consultative Committee on Essential Oils. Vol. III N°4. Inglaterra. 287-319 p.
- CENTRO DE COMERCIO INTERNACIONAL UNCTAD/GATT. 1986. Aceites Esenciales y Oleorresinas: Estudio de Distintos Productores y de Mercados Importantes. Ginebra, Suiza. 222 p.
- ESTRELLA, H. 1958. Proyecto para la Instalación de una Planta de Destilación al Vapor del Palo rosa en la Ciudad de Iquitos. Tesis para optar el título de Ingeniero Químico. Facultad de Química, Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú.
- GLOBAL TREE CAMPAIGN. 2002. Página Web. World Conservation Monitoring Center. http://www.unep-wcmc.org/trees/trade/ani_ros.htm
- GONZALES, E. 2000. Industrias con Productos Diferentes a la Madera. Copias del curso. Fac. Cc. Forestales, Universidad Agraria La Molina, Lima, Perú. 20 p.
- GUENTHER, E. 1950. The Essential Oils. D. Von Nostrand Company, Inc. Princeton. New Yersey. New York, USA. 752 p.
- MATISSEK, R.; SCHNEPEL, F.; STEINER, G. 1992. Análisis de los Alimentos. Fundamentos – Métodos – Aplicaciones. Ed. ACRIBIA, S.A. Zaragoza, España. 416 p.
- MEHLENBACHER, V. 1979. Enciclopedia de la Química Industrial – Tomo 6. Análisis de Grasas y Aceites. Ed. URMO. Bilbao, España. 637 p.
- PABÓN, M. 1982. Agrosilvicultura para la Amazonía. Revista Colombia Amazónica Vol. N°1 Dic. 1982. Bogotá, Colombia. 32 – 54 p.
- PATRÓN, A. 1959. Obtención del Aceite Esencial de Palo rosa. Tesis para optar el título de Químico. Facultad de Química – Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Lima, Perú. 32 p.
- PEDROSO, L. 1986. Primer Simposio do Tropico Umido - Flora e Floresta. Vol. II. Silvicultura do Pau-rosa. Brasil, 493 p.
- PERALTA, V. 1988. Aceites Esenciales: Extracción, Análisis y su Potencialidad en la Industria. Tesis para optar el título de Licenciado en Química. Facultad de Ciencias e Ingeniería de la Pontificia Universidad Católica del Perú. Lima, Perú. 104 p.
- SAMPAIO, P. 1993. Rosewood (*Aniba duckei*, Lauraceae). Income Generating Forest and Conservation in Amazonia. Clay, J. W.; Clement, C. R. FAO. Roma. 228 p.
- WATSON, E. 1985. Cultivos Tropicales Adaptados a la Selva Alta Peruana, particularmente al Alto Huallaga. Edición Fondo del Libro, Banco Agrario del Perú. Lima, Perú.

COLECCIÓN Y EVALUACIÓN DE GERMOPLASMA DE (*Mauritia flexuosa* L. F.) AGUAJE EN LA AMAZONÍA PERUANA

COLLECTION AND EVALUATION OF AGUAJE (*Mauritia flexuosa* L. F.) GERMPLASM IN THE PERUVIAN AMAZON

Agustín Gonzales Coral¹, Anita R. Jarama Vilcarrromero², Golberth Chuquival Tuesta², Ruby Vargas Isla²

RESUMEN

El Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) ha iniciado un programa de mejoramiento genético de *Mauritia flexuosa* L. f. aguaje, mediante colecciones de germoplasma, en el departamento de Loreto, entre los años 1999 y 2001. Se colectaron 30 entradas en poblaciones naturales, chacras de agricultores, y huertos familiares, en los distritos de Sapuena y Jenaro Herrera (Requena), Parinari (Loreto), Lagunas (Alto Amazonas), Santa María, San Juan, Punchana, Indiana e Iquitos (Maynas). Los registros de las colecciones se realizaron con el uso de descriptores de pasaporte propuesto por el descriptor de frutas tropicales.

El banco de germoplasma cuenta con 30 introducciones, con 33 individuos cada uno, y está situado en el Centro de Investigaciones Allpahuayo, del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), localizada entre los km 25.5 y 28.5 de la carretera Iquitos - Nauta.

En la evaluación de infrutescencias se encontraron los valores promedios de: longitud de pedúnculo 94 cm, longitud de raquis 186 cm, número de raquillas 40, longitud de raquillas 89 cm, frutos por raquillas 14 y frutos por racimo 548.

Respecto a descriptores de los frutos se encontraron valores promedio de: largo de fruto 5.37 cm y ancho 3.90 cm, largo de semilla 4.00 cm y ancho 2.91 cm, peso del fruto 59.68 g, peso de semilla 27.32 g, peso de cáscara 11.15 g, peso de pulpa 15.55 g, peso de episperma 4.70 g. La composición porcentual de frutos fue: semilla 46.29 %, pulpa 26.41 %, cáscara 19.27 % y epispermo 7.91 %.

Palabras clave: *Mauritia flexuosa*, aguaje, germoplasma, evaluación, conservación, Amazonía peruana, Allpahuayo.

ABSTRACT

The Peruvian Amazonia Research Institute (IIAP) has launched a genetically improvement program for *Mauritia flexuosa* L.f. aguaje, by implementing germplasm collections in the Loreto region between the years 1999 to 2001. Thirty registers were collected from several places: natural populations, farmhouses, and family-owned arboretum. The collections took place in the districts of Sapuena, Jenaro Herrera (Requena); Parinari (Loreto); Lagunas (Alto Amazonas); Santa María, San Juan, Punchana, Indiana e Iquitos (Maynas). Passport descriptors, as proposed by the tropical fruit descriptor, were used during the collection.

The germplasm bank has 30 introductions, each introduction has 33 specimens. This bank is located in the Allpahuayo Research Centre, operated by the Peruvian Amazonia Research Institute, located between the km 22.5 and 28.5 on the Iquitos-Nauta highway.

1 Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, Programa de Biodiversidad. Correo electrónico: agonzales@iiap.org.pe

2 Universidad Nacional de la Amazonía Peruana - UNAP, Facultad de Agronomía, Iquitos, Perú.

During the evaluation of the infructescence the following average values, were found: peduncle length of 94cm, rachis length of 186 cm, 40 rachille, rachille lengths of 89 cm, fruits per rachille 14 and fruits per cluster 548.

For the fruit descriptors, average values found were: fruit length 5.37 cm and width 3.90 cm; seed length 4.00 cm and width 2.91 cm; fruit weight 59.68 g; seed weight 27.32 g; skin weight 11.15g; pulp weight 15.55g; episperm weight 4.70g. The percentage fruit composition for the fruits were: seed 46.29%, pulp 26.41%, skin 19.27% and episperm 7.91%.

Keywords: Aguaje, *Mauritia flexuosa*, germplasm, evaluation, conservation, peruvian Amazonia, Allpahuayo.

1. INTRODUCCIÓN

Una de las fuentes alimenticias más valiosas en la Amazonía la constituyen las palmeras, que son consideradas como el grupo de plantas de mayor importancia y abundancia en el geotrópico. Entre ellas el aguaje (*Mauritia flexuosa* L.f.) es la palmera, con mayor significación económica en la Región Loreto, la cual es intensamente explotada al estado natural (Valdivia, 1995). Su aprovechamiento inadecuado mediante la tala de la planta es perjudicial para el ecosistema, pues carece de sostenibilidad y tiene un impacto marcadamente negativo en los bosques, la gente y la fauna de la región (Penn, 1999).

Las posibilidades de uso de este fruto son diversas. Entre las más importantes tenemos: como alimento fresco, para la extracción de aceites y elaboración de harina. Otras partes de la planta también son aprovechadas como materiales de construcción, crisneas para techos, fibras, combustible, producción de larvas de *Rynchosphorus palmarum* (Curculionidae) conocida como suri y consumida por la población local, herramientas, medicina, bebidas, licores, entre otros (Padoch, 1986) (Mejía, 1986) (Penn, 1999).

Similar importancia tiene este fruto para la fauna neotropical, ya que es un recurso alimenticio principal para los ungulados terrestres amazónicos, tales como el tapir o sachavaca (*Tapirus terrestris*) y el sajino de collar blanco (*Tayassu pecarie*), considerados como los principales animales de caza de la Amazonía. No obstante, la tala de la planta para la cosecha del fruto reduce considerablemente el sustento de estos animales, que se ven forzados a emigrar como resultado de la escasez de alimento (Penn, 1999). Las investigaciones relacionadas al tema señalan que estos ungulados se encuentran con mayor frecuencia en los bosques donde existe el aguaje. Los ungulados desempeñan una función importante en la propagación de esta palmera, ya que por medio de sus escupitajos dispersan semillas (Valdivia, 1995).

La potencial importancia industrial del aguaje deriva de sus buenas características organolépticas y de su composición química rica en oligoelementos y vitaminas. Por otro lado, este fruto ostenta cifras importantes en las estadísticas de consumo, y su venta proporciona estimables ingresos para cientos de hogares de Iquitos (Domínguez, 1985).

Antes de su **explotación** destructiva, las vastas áreas de rodales naturales de aguaje podrían haber aportado un gran suministro de frutos para el mercado; sin embargo, la especie por su condición de planta dioica y de porte alto, trepar el estípite de las plantas hembras resulta difícil y hasta peligroso, razón por la cual el tronco es cortado para obtener los racimos (Penn, 1999). Debido a esto, el número de árboles hembras se ha reducido enormemente, teniendo preponderancia de plantas masculinas en la mayor parte de aguajales cerca de Iquitos y aun en lugares relativamente aislados.

La urgente necesidad de un manejo sostenible del aguaje en la Amazonía peruana ha recibido considerables atenciones en las últimas dos décadas, y las instituciones relacionadas con la investigación han establecido plantaciones de aguaje en Loreto.

La plaga más importante parece ser la *Eupalamides cyparissias*, cuyas larvas atacan al pedúnculo, caquis, raquillas, peciolo y raramente al estípite. La actividad de la larva es reconocida externamente por la presencia de excreciones cerca de los orificios de alimentación y por las secreciones gomosas emitidas por la planta como una

respuesta fisiológica al ataque. Esta larva produce orificios sinuosos que causan la senescencia de la parte reproductiva, y la pérdida de flores y frutos (Delgado & Couturier, 2003).

La colección, conservación, caracterización, selección y propagación de germoplasma pretende la conservación del recurso y la obtención de ecotipos seleccionados, para manejo de futuras plantaciones, lo que permitirá diversificar la producción y disminuir la presión sobre las poblaciones naturales de la especie.

2. MATERIAL Y MÉTODO

Las colecciones se llevaron a cabo en el departamento de Loreto, cuencas de los ríos Marañón, Nanay, Ucayali, Itaya, Huallaga y lugares aledaños a la ciudad de Iquitos.

Las fuentes de colección fueron poblaciones naturales (aguajales), chacras y huertos de agricultores. Se recolectaron directamente de las plantas matrices, frutos y semillas, que nos permitan tener la cantidad de plantas para el banco ex situ, así como para el registro de mediciones biométricas. La documentación de cada muestra fue registrada en las fichas pasaporte (CIRF- FAO, EMBRAPA, INIA).

Los registros biométricos fueron tomados en el momento de la colecta del fruto, e incluyó los parámetros: longitud del pedúnculo, longitud del raquis, número de raquillas, longitud de raquillas y número de frutos por raquilla. Posteriormente se realizaron las mediciones y pesadas de los frutos (largo y ancho de fruto, largo y ancho de las semillas y composición porcentual de los frutos).

Para la instalación del germoplasma, se ubicó un área en el Centro de Investigaciones Allpahuayo del Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana, situada a la margen derecha de la carretera Iquitos – Nauta, entre los km 25.8 y 28.8.

Se prepararon camas almacigueras de aproximadamente 10 x 1 m, donde se removió la tierra y se mezcló con materia orgánica de bosque. Las semillas fueron colocadas a distanciamientos de 10 x 10 cm y tapados ligeramente con el sustrato original.

Posteriormente, se preparó un sustrato con materia orgánica vegetal y tierra negra en proporción 1:1, el que se llenó en bolsas de color negro con aproximadamente 2 kg del sustrato, donde se colocaron las plántulas entre 5 a 10 cm de altura después de 3 ó 5 días de emergencia, y allí se mantuvieron por espacio de 60 días.

Para el control de germinación, se registraron: fecha de siembra, número de semillas sembradas, fecha de inicio de germinación, tipo de germinación, número de semillas germinadas, fecha de término de germinación y porcentaje de germinación.

El banco de germoplasma ex situ se instaló en un área de 3 ha, con aproximadamente 6 años de recuperación; se desbrozó toda la vegetación herbácea y arbustiva, dejando temporalmente los árboles mayores de 20 cm de DAP. El diseño de la plantación es de 3 plantas en triángulo de 2 m, con distancia entre triángulos de 8 m con un total de 33 muestras por muestra.

Se realizaron hoyos de 30 x 30 x 30 cm, poniendo en el interior materia orgánica vegetal y luego se colocaron las plantas, previa retirada de la bolsa negra.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se colectaron hasta 30 entradas, (frutos, semillas y plántulas); las fuentes de colección fueron poblaciones naturales y huertos caseros, fuentes importantes para colecta de germoplasma vegetal (Hawkes, 1976 y Ford - Lloyd & Jackson, 1986), correspondiendo a 23 localidades, 11 distritos, 4 provincias en el departamento de Loreto, Perú. (Anexo 1).

El banco ex situ situado a la margen derecha de la carretera Iquitos – Nauta, km 25.8, cuenta con 30 accesiones (Chiringa, Juana, Tacshacocho, Shuyal, Samito, Yarina, Shiriara, Itaya 1, Itaya 2, Bagazán, Santo Tomás, Santa Rosa, Quistococha 5, Quistococha 1, Santa Clara, Varillal, Quistococha 4, Quistococha 3, INIA Iquitos, Quistococha 2, Mazán 1 – 2, Indiana 1, Lagunas 1, Jenaro Herrera, IIAP Central, Lagunas 2, Lagunas 3 – 4, Nauta-1, Olaya-1, y San Jorge-1).

El registro inicial de las colecciones se realizó en fichas pasaportes (Machado & Barbosa 1996) con 27 descriptores: nombre científico, familia, nombre común, colector, N° colector, fecha, material colectado, hábito de crecimiento, color fruto, interés económico, lugar colección, tipo de suelo, relieve, frecuencia relativa, país, departamento, provincia, distrito, latitud, longitud, localidad, código del acceso, y otras observaciones.

Los valores promedio de los descriptores obtenidos de 13 colecciones fueron: en racimos, longitud de pedúnculo 94 cm (56-120), Villachica (1996), reporta la longitud del pedúnculo entre 60 y 100 cm. Longitud de raquis 186 cm (154-280), para Villachica (1996) entre 70 y 140 cm. La medida promedio del racimo es de 280 cm, encontrándose entre los 200 y 300 cm (Flores, 1997). Número de raquillas 40 (26-48); longitud de raquillas 89 cm (69-115); frutos por raquillas 14 (5-41); frutos por racimo 548 (216-1640) (Anexo 2).

Las evaluaciones de 21 ecotipos con 25 frutos cada uno, dieron los siguientes promedios: El peso promedio del fruto es de 58.08 g (29.20-93.64), valores cercanos a Flores (1997). El peso de la semilla 27.32 g (13.03-43.24); peso de la cáscara 11.15 g, (4.05-17.41); peso de pulpa 15.55 g (6.62-29.92); peso de episperma 4.70 g (13.04-2.42).

El largo de frutos en promedio fue 5.37 cm (7.32-3.68) y ancho 3.90 cm (4.88-2.53), registros aproximados a FAO/CATIE (1983), Flores (1997), Villachica (1996), con longitudes que van entre 5 a 7 cm de largo y 4 a 5 cm. El ANVA, el carácter largo de fruto muestra alta significancia ($f_c = 599.50$), coeficiente de variabilidad (C.V. = 1.42). Para el carácter ancho de fruto muestra alta significancia estadística ($f_c = 249.71$), y coeficiente de variabilidad (C.V. 1.42) (Anexo 3).

Largo de semillas 4,00 cm (5.21-2.87) y ancho 2.91 cm, (3.60 – 2.39). Se determinó alta significancia estadística para el descriptor largo de semilla ($f_c = 147.49$), con C. V. = 2.37. Igualmente, para el carácter ancho de semilla la significancia estadística fue alta ($f_c = 68.44$), C. V. = 2.49 (Anexo 3).

La composición porcentual de los frutos fue: semilla 46.29 % del peso del fruto (56.03-39.97), cercano a los reportes de Flores (1997), que reporta porcentajes de semilla con relación al fruto entre 40 y 44.50 %; pulpa, 26.41 % (31.91-18.38), reportes de Villachica (1996), el mesocarpio corresponde entre 12 y el 13 % del fruto, mientras que Flores (1997) menciona que el mesocarpio corresponde al 10 – 21 % del fruto. La cáscara, 19.27 % (24.53-11.40); el epispermo, 7.91 % (15.04-4.57), resultados muy cercanos a los reportados por FAO/CATIE, 1983. (Figura 1 y Anexo 4).

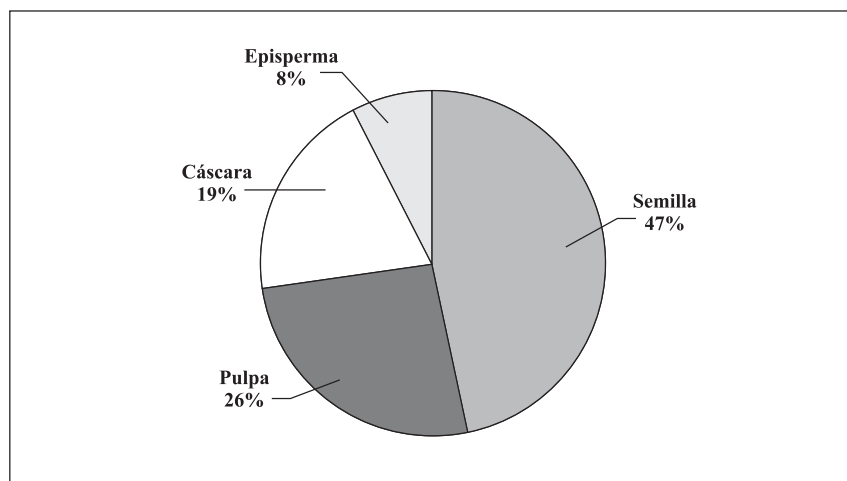


Figura 1. Composición porcentual del fruto de aguaje

Las semillas tuvieron una germinación muy variada e hipogea, encontrándose entre los ecotipos evaluados el inicio de la germinación en promedio de 62.95 días (40-94), con porcentajes de germinación que van desde 9.09 % hasta 88.18 % Geilfus (1994) registró el inicio de la germinación a los 82 días, alcanzando a los 101 días, 40 % de germinación. En Manaus (Brasil) semillas procedentes de frutos que contenían una semilla, a los 92 días germinaron el 48% y a los 120 días finales germinaron el 52% . En semillas procedentes de frutos que contenían 2 semillas, a los 55 días germinó el 41%. Y entre 120 a 150 días finales de germinación, 64%. (Anexo 5).

4. AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su sincero agradecimiento a los especialistas del IIAP: Kember Mejía, Mario Pinedo y César Delgado por las revisiones y sugerencias al presente trabajo.

5. BIBLIOGRAFÍA

- DELGADO, C; COUTURIER, G. 2003. Relationship between *Mauritia flexuosa* y Eupalamides cyparissias in the Peruvian Amazon. Palms 47(2):104-106.
- DOMÍNGUEZ, A. 1995. Ensayos de procesamiento de pijuayo y aguaje. IIAP. Iquitos, Perú 26 p.
- FAO/CATIE. 1983. Situación actual de la investigación y desarrollo en palmeras poco conocidas. Informes por especies y países. *Mauritia* In: Palmeras poco utilizadas de América Tropical, Turrialba, Costa Rica.
- FLORES P. S. 1997. Cultivos de frutales nativos amazónicos, manual para el extensionista. TCA, p. 7-13
- FORD-LLOYD, B.; JACKSON, M. 1986. Plant Genetic resources. An introduction to their conservation and use. London: Edward Arnold. 146 p.
- GEILFUS, F. 1994. El árbol al servicio del agricultor. Manual de Agroforestería para el desarrollo rural. Vol. 2 Guía de especies. Enda-Caribe. CATIE.
- HAWKES, J. 1976. Manual for field collectors: seed crop. Rome. FAO. 34 p.
- MACHADO, T. W.B., BARBOSA, C.T. 1996. Coleta de Germoplasma Vegetal: Teoria e Prática. EMBRAPA. CENARGEN. Brasilia – DF – Brasil. 83 p.
- MEJÍA, K. 1986. Utilization of Palms in Eleven Mestizo Villages of the Peruvian Amazon (Ucayali River, Department of Loreto). Advances in Economic Botany 6: 130-136.
- PADOCH, C. 1986. Aguaje (*Mauritia flexuosa* L.f) in the economy of Iquitos, Perú.. Advances in Economic Botany 6: 214-224.
- PENN, J. W. 1999. The aguaje (*Mauritia flexuosa* L.f.) : examining role as an agroforestry species in a community conservation project. Gainesville, FL, University of Florida, 1999. 184 p. ilus, tab.
- VALDIVIA, I. G. 1995. Variación de la densidad poblacional de *Mauritia flexuosa* L.f. aguaje, según asociación florística en la quebrada Yanayacu - río Marañón. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, Iquitos, Perú. 73 p.
- VILLACHICA, H. 1996. Frutales y hortalizas promisorias de la Amazonía SPTTCA, N° 44. Lima, Perú.

Anexo 1. Colección de *Mauritia flexuosa* L. f, aguaje, en el departamento de Loreto

Nº	Población	Georeferenciación	Distrito	Provincia	F. de S.
01	Chiringa	04°34'40" y 74°27'09"	Parinari	Loreto	10/2000
02	Juana	04°34'40" y 74°27'09"	Parinari	Loreto	10/2000
03	Tacshacochoa	04°52'46" y 74°20'31"	Parinari	Loreto	10/2000
04	Shuyal	04°34'40" y 74°27'09"	Parinari	Loreto	10/2000
05	Samito	03°51'56" y 73°36'43"	Santa María	Maynas	10/2000
06	Yarina	03°51'38" y 73°35'03"	Santa María	Maynas	10/2000
07	Shiriara	73°35'03" y 73°29'45"	Santa María	Maynas	10/2000
08	Itaya 1	04°14'50" y 73°32'59"	San Juan	Maynas	09/2001
09	Itaya 2	04°14'50" y 73°32'59"	San Juan	Maynas	09/2001
10	Bagazán	04°43'31" y 73°32'01"	Sapuenta	Requena	10/2001
11	Santo Tomás	03°47'30" y 73°18'03"	San Juan	Maynas	10/2001
12	Santa Rosa	04°58'36" y 73°46'15"	Requena	Requena	10/2001
13	Quistococha 5	03°47'30" y 73°18'03"	San Juan	Maynas	12/2001
14	Quistococha 1	03°48'54" y 73°19'17"	San Juan	Maynas	12/2001
15	Santa Clara	03°46'32" y 73°18'18"	San Juan	Maynas	12/2001
16	Varillal	03°47'30" y 73°18'03"	San Juan	Maynas	12/2001
17	Quistococha 4	03°48'50" y 73°19'08"	San Juan	Maynas	12/2001
18	Quistococha 3	03°48'45" y 73°29'53"	San Juan	Maynas	12/2001
19	INIA		San Juan	Maynas	12/2001
20	Quistococha 2	03°48'45" y 73°29'53"	San Juan	Maynas	12/2001
21	Mazán 1 – 2	03°29'34" y 73°05'12"	Punchana	Maynas	12/2001
22	Indiana 1	03°29'57" y 73°02'44"	Indiana	Maynas	12/2001
23	Lagunas 1	05°12'32" y 75°39'43"	Lagunas	Alto Amazonas	12/2001
24	J. Herrera	04°54'04" y 73°40'13"	J. Herrera	Requena	11/2002
25	IIAP (Central)	03°45'59" y 73°16'30"	Iquitos	Maynas	11/2002
26	Lagunas 2	03°45'59" y 73°16'30"	Lagunas	Alto Amazonas	11/2002
27	Lagunas 3 – 4	05°12'32" y 75°39'43"	Lagunas	Alto Amazonas	11/2002
28	Nauta-1	04°30'07" y 73°35'17"	Nauta	Loreto	01/2003
29	Olaya-1	04°34'30" y 73°44'26"	Nauta	Loreto	01/2003
30	San Jorge-1	04°34'26" y 73°43'39"	Nauta	Loreto	01/2003

Anexo 2. Biometría de racimos de aguajes

Colección	Nº de racimos planta	Longitud pedúnculo cm	Longitud raquis cm	Nº de raquillas	Longitud raquillas cm	Frutos por raquillas	Frutos por racimos	kg frutos racimos	kg pulpa racimos
Quistococha 1	5.00	102.00	156.00	26.00	83.00	14.00	364.00	19.29	5.20
Santo Tomás	4.00	88.00	160.00	40.00	104.00	41.00	1640.00	86.92	23.42
Santa Clara	3.00	56.00	180.00	39.00	91.00	13.00	507.00	26.87	7.24
Varillal	3.00	80.00	162.00	36.00	101.00	10.00	360.00	19.08	5.14
Quistococha 2	3.00	103.00	181.00	40.00	76.00	12.00	480.00	25.44	6.85
Quistococha 3	6.00	114.00	154.00	41.00	115.00	27.00	1107.00	58.67	15.81
Quistococha 4	4.00	111.00	160.00	40.00	69.00	7.00	280.00	14.84	4.00
Quistococha 5	3.00	93.00	170.00	36.00	73.00	6.00	216.00	11.45	3.08
Mazán 1	3.00	100.00	280.00	44.00	75.00	5.00	220.00	11.66	3.14
Mazán 2	4.00	91.00	197.00	48.00	84.00	9.00	432.00	22.90	6.17
Indiana	6.00	70.00	190.00	48.00	84.00	6.00	288.00	15.26	4.11
Jenaro Herrera	5.00	120.00	240.00	38.00	115.00	18.00	684.00	36.25	9.77
IIAP	8.00	69.00	214.00	54.00	84.00	17.00	918.00	48.65	13.11
Sumatoria	57.00	1197.00	2444.00	530.00	1154.00	185.00	7496.00	397.29	107.04
Máximo	8.00	120.00	280.00	54.00	115.00	41.00	1640.00	86.92	23.42
Promedio	4.38	92.08	188.00	40.77	88.77	14.23	576.62	30.56	8.23
Mínimo	3.00	56.00	154.00	26.00	69.00	5.00	216.00	11.45	3.08
DesVest	1.56	19.12	37.41	6.87	15.43	10.11	417.92	22.15	5.97
Coef.Var.	35.50	20.76	19.90	16.85	17.38	71.04	72.48	72.48	72.48

Anexo 3. Biometrías de frutos y semillas

Nº	Ecotipo	Medición (cm)			
		Largo Fruto cm	Ancho Fruto cm	Largo Semilla cm	Ancho Semilla cm
01	IIAP (Central)	6.18	4.31	4.69	3.04
02	Indiana 1	5.00	4.22	3.73	3.13
03	Itaya 1	5.43	4.13	4.19	3.26
04	Itaya 2	3.68	2.53	3.23	2.39
05	Jenaro Herrera	5.90	4.21	4.55	3.17
06	Lagunas 1	5.59	4.88	4.26	3.60
07	Mazán 1	5.20	4.00	4.15	3.04
08	Mazán 2	4.30	3.55	3.43	2.77
09	Quistococha 1	4.69	3.65	3.59	2.72
10	Quistococha 2	4.33	3.58	3.32	2.71
11	Quistococha 3	4.29	3.70	3.70	2.60
12	Quistococha 4	5.64	3.75	4.00	2.88
13	Quistococha 5	5.54	3.66	3.78	2.55
14	Samito	5.56	4.39	3.81	3.30
15	Santa Clara	6.34	3.62	4.07	2.72
16	Santa Rosa	6.62	4.18	4.87	3.03
17	Santo Tomás	4.09	3.58	2.87	2.66
18	Shiriara	5.62	4.29	4.18	3.18
19	Varillal	7.32	3.73	5.21	2.65
20	Yarina	6.15	3.95	4.27	2.86
	Máximo	7.32	4.88	5.21	3.60
	Promedio	5.37	3.90	4.00	2.91
	Mínimo	3.68	2.53	2.87	2.39
	Des Vest	0.94	0.48	0.58	0.30
	Coef Var.	17.40	12.29	14.42	10.42

Anexo 4. Composición porcentual de 25 frutos y semillas de cada colección

N°	Colección	Componente (gr)					Porcentaje (%)			
		Frutos	Semilla	Pulpa	Cáscara	Episperma	Semilla	Pulpa	Cáscara	Episperma
01	IIAP	1827.00	767.90	565.10	385.40	108.60	42.03	30.93	21.09	5.94
02	Indiana	1513.50	661.50	375.20	371.30	105.50	43.71	24.79	24.53	6.97
03	Jenaro Herrera	1625.00	796.60	446.30	279.40	102.70	49.02	27.46	17.19	6.32
04	Lagunas 1	2103.00	989.00	525.70	399.00	189.30	47.03	25.00	18.97	9.00
05	Lagunas 2	2230.38	958.50	510.62	435.38	325.88	42.97	22.89	19.52	14.61
06	Lagunas 3	2340.70	1081.00	747.90	350.00	161.80	46.18	31.95	14.95	6.91
07	Lagunas 4	1893.42	869.74	474.47	433.03	116.18	45.93	25.06	22.87	6.14
08	Mazán 1	1323.00	713.80	398.00	150.80	60.40	53.95	30.08	11.40	4.57
09	Mazán 2	879.60	492.80	221.80	101.20	63.80	56.03	25.22	11.51	7.25
10	Quistococha 1	913.10	453.20	244.60	146.80	68.50	49.63	26.79	16.08	7.50
11	Quistococha 2	862.20	380.00	207.90	201.20	73.10	44.07	24.11	23.34	8.48
12	Quistococha 3	900.50	447.50	165.50	209.50	78.00	49.69	18.38	23.26	8.66
13	Quistococha 4	1178.00	523.50	312.60	242.20	99.70	44.44	26.54	20.56	8.46
14	Quistococha 5	1044.70	449.60	328.80	203.30	63.00	43.04	31.47	19.46	6.03
15	Samito	1441.00	662.85	417.90	288.20	72.05	46.00	29.00	20.00	5.00
16	Santa Clara	1140.50	537.40	275.70	259.50	67.90	47.12	24.17	22.75	5.95
17	Santa Rosa	2160.30	863.50	621.50	350.30	325.00	39.97	28.77	16.22	15.04
18	Santo Tomás	729.60	325.80	167.20	137.40	99.20	44.65	22.92	18.83	13.60
19	Shiriara	1407.25	699.50	311.25	281.00	115.50	49.71	22.12	19.97	8.21
20	Varillal	1566.50	670.50	440.40	360.80	94.80	42.80	28.11	23.03	6.05
21	Yarina	1407.50	652.50	407.50	270.00	77.50	46.36	28.95	19.18	5.51
	Máximo	2340.70	1081.00	747.90	435.38	325.88	56.03	31.95	24.53	15.04
	Promedio	1451.75	666.51	388.85	278.84	117.54	46.40	26.41	19.27	7.91
	Mínimo	729.60	325.80	165.50	101.20	60.40	39.97	18.38	11.40	4.57
	Des Vest	492.65	209.51	153.48	100.83	76.28	3.91	3.46	3.68	2.99
	Coef Var	33.94	31.43	39.47	36.16	64.90	8.43	13.08	19.09	37.78

Anexo 5. Evaluaciones de germinación de las colecciones

Procedencia	Fecha siembra	Semillas sembradas	Inicio de germinación	Fin de germinación	Días de germinadas	Semillas germinación	% germinación	Tipo de germinación
Samito	08-03-00	100	05-06-00	10-09-00	88	42	42.00	Hipogea
Yarina	08-03-00	100	07-06-00	10-09-00	89	33	33.00	Hipogea
Shirirara	08-03-00	100	12-06-00	10-09-00	94	38	38.00	Hipogea
Itaya 1	15-09-00	100	13-11-00	30-03-01	58	42	42.00	Hipogea
Itaya 2	15-09-00	100	13-11-00	30-03-01	58	61	61.00	Hipogea
Santo Tomás	15-05-01	170	12-07-01	26-11-01	57	126	74.12	Hipogea
Santa Rosa	01-06-01	110	31-07-01	26-11-01	60	97	88.18	Hipogea
Santa Clara	21-06-01	110	14-08-01	26-11-01	53	63	57.27	Hipogea
Quistococha 1	21-06-01	110	15-08-01	26-11-01	54	57	51.81	Hipogea
Varillal 1	10-07-01	200	07-09-01	26-11-01	57	45	22.50	Hipogea
Quistococha 2	23-07-01	105	11-09-01	26-11-01	48	54	51.43	Hipogea
Quistococha 3	23-07-01	110	03-09-01	26-11-01	40	33	30.00	Hipogea
Quistococha 4	31-07-01	80	14-09-01	26-11-01	44	44	55.00	Hipogea
Quistococha 5	31-07-01	107	17-09-01	26-11-01	47	30	28.04	Hipogea
Mazán 1	24-07-01	55	25-09-01	26-11-01	61	5	9.09	Hipogea
Mazán 2	24-07-01	55	31-09-01	26-11-01	66	39	70.91	Hipogea
Indiana 1	24-07-01	55	31-09-01	26-11-01	66	35	63.64	Hipogea
Lagunas	21/10/01	110	12-01-02	29-04-02	72	48	43.63	Hipogea
Jenaro Herrera	21/11/01	100	15-02-02	29-04-02	75	26	26.00	Hipogea
IIAP	27/11/01	125	12-02-02	29-04-02	72	62	49.60	Hipogea

CARACTERIZACIÓN BIOFÍSICA DE LOS HÁBITATS DE POBLACIONES NATURALES DE CAMU CAMU *Myrciaria dubia* (H.B.K) Mc Vaugh

BIOPHYSIC CHARACTERIZATION OF CAMU CAMU *Myrciaria dubia* (H.B.K) Mc Vaugh NATURAL POPULATIONS HABITATS

Agustín Gonzales Coral ¹

RESUMEN

Se caracterizaron poblaciones de camu camu: Supay Cocha 73° 42' 06" oeste y 04° 56' 20" sur, Sahuá Cocha 73° 42' 51" oeste y 04° 56' 44" sur, en el río Ucayali; Palmichal y Tapaje 73° 13' 35" oeste y 04° 18' 40" sur en el río Tahuayo.

Las poblaciones, en el año 1999, recibieron inundaciones entre 7.60 m a 10.30 m para el caso de Supay Cocha. Para Sahuá Cocha entre 7.50 m a 9.70 m. Palmichal entre 7.30 m y 12.10 m, y Tapaje entre 5.60 m y 11.50 m. En el año 2000, Supay Cocha recibió inundación entre 8.20 m a 8.30 m, Sahuá Cocha entre 7.20 m y 8.25 m, Palmichal entre 5.00 m a 9.00 m, y Tapaje entre 5.30 m y 5.80 m. Los suelos son predominantemente franco-arcillo-arenoso y arcillosos, con acidez muy alta, con concentraciones de nitrógeno, materia orgánica, fósforo, potasio, calcio, magnesio y potasio cambiante de mediana para alta.

La densidad de plantas por hectárea, a un metro de altura del suelo, fue desde 27800 hasta 46275 ramas; además plantas atípicas que van desde el 2657 a 12350; la producción por hectárea de 9125 a 17450 kg.

Sus registros en promedio fueron: largo 2.16 cm, diámetro 2.30 cm, peso 6.81 g, semillas por frutos 2.82, peso cáscara 1.31 g, peso semilla 1.45 g, y pulpa 4.06 g. La composición porcentual de frutos fue: cáscara 19 %, semilla 21 % y pulpa 60 %.

Palabras clave: *Myrciaria dubia*, caracterización, supay, sahuá, palmichal, tapaje, Amazonía peruana.

ABSTRACT

Populations of camu camu were characterized in: Supay Cocha (73° 42' 06" west and 04° 56' 20" South), Sahuá Cocha (73° 42' 51" west and 04° 56' 44" South), in the Ucayali river. Palmichal and Tapaje (73° 13' 35" west and 04° 18' 40" South), in the Tahuayo river. The populations in year 1999 were flooded between 7.60 m to 10.30 m in the Supay Cocha; between 7.50 m to 9.70 m in the Sahuá Cocha; in Palmichal between 7.30 m and 12.10 m; in Tapaje between 5.60 m and 11.50 m. In the year 2000, Supay Cocha flooded 8.20 m to 8.30 m; Sahuá Cocha between 7.20 m and 8.25 m; Palmichal between 5.00 m and 9.00 m; and Tapaje between 5.30 m and 5.80 m. The grounds are predominantly franc-argillaceous-sandy argillaceous, with very high acidity, concentrations of Nitrogen, Organic Matter, Phosphorus, Potassium, Calcium, Magnesium and changeable Potassium of medium for discharge. The density of plants by hectare, a meter-high from the ground, ranged from 27800 to 46275 branches. Additionally, atypical plants were from 2657 to 12350; the production by hectare was between 9125 to 17450 kg. Average values were: length 2.16 cm, diameter 2.30 cm, weight 6.81 g, seeds by fruits 2.82, weight rind 1.31 g, weight seed 1.45 g and 4.06 pulp g. The percentage composition of fruits: rind 19%, seed 21% and pulp of 60%.

Keywords: *Myrciaria dubia*, characterization, supay, sahuá, palmichal, tapaje, Peruvian amazon.

¹ Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, Programa de Biodiversidad. Correo electrónico: agonzales@iiap.org.pe

1. INTRODUCCIÓN

El uso, manejo y conservación de los recursos son actividades muy importantes para la inclusión de nuevos productos de la biodiversidad en la economía del poblador amazónico. En los años 90 la especie *Myrciaria dubia* «camu camu», toma singular importancia por la demanda en los mercados internacionales, lo que trajo como consecuencia la preocupación de muchas instituciones en realizar investigaciones orientadas a un mayor conocimiento de estas áreas y facilitar un manejo adecuado.

El gran interés por esta fruta se debe especialmente a su gran contenido de ácido ascórbico en los frutos (1230 mg/100g a 2089 mg/100 g de pulpa fresca) (Pinedo et al, 2001), característica de suma importancia en la industria local, nacional e internacional.

La conservación de la especie en su medio natural es muy valiosa, toda vez que el abastecimiento de los mercados locales, nacionales e internacionales en su gran mayoría procede de poblaciones naturales, que se encuentran a lo largo de la Amazonía; sin embargo, la sobreexplotación de la especie, por la demanda creciente de los frutos, pone en muchos casos en riesgo la conservación de la especie (BIODAMAZ, 2004).

Las observaciones periódicas que se vienen realizando año tras año indican preliminarmente la reducción progresiva de las poblaciones naturales, siendo necesaria la investigación de las causas de este fenómeno.

2. MATERIAL Y MÉTODO

Los estudios de caracterización biofísica de las poblaciones naturales de camu camu *Myrciaria dubia* (H.B.K) Mc Vaugh, se llevaron a cabo entre los años 1999 y 2000, en cuatro localidades: Supay Cocha 73° 42' 06" longitud oeste y 04° 56' 20" latitud Sur y Sahuá Cocha 73° 42' 51" longitud oeste y 04° 56' 44" latitud sur, ubicado a la margen derecha del río Ucayali a 6 km de distancia de la ciudad de Jenaro Herrera, en la provincia de Requena; Palmichal y Tapaje: 73° 13' 35" longitud oeste y 04° 18' 40" latitud Sur, ubicado a la margen derecha del río Tahuayo, a 2 km de distancia del caserío El Chino, en el distrito de Fernando Lores, provincia de Maynas, departamento de Loreto, Perú.

Las caracterizaciones de los cuerpos de agua que inundan anualmente a las poblaciones naturales, se realizaron en los meses de máxima inundación: Supay Cocha el día 24 de marzo de 1999, Sahuá Cocha el 25 de marzo, Palmichal y Tapaje el 13 de abril de 1999. En el año 2000 las mediciones se realizaron: 22 de marzo para Supay Cocha y Sahuá Cocha. El 30 de marzo para Palmichal y Tapaje, efectuándose paralelamente los muestreos de agua.

Los muestreos de los suelos donde se desarrollan los rodales naturales se llevaron a cabo en el mes de agosto de 1999 y setiembre del 2000, cuando gran parte de las poblaciones naturales se encontraban sin influencia de agua. En cada población natural se realizaron muestreos de suelos a dos profundidades: 0.01 m a 0.15 m y de 0.16 m a 0.30 m.

Las muestras de aguas y suelos fueron analizadas en los Laboratorios de Aguas y Suelos de la Facultad de Ingeniería Química de la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana.

Para el Inventario Poblacional de las poblaciones naturales, se realizaron mediciones a lo largo y ancho de los rodales naturales con la finalidad de tener una aproximación del área. Posteriormente, se ubicaron parcelas de 100 m², donde se efectuaron los conteos de ramas a un metro de altura del suelo, distribuidas en bases diamétricas de 0.1 a 2.5 cm; 2.6 a 5.0 cm y mayores de 5.1 cm, especies atípicas, entre otras.

En cada una de las parcelas ubicadas se marcaron 10 plantas por cada base diamétrica, en las que se realizaron las evaluaciones de la producción.

Al momento de la cosecha se registraron las mediciones y pesadas de los frutos, así como los cálculos de la composición porcentual del fruto.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Caracterización limnológica de las aguas de inundación y suelos de las poblaciones naturales

Niveles de Inundación. Las poblaciones naturales de camu camu anualmente reciben mayor o menor grado de inundaciones de las aguas de los ríos aledaños. Existe la posibilidad de incrementar la calidad de los suelos cuando la inundación es mayor, debido a que se produce el arrastre de materia orgánica (vegetal o animal) de las partes más altas de las cuencas, sedimentando en las partes más bajas.

- **Supay Cocha:** Los máximos niveles de inundación se registraron entre los meses de marzo y abril. Las mediciones de profundidad, en el año 1999, registraron a los alrededores entre 7.60 m, 7.70 m, 8.00 m y 7.90 m, y en la parte central de la cocha 10.30 m. En esta oportunidad se pudo observar pocas copas de las plantas que sobrepasaban el nivel de agua hasta en 60 cm. En el año 2000, los registros de niveles de inundación fluctuaron entre 8.20 m y 8.30 m.
- **Sahua Cocha:** Los máximos niveles de inundación se registraron en los meses de marzo y abril. Las mediciones de profundidad, en el año 1999, registraron en los alrededores profundidades de 7.80 m, 7.70 m, 7.80 m, 7.50 m, 7.80 m, y en la parte central de la cocha 9.70 m. Pocas plantas lograron sobrepasar estas profundidades, mostrando la parte superior de las copas hasta en 45 cm. En el año 2000, los registros de niveles de inundación se tomaron en el mes de marzo con mediciones entre 7.20 m y 8.25 m.
- **Palmichal:** Los registros de máxima inundación se realizaron en abril de 1999. Los datos registrados corresponden a mediciones en forma transversal de la margen derecha hacia la izquierda, reportando profundidades de 7.30 m, 7.50 m, 9.40 m, 12.10 m, 8.10 m, y 7.90 m. En el año 2000, los registros de niveles de inundación se tomaron el 30 de marzo con mediciones entre 5.00 m y 9.00 m.
- **Tapaje:** Los registros de las profundidades se realizaron en el mes de abril de 1999, con profundidades entre 5.60 m y 11.80 m. En el año 2000, los registros de niveles de inundación se efectuaron en el mes de marzo, con mediciones entre 5.30 m y 5.80 m.

Limnología de las aguas que inundan las poblaciones naturales

De acuerdo al Anexo 1 los parámetros limnológicos medidos y evaluados se reportan como sigue:

- **Temperatura:** La temperatura media de los cuerpos de agua entre los años 1999 y 2000 fue de 27.8 °C y 26.0 °C para Supay Cocha; 27.9 °C y 26.0 °C para Sahuja Cocha; 27.8°C y 26.50 °C para Palmichal y Tapaje; sin mayores diferencias de la temperatura tomada en el año 1982, que fue de 26 °C (Canepa, 1982). La temperatura es un factor que puede determinar que la actividad microbiana en el agua, favorezca la descomposición de la materia orgánica y sus derivados y, por consiguiente, los aportes de nutrientes al suelo, donde se desarrollan las poblaciones naturales de camu camu.
- **pH:** Los reportes registrados entre los años 1999 y 2000 para Supay Cocha fueron de 6.85 y 6.45 unidades, para Sahuja Cocha 6.95 y 6.56 unidades, y para Palmichal y Tapaje 6.85 y 6.42 unidades. Los registros superiores indica mayor cantidad de compuestos alcalinos, debido a que posiblemente esta agua recibe parte de agua de inundación, que arrastra mayores cantidades de sólidos en suspensión, los que van a sedimentarse y repercutir en la calidad de los suelos (IIAP, 1987).
- **Turbidez (FTU):** Relacionado con la cantidad de sólidos en suspensión como: calcio, magnesio, fosfatos, nitratos, nitritos, sulfatos, entre otros, que van a sedimentarse en el suelo. En el cuadro del Anexo 2 podemos observar que los registros en Supay Cocha sufren un gran descenso en el año 2000 respecto al año 1999, por el momento y la época de muestreo (3 meses después de la máxima inundación). Ocurre lo mismo en Sahuja Cocha; en Palmichal y Tapaje muestra un descenso considerable para el año 2000, resultado de la poca inundación recibida.

- **Oxígeno disuelto (mg/l):** Las concentraciones de oxígeno disuelto, observado en los dos años y en las tres poblaciones, no tuvieron mayores diferencias (Anexo 2). Esta característica es importante porque a mayor concentración la acción microbiana es mayor, acelerándose los procesos de óxido reducción, lo que va a permitir la descomposición más rápida de los desechos orgánicos en el agua.
- **Alcalinidad total (CaCO₃) (mg/l):** La alcalinidad está muy relacionada con el pH en los cuerpos de agua. Los datos del Anexo 2 señalan resultados variados por cada año y por cada población. Estos parámetros son muy importantes porque cuanto mayor sean, indican mayores compuestos alcalinos disueltos en el agua, debido posiblemente a la influencia de las aguas de inundación que arrastran cantidades considerables de sólidos en suspensión, los cuales van a sedimentarse en las partes más bajas de los lagos, mejorando la calidad de los suelos.
- **Compuestos nitrogenados:** Los resultados del Anexo 2 muestran la presencia de adecuadas cantidades de compuestos nitrogenados para Supay Cocha, Sahuá Cocha y Palmichal y Tapaje, respectivamente. La presencia de compuestos nitrogenados en las aguas es el resultado de la descomposición de la materia orgánica, ya sea de origen animal o vegetal, excreción de animales, actividad microbiana como los nitrosomonas y nitrobacter. También incluye la liberación del fondo de los suelos por la acción de las corrientes de las aguas, o por animales ventrómicos que se encuentran removiendo los sedimentos, o por insectos, entre otros. Los resultados tienen mínimas diferencias con los reportes de Canepa (1982) realizados en Supay Cocha y Sahuá Cocha.

Edafología de los suelos de las poblaciones naturales de camu camu

De acuerdo al Anexo 2, los análisis de suelos realizados durante 1999 y 2000 reportan para Supay Cocha textura arcillosa, mientras que para Sahuá Cocha en 1999 la predominancia de arenas es hasta 70%, debido posiblemente al ingreso de las aguas del río Ucayali en las poblaciones naturales, cambiando en el 2000, cuando la predominancia fue arcilla y limo. En las poblaciones de Palmichal y Tapaje no se observaron mayores variaciones, manteniéndose con una estructura arcillosa. La reacción de los suelos en Supay Cocha y Sahuá Cocha, en 1999, se presenta muy ácida, con pequeñas variaciones favorables en el 2000. En las poblaciones de Palmichal y Tapaje mantienen su calidad de muy ácido y no muestran variaciones considerables en los dos años.

Los porcentajes de nitrógeno en las poblaciones evaluadas se incrementan de medios, en el 1999, a altos en el año 2000. La materia orgánica en las poblaciones de Supay Cocha y Sahuá Cocha se mantienen en porcentajes medios, y en Palmichal y Tapaje se encontraban en altos porcentajes.

En lo que respecta al elemento fósforo, en la población Supay Cocha, en el año 1999, se encontraba en concentraciones medias, incrementándose en el año 2000 a concentraciones altas; en Sahuá Cocha se mantienen en concentraciones altas durante los dos años. En Palmichal, en 1999, se encuentran en concentraciones medias, aumentando a concentraciones altas en el 2000. La población Tapaje en 1999 se encontraba en concentraciones bajas, incrementándose en el 2000 a concentraciones altas. En la tabla 2 se nota incremento de un año para otro, posiblemente porque mejora la estructura del suelo, básicamente en los componentes arena, limo y arcilla, ya que este elemento se presenta en mayores cantidades en suelos orientados a francos, y no así en los arenosos (Rodríguez, 1992).

Con respecto al K₂O como fuente de K, las concentraciones en las poblaciones Supay Cocha y Sahuá Cocha en los dos años de evaluación se encontraban en concentraciones altas. Mientras que en las poblaciones Palmichal y Tapaje las concentraciones medias registradas en 1999 son incrementadas a concentraciones altas en el año 2000. Las diferencias numéricas de un año a otro están relacionadas principalmente con la metodología del análisis de suelos (Método tetrafenilborato), dado que en 1999 se realizaron cinco muestras sin pasar por el proceso de filtración, y el año 2000 se efectuaron previo filtrado de las muestras.

El K cambiante (meq/100 gr) en las poblaciones de Supay Cocha, Sahuá Cocha y Palmichal se encontraba en concentraciones altas durante los años 1999 y 2000; sin embargo, la población Tapaje baja su concentración de alto a medio en el año 2000.

Las evaluaciones reportan altas concentraciones de calcio cambiante (meq/100 gr) en los suelos de las poblaciones de Supay Cocha y Sahuá Cocha durante el período 1999 - 2000, mientras que en las poblaciones Palmichal y Tapaje en 1999 se encontraban en concentraciones medias, incrementándose a concentraciones altas en el 2000.

En los años 1999 y 2000 las concentraciones de magnesio cambiante (meq/100 gr) en las poblaciones de Supay Cocha y Sahuá Cocha se encontraban en concentraciones medias, mientras que en las poblaciones Palmichal y Tapaje, en 1999, se encontraban en concentraciones bajas, incrementándose a concentraciones medias en el 2000.

3.2 Inventario poblacional y evaluación de producción de las poblaciones naturales de camu camu

Inventario poblacional

En el Anexo 3 se reportan los resultados del inventario de plantas de camu camu en las poblaciones naturales, donde se pueden observar que:

Durante los años 1999 y 2000 la concentración de la especie en las poblaciones naturales fueron: Para Supay Cocha, a un metro de altura del suelo, se registró una concentración de ramas hasta de 27 800/ha, distribuidas en cinco bases diamétricas. La mayor concentración se observó entre los diámetros de 2.00 a 2.99 cm con 6 600 ramas, seguido por los de 3.00 a 3.99 cm con 5 800 ramas, después los mayores de 5 cm con 5 700, luego las de 4.00 a 4.99 cm con 5200 ramas y, finalmente, las de 0.01 a 1,99 con 4600 ramas. Peters (1988), en Sahuá Cocha, reporta la existencia de 14 especies leñosas, con la predominancia de camu camu con 1 231 individuos en 1 000 m², más de 12 000 individuos por ha; adiciona que las plantas tienen una profusa ramificación y cuando se incluyen rebrotes llegan hasta 1500 m².

La población de especies atípicas fue de 2 657 individuos, representada hasta por cinco especies. La predominancia del camu camu se pudo observar hasta en 91.00 %.

Para Sahuá Cocha se registraron concentraciones de ramas hasta de 34975, distribuidas en cinco bases diamétricas. La mayor concentración se observó entre los diámetros de 3.00 a 3.99 cm con 9 400 ramas, seguido por los de 4.00 a 4.99 cm con 8 300 ramas, después de 2.00 a 2.99 cm con 6800, luego las mayores de 5 cm con 5300 y, finalmente, las de 0.01 a 1.99 con 5 200 ramas. La población de especies atípicas fue de 3 850 individuos, representada hasta por 4 especies. La predominancia del camu camu se pudo observar hasta en 90.00 %.

Para Palmichal se registraron concentraciones de ramas hasta de 37 725, distribuidas en cinco bases diamétricas. La mayor concentración se observó entre los diámetros de 2.00 a 2.99 cm con 14 000 ramas, seguido por los de 0.01 a 1.99 cm con 11 200 ramas, después de 3.00 a 3.99 cm con 10 100, luego de 4.00 a 4.99 con 2000, y, finalmente, las mayores de 5 cm con 500. La población de especies atípicas fue de 12 350 individuos, representada hasta por dos especies. La predominancia del camu camu se pudo observar hasta en 75.00 %.

Para Tapaje, se registraron concentraciones de ramas hasta de 46 275, distribuidas en cinco bases diamétricas. La mayor concentración se observó entre los diámetros de 2.00 a 2.99 cm y 3.00 a 3.99 con 14 300 ramas, seguido por los de 0.01 a 1.99 cm con 12 600 ramas, luego de 4.00 a 4.99 cm con 5 900, y, finalmente, las mayores de 5 cm con 900. La población de especies atípicas fue de 5 250 individuos, representada hasta por cuatro especies. La predominancia del camu camu se pudo observar hasta en 90.00 %.

Las especies atípicas en Supay Cocha y Sahuá Cocha son similares, con representación importante de la especie *Eugenia inundata* fanache, con 77 % y 50 %, respectivamente. En Palmichal la especie atípica representativa fue *Mabea nitida* sabalohuayo, con 99 %, y en Tapaje la representatividad recayó en dos especies *Stylogyne longifolia* acarahuazú panga y *Mabea nitida* sábalohuayo, con 58 % y 40 %, respectivamente (Anexo 5).

3.3 Evaluación de producción

Los Anexos 6 y 7 muestran el rendimiento kg/ha de las poblaciones naturales de camu camu. Estos rendimientos son muy variables, dependiendo de ciertos factores como el tiempo en que se mantiene la población fuera del agua, ya que dan oportunidad de cosechar los frutos en los brotes más pequeños y por tiempos más prolongados. Asimismo, se observó que las ramas más productivas están entre las bases diamétricas de 2 cm a 5 cm (Peters 1988). La población de Supay Cocha en 1999 reporta una producción de 15 700 kg/ha, mientras que en el año 2000 sufre disminución hasta alcanzar los 11 150 kg; En Sahuá Cocha, en 1999, la producción fue de 17 450 kg/ha, pero disminuyó significativamente en el año 2000 a 9126 kg/ha; En la población Palmichal no se muestran mayores diferencias entre los dos años: 13400 kg/ha y 13525 kg/ha, respectivamente. En Tapaje la diferencia no es significativa, reportando el año 1999 un rendimiento de 14350 kg/ha y en el 2000 se observaron volúmenes de 13 750 kg/ha. De manera general, Flores (1997), reporta que en poblaciones naturales los rendimientos pueden estar entre 9 500 y 12 700 kg/ha/año.

Las mediciones biométricas de los frutos reportan promedios variables con diferencias poco significativas (Anexo 7), el largo del fruto de 2.28 cm, diámetro o ancho de 2.43 cm. Mediciones promedios reportadas por Flores (1997): peso fruto 7.69 g, número de semillas de 2.92, peso de semilla de 1.47 g peso de cáscara de 1.52 g, y, finalmente, peso de pulpa de 4.70 g. La composición porcentual de los componentes del fruto son: cáscara 20 %, semilla 19 % y pulpa de 61%, existiendo mucha variabilidad en estos caracteres (Flores, 1997) (Villachica, 1996).

4. BIBLIOGRAFÍA

- CÁNEPA, LA SERNA, R. 1982. Estudio Bioecológico del sábalo cola roja *Brycon erythropterum* en el Sistema de Lagunas Supay y Aledaños Jenaro Herrera, Requena. U.N. Federico Villarreal. Lima. Perú. Pág. 5-14.
- FLORES, P. S. 1997. Cultivo de frutales nativos amazónicos. Manual para el extensionista. Tratado de Cooperación Amazónica. Pág. 55-62
- PETERS, C. M.; VÁSQUEZ M. 1988. Estudios Ecológicos de camu camu (*Myrciaria dubia*) producción de frutos en poblaciones naturales. In Folia Amazónica Vol. 1 N° 1 P 58-98.
- VILLACHICA, H. 1996. Frutales y Hortalizas Promisorias de la Amazonía. Tratado de Cooperación Amazónica. Pág. 75-83.
- F. RODRÍGUEZ, G. PAREDES, R. BAZÁN Y J. RAMÍREZ. 1992. Algunas propiedades físico-químicas y mineralógicas de materiales sedimentarios recientes en un complejo de orillares del río Amazonas. Folia Amazónica Vol. 4 N° 2. IIAP. Iquitos, Perú. Pág. 5-29.

Anexo 1. Limnología de las aguas de las poblaciones naturales de camu camu

Característica física	Unidad	Supay		Sahua		Palmichal y Tapaje	
		1999	2000	1999	2000	1999	2000
Temperatura	°C	27.80	26.00	27.90	26.00	27.80	26.50
Ph	Unid.Stan.	6.85	6.45	6.95	6.56	6.85	6.42
Conductividad	US/L		101.70		119.00	0.07	42.00
TDS	mg/l		51.01		56.16		17.7
Color	Unid. Pt-Co		76.00		88.00		
Turbidez	NTU	15.50	1.87	24.00	3.92	13.5	2.20
Oxígeno disuelto	mg/l	7.36	6.28	9.53	7.13		7.3
Características químicas							
Alcalinidad total	mg/l	40.00	20.00	50.00	20.00	20.00	
Dureza total	Mg/l		16.00		34.00		
Dureza de Calcio	mg/l (CaCO ₃)		9.27		19.71		
Dureza de Magnesio	mg/l (CaCO ₃)		6.72		14.28		
Fierro	mg/l		0.54		0.03		
Nitratos	mg/l		3.80		0.48		
Fósforo	mg/l		0.03		0.02		0.00
Ca + Mg	meq/l		1.00		1.00		0.20
Estimado de Sodio	meq/l		0.02		0.19		0.22
Tasa de absorción de Na	meq/l		0.02		0.26		0.69
Nitrógeno – Nitrate	mg/l	0.40	1.00	0.30	1.00	1.00	1.00
Nitrógeno – Nitrito	mg/l	0.00	0.001	0.00	0.001	0.00	0.001
Nitrógeno amoniacal	mg/l	27.00		0.32		0.58	

Anexo 2. Caracterización edáfica de las poblaciones naturales de camu camu

Carácter	Profundidad	Población							
		Supay		Sahua		Palmichal		Tapaje	
		1999	2000	1999	2000	1999	2000	1999	2000
% de arena	0.00-0.15	0	0.00	70	1.00	2	2.00	1	1.00
	0.16-0.30	0	0.00	72	0.00	0	2.00	1	0,00
% de limo	0.00-0.15	8	7.00	10	59.00	6	6.00	3	2.00
	0.16-0.30	5	5.00	8	40.00	1	2.00	2	2.00
% de arcilla	0.00-0.15	92	93.00	20	40.00	92	92.00	96	97.00
	0.16-0.30	95	95.00	20	60.00	99	96.00	97	98.00
pH (Unid/Stan)	0.00-0.15	3.25	4.38	4.02	4.26	4.66	4.42	4.50	4.67
	0.16-0.30	3.98	4.08	3.97	4.66	4.04	4.56	4.29	4.40
N(%)	0.00-0.15	0.19	0.40	0.20	0.40	0.45	0.50	0.20	0.50
	0.16-0.30	0.18	0.30	0.14	0.30	0.10	0.40	0.18	0.50
M.O (%)	0.00-0.15	4.59	4.00	3.78	3.27	6.30	5.70	3.93	6.07
	0.16-0.30	2.71	1.83	2.63	1.86	2.79	2.94	3.27	2.47
P (ppm)	0.00-0.15	28.00	29.22	46.00	134.00	17.00	51.00	30.00	55.00
	0.16-0.30	21.00	142.00	30.00	136.00	9.00	54.00	26.00	98.00
K ₂ O (Kg/Ha)	0.00-0.15	1220.65	585.69	1071.53	1077.53	1444.34	944.34	1934.08	564.0
	0.16-0.30	1496.57	745.97	1092.53	585.69	1559.99	966.51	3832.84	609.79
Ca(meq/100 gr)	0.00-0.15	5.15	9.86	4.05	11.60	1.24	7.25	1.24	6.87
	0.16-0.30	5.39	9.28	4.60	11.01	0.66	5.99	0.66	7.25
Mg (meq/100g)	0.00-0.15	3.74	7.15	2.94	8.40	0.70	5.25	0.70	4.98
	0.16-0.30	3.90	6.72	3.36	7.99	0.36	4.34	0.36	5.25
K(kg/ha)	0.00-0.15	506.44	292.85	444.57	444.57	391.8	391.8	806.0	234.0
	0.16-0.30	620.92	309.50	453.29	292.85	647.23	401.0	1252.0	253.0

Anexo 3. Inventario poblacional de rodales naturales de camu camu, años 1999 y 2000

Base diamétrica	Supay			Sahua			Palmichal			Tapaje		
	1999	2000	Promedio	1999	2000	Promedio	1999	2000	Promedio	1999	2000	Promedio
De 0.01 cm a 1.99 cm	61	31	46	82	22	52	113	111	112	134	118	126
De 2.00 cm a 2.99 cm	87	45	66	104	32	68	149	131	140	152	134	143
De 3.00 cm a 3.99 cm	76	40	58	147	42	94	109	94	101	152	134	143
De 4.00 cm a 4.99 cm	69	34	52	131	35	83	20	20	20	62	56	59
Mayores de 5 cm	76	39	57	82	23	53	8	2	5	10	8	9
TOTAL	368	189	278	546	154	350	399	356	377	509	417	463
Densidad (ha)	36750	18850	27800	54550	15400	34975	39,850	35600	37725	50850	41700	46275
Especies atípicas *	1400	3913	2657	1100	6600	3850	19950	4750	12350	5750	4750	5250
% camu camu	96.34	73.01	91.00	97.67	59.48	90.08	66.65	88.92	75.34	90.39	88.92	89.81

* Especies diferentes al camu camu

Anexo 4. Producción de poblaciones naturales de camu camu, 1999 kg

Base diamétrica	Supay 100 m ²		Sahua 100 m ²		Palmichal 100 m ²		Tapaje 100 m ²	
	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 1	Parcela 2
De 0.01 cm a 1.99 cm	10	14	11	7	22	18	21	20
De 2.00 cm a 2.99 cm	37	33	36	34	56	58	52	55
De 3.00 cm a 3.99 cm	32	54	51	55	47	44	52	47
De 4.00 cm a 4.99 cm	28	41	46	54	9	8	21	13
Mayores de 5 cm	30	35	29	26	3	3	3	3
TOTAL	137	177	173	176	137	131	148	139
Kg/ha	13700	17700	17300	17600	13700	13100	14800	13900
Promedio kg/ha	15700		17450		13400		14350	

Anexo 5. Producción de poblaciones de camu camu, 2000 kg

Base diamétrica	Supay 100 m ²		Sahua 100 m ²		Palmichal 100 m ²		Tapaje 100 m ²	
	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 1	Parcela 2	Parcela 1	Parcela 2
De 0.01 cm a 1.99 cm	6.5	8.5	5.5	5.5	23	23.5	23.5	18.5
De 2.00 cm a 2.99 cm	11.5	26.5	7.25	19.5	48.5	48	35.5	37
De 3.00 cm a 3.99 cm	14	32.5	24	28.5	50.5	54	49.5	53
De 4.00 cm a 4.99 cm	14	37.5	23.75	28	13	7	27	29
Mayores de 5 cm	22	50	12.75	26.5	2	1	1	1
TOTAL	67.5	155.5	73.75	108	137	133.5	125	138.5
Kg/ha	6750	15550	7375	10800	13700	13350	12500	13850
Promedio kg/ha	11150		9125		13525		13750	

Anexo 6. Biometría de frutos de las poblaciones de camu camu

	Largo	Ancho	Peso g	Número	Peso g	Peso g	Peso g	%
Poblaciones	Fruto cm	Fruto cm	Fruto	Semillas	Semillas	Cáscara	Pulpa	Pulpa
Supay Cocha	2.33	2.51	7.99	2.96	1.56	1.55	4.88	60.12
Sahua Cocha	2.37	2.53	8.63	2.78	1.58	1.58	5.37	62.15
Palmichal	2.08	2.20	5.95	2.93	1.29	1.40	3.26	54.31
Tapaje	2.34	2.49	8.27	3.00	1.44	1.54	5.28	63.86
Máximo	2.37	2.53	8.63	3.00	1.58	1.58	5.37	63.86
Promedio	2.28	2.43	7.71	2.92	1.47	1.52	4.70	60.11
Mínimo	2.08	2.20	5.95	2.78	1.29	1.40	3.26	54.31
DesVest	0.13	0.16	1.20	0.10	0.13	0.08	0.98	4.16
CoeVar	5.90	6.41	15.59	3.29	9.10	5.28	20.90	6.92

Anexo 7. Especies atípicas que se encuentran en las poblaciones naturales de camu camu

Especie		Supay Cocha	Sahua Cocha	Palmichal	Tapaje
Nombre científico	Nombre vulgar	Individuos/ha	Individuos/ha	Individuos/ha	Individuos/ha
<i>Eugenia inundata</i>	<i>Fanache</i>	2033	1925		
<i>Cecropia cetico</i>	<i>Cetico</i>	156			
<i>Acacia sp.</i>	<i>Acacia</i>	156	231		
<i>Machaerium floribundum</i>	<i>Garabato casha</i>	156			
<i>Xylosma intermedium</i>	<i>Limón casha</i>	156	732		
<i>Coccoloba barbeyana</i>	<i>Coccoloba</i>		962		
<i>Mabea nitida</i>	<i>Sabalohuayo</i>			11250	2100
<i>Stylogyne longifolia</i>	<i>Acarahuazú panga</i>			100	3045
<i>Crateva tapia tamara</i>	<i>Tamara</i>				52
<i>Macrolobium acaciifolium</i>	<i>Irapari, pashaco</i>				53

ESPECIALIZACIÓN EDÁFICA EN PLANTAS DE LA AMAZONÍA PERUANA

EDAPHIC SPECIALIZATION BY PLANTS IN THE PERUVIAN AMAZON

Paul V. A. Fine¹, Italo Mesones², Roosevelt García-Villacorta³, Zachariah J. Miller³, Douglas C. Daly⁴ y Phyllis D. Coley⁵

RESUMEN

Este estudio es una investigación comprensiva de la especialización por hábitat en plantas de los bosques tropicales y del papel de los herbívoros. Pusimos a prueba la hipótesis de que la alta presión de herbivorismo en los bosques tropicales intensifica las diferencias a lo largo de gradientes edáficos y causa una especialización por hábitat de escala más fina en las plantas. El sistema de estudio fue el mosaico de suelos sobre arena blanca pobres en nutrientes y de suelos de arcilla ricos en nutrientes en la Amazonía peruana. Planteamos la hipótesis de que el suelo empobrecido de arena blanca crea una fuerte presión selectiva hacia defensas de las plantas. Una alta inversión en defensas influye negativamente en el crecimiento, y de este modo las especies de arena blanca muy bien defendidas deberían ser superadas competitivamente en tipos de suelos más fértiles. Al mismo tiempo, plantas sin una inversión alta en defensas deberían estar excluidas por los herbívoros de los bosques sobre arena blanca. Inventarios en diferentes hábitats revelaron que la especialización edáfica es un patrón común en muchos grupos de árboles tropicales. Más aún, la especialización edáfica ha jugado un papel importante en la diversificación de las Burseraceas en la Amazonía, habiéndose producido especializaciones para cada tipo de suelo, muchas veces e independientemente. En relación con el papel de los herbívoros, descubrimos que los especialistas de arena blanca tienen una mayor resistencia a los herbívoros, y una tasa de crecimiento más baja. De este modo, los herbívoros acentúan las diferencias de los hábitats y, por tanto, incrementan las probabilidades de que la heterogeneidad edáfica produzca especialización por hábitat.

Palabras clave: diversidad beta, gradiente ecológico, balances, especialización de hábitat, herbivorismo, experimento de trasplante recíproco, especiación ecológica, arena blanca.

ABSTRACT

This study is a comprehensive investigation of habitat specialization by plants in tropical forests and the role of herbivores. We tested the hypothesis that high herbivore pressure in tropical forests intensifies the differences along edaphic gradients and causes finer-scale habitat specialization in plants. The study system was the mosaic of nutrient-poor white-sand and nutrient-rich clay soils in the Peruvian Amazon. Impoverished white-sand soil is hypothesized to create strong selective pressure for plant defenses. A high defense investment trades off against growth and thus highly defended white-sand species should be out-competed in more fertile soil types. At the same time, plants without a high defense allocation should be excluded from white-sand forests by herbivores. Inventories of different habitats revealed that edaphic specialization is a common pattern in many groups of tropical trees. Moreover, edaphic specialization has played an important role in the diversification of the Burseraceae in the Amazon, with specialization to each soil type arising multiple times independently. Concerning the role of herbivores, white-sand specialists were found to have a higher herbivore resistance, and

1 Departamento de Biología, Universidad de Utah, Salt Lake City, UT 84112/Departamento de Ecología y Evolución, Universidad de Michigan, Ann Arbor, MI 48109-1048/Departamento de Biología Integrativa, Universidad de California, Berkeley, CA 94720. paulfine@berkeley.edu

2 Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, Iquitos, Perú

3 Departamento de Ecología y Evolución, Universidad de Michigan, Ann Arbor, MI 48109-1048

4 Instituto de Botánica Sistemática, Jardín Botánico de Nueva York, Bronx NY 10458

5 Departamento de Biología, Universidad de Utah, Salt Lake City, UT 84112

a slower growth rate. Thus, herbivores accentuate habitat differences and thereby increase the potential for edaphic heterogeneity to produce habitat specialization.

Keywords: beta diversity, ecological gradient, trade-offs, habitat specialization, herbivorism, reciprocal transplant experiment, ecological speciation, white sand

1. INTRODUCCIÓN

Norteamérica Templada contiene alrededor de 600 especies de árboles, y los bosques Neotropicales albergan más de 17 000 (Fine, 2001). Se han lanzado muchas hipótesis tratando de explicar esta enorme discrepancia en diversidad, incluyendo diferencias en la edad del bosque lluvioso frente a los biomas templados, la estabilidad y benignidad del clima, y el incremento de las interacciones bióticas, entre otras. Pero cualquier explicación mecanicista debe incluir una razón de por qué debería haber una tasa más alta de especiación o una tasa más baja de extinción para árboles de bosques tropicales (Dobzhansky, 1950). Aquí exploramos una forma en la que los árboles tropicales deberían tener una tasa más alta de especiación que los árboles templados.

Gentry (1989) defendió que los especialistas edáficos en la familia leñosa de las Bignoniaceae, en los bosques tropicales, contribuyen con un tercio como mínimo en la biodiversidad total de la familia, y se atrevió a especular que el mismo fenómeno era importante para muchos grupos de plantas tropicales. Como ejemplo, citó los resultados de varios transectos de vegetación en un mosaico de sitios inundables y de tierra firme de arcilla y arena blanca en los alrededores de Iquitos, Perú, donde él había encontrado una superposición muy baja en composición de especies entre hábitats diferentes. ¿Es posible que los árboles de los trópicos tengan una mayor propensión para ser especialistas edáficos en comparación con los árboles de los bosques templados?

La idea de Gentry es intrigante, porque se piensa que la zona templada es tan heterogénea edáficamente, sino más que los trópicos (Fischer, 1960). ¿Por qué debería haber, por tanto, más especialistas edáficos en los trópicos? Una razón por la cual los árboles de la zona templada podrían no ser muy especializados al tipo de suelo es el hecho de que los glaciares cubrieron esta zona varias veces en los últimos millones de años. Cualquier árbol que estuviera restringido a un tipo raro de suelo podría extinguirse si los glaciares expandiesen su territorio sobre este suelo particular. Pero no todas las áreas templadas fueron glaciares, y no hay indicios de que las áreas de la zona templada no cubiertas por glaciares alberguen especialistas edáficos. ¿Habría algún factor adicional acerca de los bosques tropicales y sus suelos que los hagan más proclives a favorecer la especialización edáfica en árboles?

Los árboles tropicales están sujetos a un incansable ataque de sus enemigos naturales, mientras que los enemigos de los árboles de la zona templada son eliminados a menudo por la creciente severidad y la incapacidad de predecir los cambios del clima (Janzen, 1970). Ciertamente, una revisión de la literatura publicada confirmó que las tasas de herbivorismo fueron mucho más altas en los bosques tropicales que en los bosques templados (Coley and Barone, 1996). Si los herbívoros son más abundantes y predecibles en los trópicos, significa que el impacto del herbivorismo debe constituir una presión selectiva fuerte y constante en los bosques tropicales. Por tanto, si el herbivorismo es un fenómeno constante y predecible y algunos suelos contienen un nivel alto de recursos y otros un bajo nivel de recursos, entonces las plantas en un ambiente bajo en recursos deberían sufrir una fuerte selección por defensas vegetales, habida cuenta de que los costos de la reposición del tejido perdido por causa de un enemigo serían mucho más altos (Janzen, 1974). Estas defensas deberían no solo costar directamente a la planta, sino que la energía gastada en ellas debería prevenir a la planta de competir contra plantas con niveles de defensas más bajos (y por tanto con tasas más rápidas de crecimiento) en hábitats con niveles de recursos más altos (Coley et al. 1985). Si en la zona templada la presión de los herbívoros no es tan fuerte o predecible, las plantas podrían vivir tanto en suelos de bajos como de altos recursos, quizás con alguna clase de estrategia intermedia entre crecimiento y defensa y competir lo suficientemente bien como para persistir en ambos hábitats. Aquí hay una forma en la que los suelos tropicales, aunque similares a los suelos templados en la cantidad total de heterogeneidad abiótica, podrían ser percibidos por las plantas como más divergentes. Mi hipótesis es que la presión fuerte y constante de los herbívoros interactúa con la heterogeneidad abiótica existente y promueve un grado más alto de especialización edáfica en los trópicos.

La idea de que las plantas tropicales deberían exhibir una fidelidad más alta a un tipo de suelo en comparación con las plantas templadas recuerda la comparación de Janzen (1967) de las fluctuaciones de temperatura en las montañas y valles tropicales y templados, donde él hizo la observación: «Mientras que las variaciones estacionales y diarias en Costa Rica son menores que las de la mayoría de las áreas en Estados Unidos, también son simultáneamente mucho más predecibles... Esto conduce directamente a la idea de que cuanto más predecible el ambiente, el menor cambio en este ambiente debe funcionar como una barrera inmediata o de largo plazo a la dispersión. Esto debería ser importante en la comprensión de la mayor fidelidad de las plantas y animales tropicales a los hábitats espaciales y temporales separados por diferencias aparentemente menores en las condiciones físicas (en comparación con los hábitats templados)» (Janzen, 1967, p. 245).

De este modo, las montañas y las llanuras tropicales, aunque cuando no son más disímiles en términos de sus condiciones abióticas, permiten una especialización a una escala más fina porque el clima es más predecible. No mencionado por Janzen, pero implícito en su hipótesis, es el caso de hábitats similares abióticamente (por ej., las cumbres de montañas) que están espacialmente aislados unos de otros, rodeados de hábitats desfavorables que son las barreras que promueven la especiación alopátrica. Alternativamente, Endler (1977) predijo que la especiación a través de gradientes ambientales marcados podría ocurrir incluso sin aislamiento espacial, habida cuenta de que los dos hábitats seleccionados para rasgos divergentes morfológicamente en las dos poblaciones y los híbridos de los dos especialistas incipientes en hábitats estarán en desventaja selectiva. Así como es más probable que las plantas tropicales se especialicen en un determinado rango altitudinal, es más probable que los árboles tropicales se conviertan en especialistas edáficos que los árboles templados, incluso aunque no haya una heterogeneidad abiótica extra en los trópicos. Este fenómeno resulta del hecho de que los climas tropicales mantienen una presión de plagas continua, intensa y predecible, que intensifica las diferencias a lo largo de gradientes abióticos, y causa una especialización de hábitat a una escala más fina al magnificar las diferencias entre hábitats. Predigo que los suelos con baja y alta disponibilidad de recursos estarán habitados por especialistas edáficos estrechamente relacionados, producidos por una especiación impulsada por el hábitat, bien sea resultado de barreras espaciales para el flujo de genes (quizás durante un cambio climático que separó poblaciones en diferentes tipos de suelos) o debido a especiación parapátrica a causa de una baja capacidad de adaptación (fitness) de los híbridos entre poblaciones que llegaron a adaptarse localmente a un tipo de suelo u otro.

Este artículo revisa mi investigación en la especialización edáfica de árboles a través de un agudo contraste edáfico en bosques sobre arena blanca y arcilla en la Amazonía peruana. Para examinar la hipótesis desarrollada arriba, primero investigo el patrón comunitario de la especialización edáfica en bosques de arena blanca comparando 15 inventarios de árboles en parcelas de arena blanca con 15 parcelas en sitios no de arena blanca a través de la Amazonía peruana (Parte Uno). Aquí me pregunto: ¿Cuán diferentes son los bosques de arena blanca de los bosques sobre otros tipos de suelos? ¿Cuántos árboles diferentes son endémicos a los bosques de arena blanca? A continuación investigo la función que cumple la especialización edáfica en la diversificación de un género de árboles tropicales comunes, *Protium* (Burseraceae), mapeando la especificidad de hábitat de esta especie en una filogenia basada molecularmente (Parte Dos). ¿Ha evolucionado la especialización edáfica de forma repetida e independiente en este grupo de árboles? ¿Son taxones hermanos los especialistas edáficos de diferentes tipos de suelo, como ha predicho la hipótesis de la especiación impulsada por el hábitat? En la Parte Tres pongo a prueba la hipótesis de que la presión de herbívoros interactúa con las diferencias en tipo de suelo para promover la especialización por hábitat en árboles que son endémicos a los bosques de arena blanca y bosques de arcilla. ¿Intensifican los herbívoros las diferencias entre tipos de suelos? Fue conducido un experimento de trasplante recíproco que manipuló la presencia de herbívoros para probar si: (1) las plantas especialistas pueden crecer en un tipo de suelo divergente, (2) que los herbívoros, atacarán selectivamente a los especialistas adaptados a suelos con muchos recursos, y (3) que los especialistas de suelos pobres en nutrientes estarán bien defendidos de los herbívoros pero tendrán tasas de crecimiento más bajas. Finalmente, examino si los especialistas en arena blanca y arcilla emparejados filogenéticamente tienen diferente tasas de crecimiento y rasgos defensivos, consistentes con un hipotético balance entre ambos.

2. MATERIAL Y MÉTODO

Nuestra hipótesis es que el clima tropical permite una fuerte presión de herbívoros, constante y predecible, que intensifica las diferencias por gradientes edáficos y promueve la especialización en plantas. Esta hipótesis genera tres predicciones: una, que la especialización edáfica debería ser un patrón común para muchos grupos de árboles tropicales; dos, que las especialistas edáficas de suelos distintos serán especies hermanas; y tres, que en un experimento los herbívoros impondrán especialización para las plantas en hábitats con bajos recursos. Para probar estas predicciones, se realizó un estudio en los bosques sobre arena blanca y arcilla en la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, cerca de Iquitos, Perú.

Primero se realizaron inventarios en seis bosques sobre arena blanca en Loreto. Las composiciones de especies en arena blanca fueron comparadas con inventarios de árboles en otros tipos de suelos para investigar la especialización edáfica. Segundo, se realizó un análisis filogenético de la tribu Protieae de la familia Burseraceae, un grupo diverso de árboles Neotropicales. Hemos tratado de probar si las especies eran especialistas o generalistas a suelos distintos, y hemos mapeado la asociación de hábitat en la filogenia para preguntarnos cuántas veces la especialización por hábitat ha evolucionado independientemente en el clado. Tercero, para determinar si un balance o compromiso entre crecimiento y defensa antiherbívoros fuerza la especialización en esos dos tipos de suelos, conducimos un estudio de trasplante recíproco con plantones de 20 especies y seis géneros, de pares filogenéticamente independientes de árboles especialistas edáficos, y manipulamos la presencia de herbívoros. Medimos la tasa de crecimiento, la supervivencia, el herbivorismo y las defensas de cada especie para comprobar si hay un balance entre la inversión de crecimiento contra defensa que explica la especialización edáfica en estas plantas.

3. RESULTADOS

PARTE UNA. Una evaluación florística de los bosques de arena blanca de Perú

Introducción

Muchos botánicos, entre ellos Spruce (1908), han notado que los suelos de arena blanca en la cuenca amazónica albergan formaciones boscosas distintivas. Los bosques de arena blanca tienen un dosel más bajo, un sotobosque más iluminado y a menudo una capa de humus más gruesa que el bosque arquetípico encontrado en otros suelos de tierra firme (Anderson, 1981); (Medina & Cuevas, 1989). Adicionalmente, los bosques de arena blanca tienen fama de albergar muchas especies endémicas edáficamente (Ducke & Black, 1953); (Anderson, 1981; Gentry, 1986). Los suelos de arena blanca cubren aproximadamente el 3% de la cuenca amazónica, y son más comunes en la cuenca del río Negro de Venezuela y Brasil, así como en las Guyanas (Ter Steege et al. 2000a, b). Sin embargo, pequeños parches de arena blanca ocurren tan lejos hacia el oeste, como los Andes peruanos, contribuyendo al mosaico de hábitats heterogéneos que se encuentra en la Amazonía occidental (Tuomisto et al. 1995). Gentry (1981, 1986) supuso que la especialización edáfica desempeña un importante papel en la extraordinariamente alta diversidad general de la cuenca amazónica, y como ejemplo citó la baja superposición de especies entre los bosques de arena blanca y otros tipos de bosques cerca de Iquitos, Perú.

Pese a la atención que los bosques de arena blanca han recibido en Perú, como la *cause célèbre* para la especialización edáfica, han sido publicados muy pocos estudios florísticos respecto de los bosques de arena blanca del Perú, y todos han tenido lugar cerca de Iquitos. Por ejemplo, Gentry (1986) publicó solamente el total de especies de una comparación de tres transectos de 0.1 ha en arena blanca con transectos en otros tipos de suelos. Otros muchos estudios se han focalizado generalmente en las Melastomataceae y Pteridophyta de la región, y si sus patrones de diversidad se correlacionan con diferentes variables ambientales (incluyendo, pero no limitadas a, arena blanca) (Tuomisto et al. 1995; 2003) (Ruokolainen et al. 1997; 1998) (Tuomisto & Poulsen, 2000). Ruokolainen & Tuomisto (1998) inventariaron todos los árboles en tres parcelas de arena blanca (ca. 0.1 ha), y publicaron los datos como un apéndice. La evaluación más detallada de plantas de arena blanca en el Perú fue publicada por García-Villacorta et al. (2003); en ella intentaron clasificar diferentes tipos de bosques de arena

blanca de la Reserva Nacional Allpahuayo–Mishana, cerca de Iquitos, usando la composición de especies, la altura del dosel y las condiciones de drenaje del suelo.

Aquí presentamos datos de seis bosques de arena blanca separados geográficamente en el Perú, con el fin de ampliar la información disponible sobre la flora de arena blanca. Los objetivos de la presente contribución son proveer respuestas preliminares a las siguientes cuestiones:

- 1) ¿Cuán diversos son los bosques de arena blanca del Perú? ¿Cuáles son las especies más comunes? ¿Son semejantes en composición los bosques de arena blanca del Perú separados por cientos de kilómetros?
- 2) ¿Cuánta superposición en la composición de especies hay entre parcelas de bosques de arena blanca y parcelas de no arena blanca? (esto es, ¿cuántas especies de arena blanca son endémicas a los bosques de arena blanca?).

Inventarios de bosques de arena blanca

Entre 2001 y 2003 condujimos inventarios en 15 parcelas de arena blanca en seis localidades geográficas en la Región Loreto, Perú (Figura 1). Doce de las parcelas fueron de 0.1 ha (20 x 50 m) e incluyeron todos los árboles con tallos de más de 5 cm de diámetro a la altura del pecho (dap). Estas parcelas inventariaron varillales (García-Villacorta et al., 2003) o bosques con un dosel entre 10 y 20 m [bosque de caatinga forest (Anderson, 1981) o caatinga alta (Coomes & Grubb, 1996)]. Tres de las parcelas estuvieron localizadas en chamizal (o caatinga arbustiva), (Anderson 1981), que es un bosque raquíutico con el 99% de los árboles de menos de 10 m de altura, y con la mayoría de alrededor de 5 m de altura. Las parcelas de chamizal fueron de 10 m x 25 m (.025 ha) e incluyeron todos los tallos de más de 2.5 cm de dap. Fueron colectadas muestras de todas las especies encontradas en cada sitio, y los especímenes voucher fueron depositados en el Field Museum of Natural History Herbarium en Chicago, Illinois (F) y en el Herbario Amazonense (AMAZ) en la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, en Iquitos, Perú.

Comparando las parcelas de arena blanca con otras parcelas de tierra firme

Nigel Pitman proporcionó datos de 15 parcelas de Loreto, Perú (Figura 1, Tabla 1). Estas parcelas son inventarios de 14 sitios de tierra firme y de un bosque de pantano, y ninguno de ellos de bosques de arena blanca. Aunque el trabajo está todavía en marcha, estas parcelas permiten una razonable comparación de la superposición de especies entre arena blanca y otros tipos de suelos, en tierra firme, diferentes a arena blanca.

Fueron construidas dos matrices de similitud para comparar las treinta parcelas. La primera, $\beta_{sim} = a' i / a' i + \min(b' i, c' i)$, donde a' es el número de especies en común entre dos parcelas, b' es la especie que está solamente en la parcela vecina, c' es la especie en la parcela focal, y \min significa que uno escoge el menor de los dos números en paréntesis (Lennon et al. 2001). Esta ecuación incluye solamente los datos de presencia/ausencia, y es una modificación del índice de Sorenson que toma en cuenta las diferencias en la diversidad entre parcelas, con miras a disminuir la influencia que cualquier riqueza local de especies local pueda tener en la disimilitud.

El segundo índice que usamos es el índice de similitud de Steinhaus (Potts et al. 2002).

Debido a que las parcelas de arena blanca (AB) están generalmente compuestas de un pequeño número de especies bastante dominantes en relación con las parcelas fuera de arena blanca (parcelas NON), es probable que el índice de Steinhaus refleje con más exactitud la similitud y las diferencias entre todas las parcelas, especialmente si la misma especie domina diferentes parcelas de arena blanca.

Resultados y discusión

¿Cuán diferentes son los bosques de arena blanca del Perú?

Las parcelas de arena blanca en el Perú tienen una baja diversidad de especies en comparación con las otras parcelas de bosques de tierra firme. Hemos encontrado que solamente ocurren en las parcelas de AB 217 especies

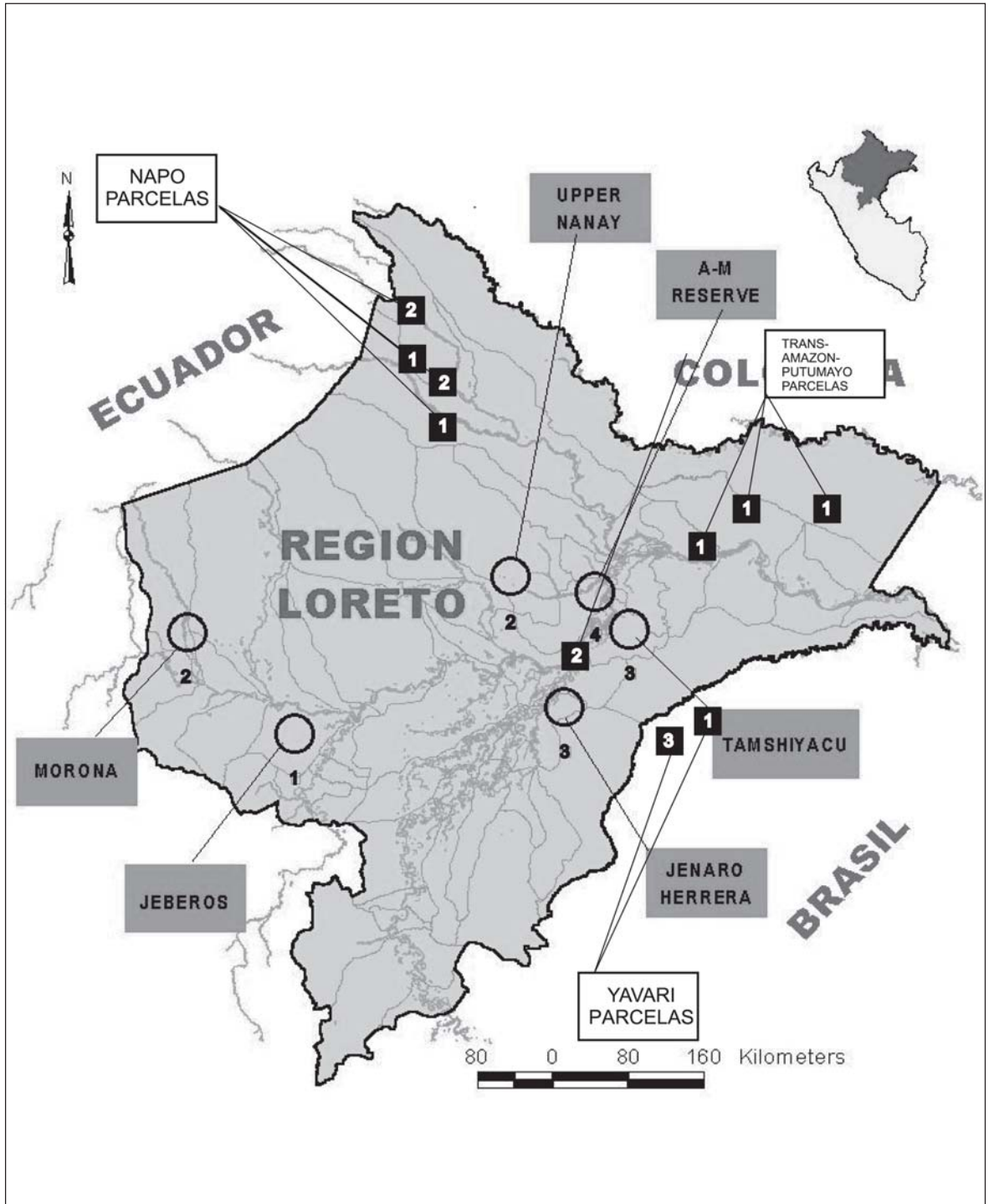


Figura 1: Mapa de Loreto, Amazonía peruana. Los círculos representan los sitios de bosque sobre arena blanca (con el número de parcelas por sitio). Los cuadrados negros son los sitios de parcelas de los otros tipos de hábitat. Ver Tabla 1 para más información.

Tabla 1: Sitios de Figura 1, códigos de parcelas, coordenadas, hábitats, y colectores. Los colectores que están en paréntesis solo revisaron las muestras en el herbario, no en el campo. Todas las colecciones de arena blanca fueron determinadas por P. Fine, R. García e I. Mesones, y todas las colecciones de otros tipos de hábitat fueron determinadas por N. Pitman.

Sitio	Código	Coordenadas	Hábitat	Colectores
Napo	PV7T	00°52'30" S 75°12'20" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Napo	PV7P	00°53'04" S 75°12'52" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Napo	VENC	01°08'14" S 75°01'06" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Napo	SAMA	01°24'57" S 74°36'59" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Napo	INLL	01°52'10" S 74°40'04" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Napo	CURY	02°22'43" S 74°05'29" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Mogollón, P. Núñez
Trans-Ama-Putu	YAGU	02°51'53" S 72°14'33" W	Tierra Firme	M. Ríos, N. Dála (N. Pitman)
Trans-Ama-Putu	MARO	02°57'56" S 72°07'40" W	Tierra Firme	N. Pitman, I. Mesones, M. Ríos
Trans-Ama-Putu	APAY	03°07'00" S 72°42'45" W	Tierra Firme	N. Pitman, I. Mesones, M. Ríos
Yavarí	CURC	05°03'05" S 72°43'42" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Beltrán, C. Vriesendorp
Yavarí	BUET	04°50'04" S 72°23'25" W	Tierra Firme	N. Pitman, R. García, H. Beltrán, C. Vriesendorp
Yavarí	BUES	04°50'04" S 72°23'25" W	Swamp	N. Pitman, C. Vriesendorp
Yavarí	LAGP	04°28' S 71°46' W	Tierra Firme	R. García (N. Pitman)
Allpahuayo-Mishana	QBL1	04°21'33" S 73°09'32" W	Tierra Firme	M. Ríos, N. Dávila (N. Pitman)
Allpahuayo-Mishana	QBL2	04°21'33" S 73°09'26" W	Tierra Firme	M. Ríos, N. Dávila (N. Pitman)
Allpahuayo-Mishana	AMA	03°56'82" S 73°25'43" W	White-sand	I. Mesones (P. Fine, R. García)
Allpahuayo-Mishana	AMB	03°56'62" S 73°24'67" W	White-sand	I. Mesones (P. Fine, R. García)
Allpahuayo-Mishana	AMC	03°56'52" S 73°24'42" W	White-sand	I. Mesones (P. Fine, R. García)
Allpahuayo-Mishana	AMD	03°56'30" S 73°26'20" W	White-sand	I. Mesones (P. Fine, R. García)
Upper Nanay	ANV	03°43'89" S 74°07'58" W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Upper Nanay	ANC	03°43'87" S 74°07'20" W	WS (chamizal)	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Tamshiyacu	TA1	03°59' S 73°04'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Tamshiyacu	TA2	03°59' S 73°04'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Tamshiyacu	TAC	03°59' S 73°04'W	WS (chamizal)	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Jenaro Herrera	JH1	04°51' S 73°36'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones, R. García
Jenaro Herrera	JH2	04°51' S 73°36'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones, R. García
Jenaro Herrera	JHC	04°51' S 73°36'W	WS (chamizal)	P. Fine, I. Mesones, R. García
Jeberos	JEB	05°18' S 76°16'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Morona	MOP	04°16' S 77°14'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)
Morona	MOB	04°16' S 77°14'W	White-sand	P. Fine, I. Mesones (R. García)

entre 3 326 individuos. Más aún, nuestro promedio de diversidad de parcelas fue de 43.5 especies por parcela, sugiriendo que incluso con más muestreo en otros bosques de arena blanca, el total de especies no subiría mucho más. En contraste, las parcelas NON contenían 1 569 especies, entre 8 321 individuos, con un promedio de 232 especies, aunque los totales de especies están con certeza inflados debido al alto número de morfoespecies en la hoja de datos. Pitman (2000) encontró 1 077 especies en total, entre 9809 individuos en total, en 15 parcelas en el Parque Nacional Yasuni, Ecuador, y el número promedio de especies/ha fue de 239. En Manu encontró 693 especies entre 8 291 individuos, con una diversidad al nivel de parcela de 171 especies.

La baja diversidad para las parcelas de AB ha sido reportada en la Amazonía oriental y central, habiendo estimado Anderson (1981) 25 especies de 10 cm dap por ha cerca de Manaus, Brasil. En Venezuela, un transecto de 0.1 ha de bosque de arena blanca tuvo 35 especies de 5 cm dap (el mismo tamaño de parcela y límite de diámetro que nuestro estudio) (Coomes and Grubb, 1996). En Guyana han sido reportadas 62 especies de árboles de 10 cm dap por ha (Ter Steege et al. 2000a). Reportes previos, cerca de Iquitos, mostraron totales de diversidad al nivel de parcelas de más de 100 especies para bosques de arena blanca (Gentry, 1986) (Ruokolainen & Tuomisto, 1995). Creemos que esta discrepancia resulta del hecho de que sus parcelas cubrieron más de un tipo de suelo, ya que Gentry (1986) usaba estrechos transectos de cinturón de 500 m de longitud, y Ruokolainen and Tuomisto (1995) reportan un porcentaje de arena en sus análisis de suelo de solamente el 80% para las parcelas de «arena blanca» cerca de Iquitos, y su lista de especies carece de muchas de las especies dominantes en nuestra hoja de datos de AB.

Las parcelas de AB, en el Perú, a menudo tienen una superposición substancial en composición de especies, y este patrón se mantiene tanto si uno compara parcelas adyacentes en el mismo bosque de AB, o bosques de AB tan distantes como Jeberos y Allpahuayo–Mishana (Figura 2). Más aún, entre las 37 especies que aparecen en la lista de las diez especies más comunes para cada uno de los seis sitios, 17 de ellas ocurren más de una vez, y cinco de ellas ocurren tres veces en diferentes sitios de AB (Tabla 2). Estas 37 especies dominan las parcelas de AB, y constituyen un increíble 70% de todos los individuos. (Tabla 2). Las diez primeras especies en las parcelas de AB fueron todas muy comunes, y constituyen más del 52% del total de individuos. En contraste, las diez primeras especies NON constituyeron el 13.4% del total. En 30 parcelas de 1 ha en el Parque Nacional Yasuni, Ecuador, y dentro y en los alrededores del Parque Nacional del Manu, Perú, las especies más comunes con un amplio margen fueron la palmera *Iriartea deltoidea*, que constituyó el 7.3% del total de árboles (Pitman, 2000). Es claro que los bosques de AB están dominados por un menor número de especies, y que esta dominancia es probablemente el principal factor condicionante del patrón de baja diversidad al nivel de parcela.

Nuestra conclusión preliminar, a partir de estos resultados, es que los bosques de arena blanca parecen tener baja diversidad, están dominados por un grupo de 17 especies, y que las parcelas de bosques de arena blanca, distantes cientos de kilómetros, son tan similares entre sí como lo pueden ser otras parcelas distantes apenas unos cientos de metros.

Superposición en composición de especies entre parcelas de arena blanca y de no arena blanca

Parcelas de AB y NON son diferentes unas de otras. Esto se ve reflejado en el hecho de que existen nombres locales para los bosques de arena blanca en cada país amazónico en que se encuentran (Anderson, 1981). Pero, ¿cuán diferentes son? Esta pregunta no tiene una respuesta clara porque, hasta donde sabemos, nadie ha formalizado un vocabulario estándar ni métodos estadísticos para definir rigurosamente la similitud entre comunidades con diferente composición de especies. El nivel de similitud entre los bosques de AB y NON que aquí reportamos depende de qué índice usamos para estimarla. La mayoría de las comparaciones entre AB-NON han usado hasta ahora el índice de Jaccard, y han reportado similitudes de 0.10-0.20 (Ruokolainen & Tuomisto 1998) (Duivenvoorden et al. 2001). Sin embargo, el índice Jaccard (= número de especies compartidas/número total de especies en una parcela A+ número total de especies en parcela B) puede dar valores que implican cambios extremadamente bajos cuando se comparan parcelas de baja diversidad con parcelas de alta diversidad. Por ejemplo, si uno compara una parcela A con 300 especies con una parcela B con 30, incluso si todas las 30 especies son compartidas, el índice de Jaccard calculará una similitud de menos de 0.10. Sin embargo, el índice corregido de Sorenson 2sim que usamos aquí está también lejos del ideal. Retrocediendo a nuestro ejemplo

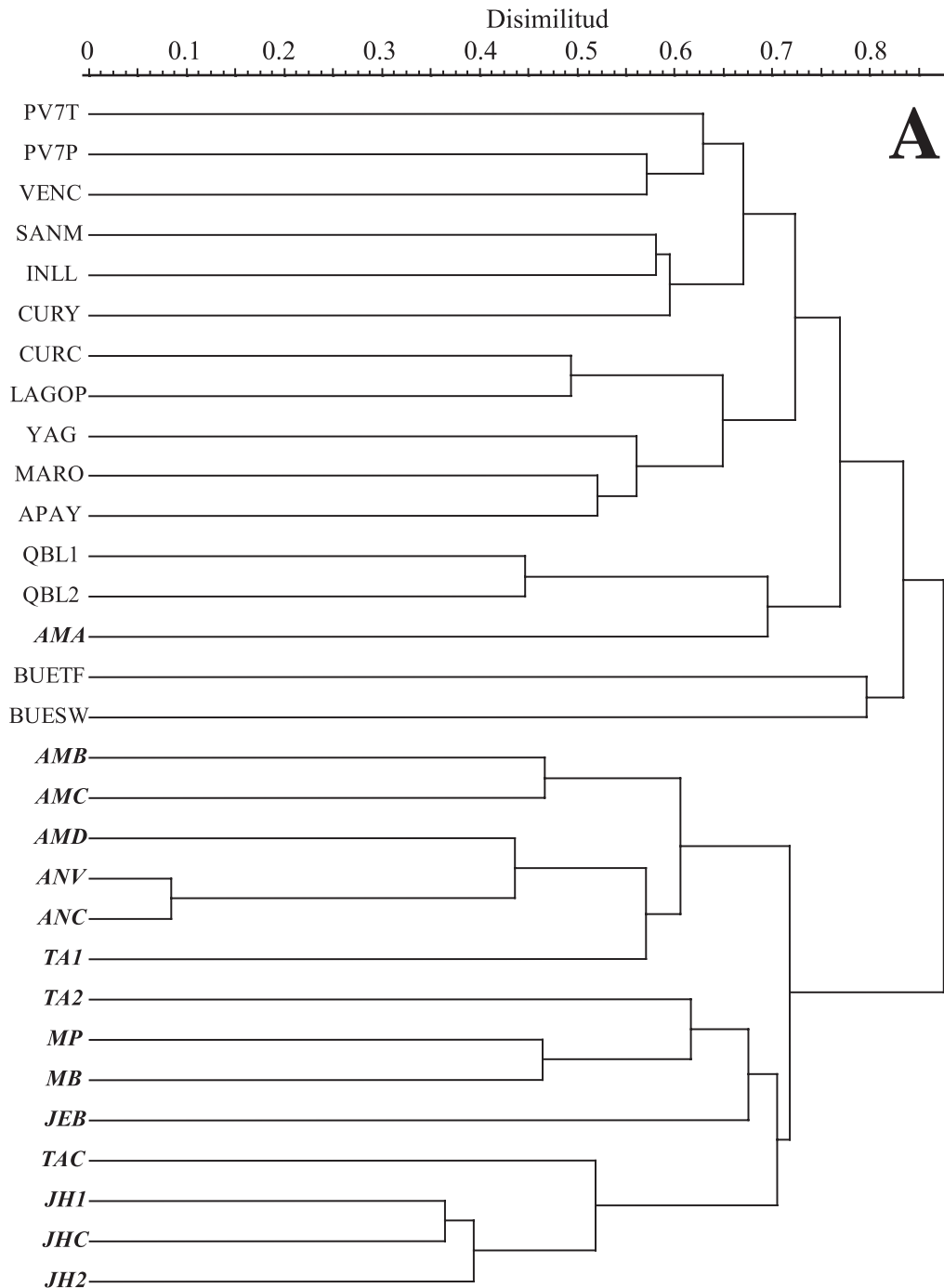
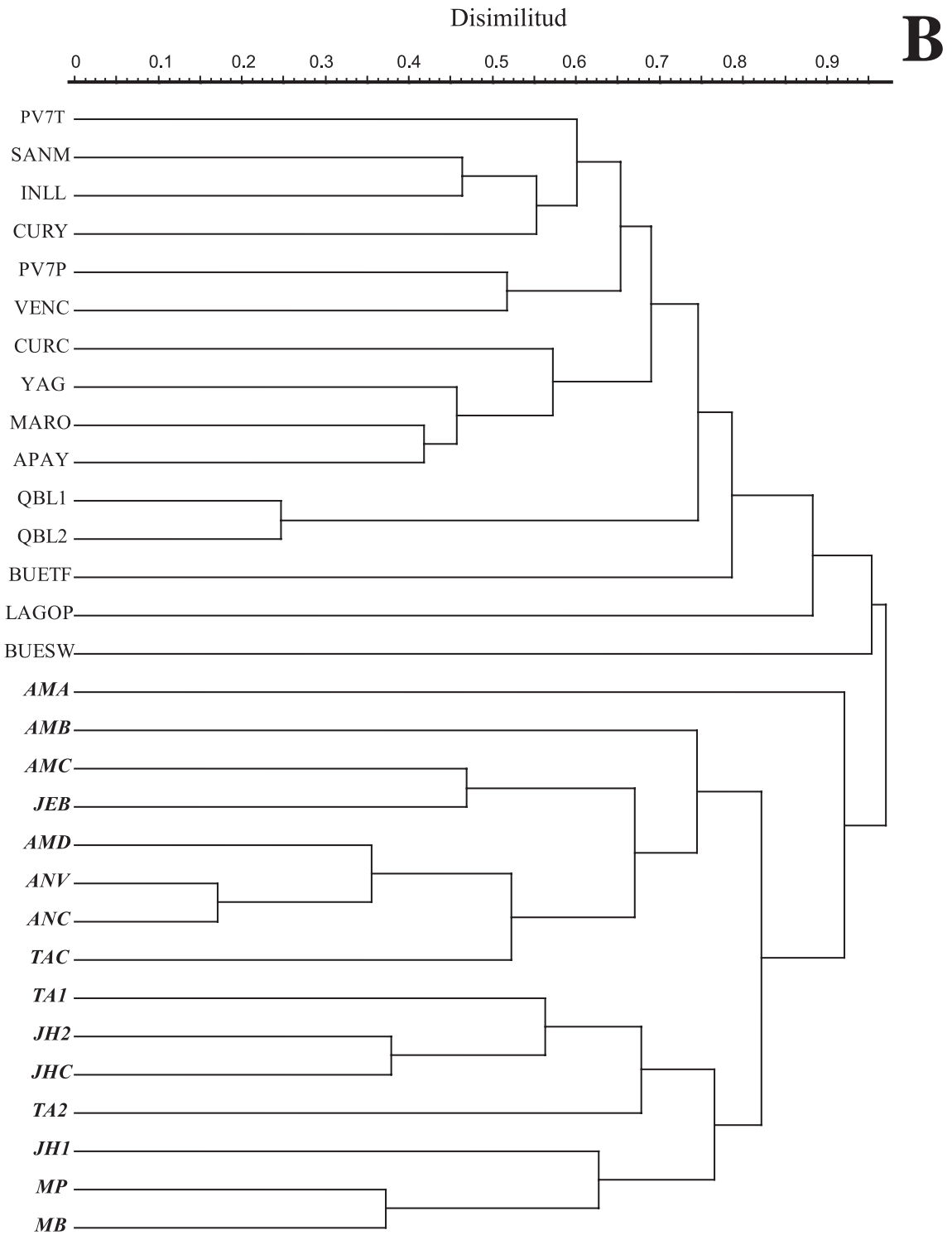


Figura 2: A) Análisis cluster, agrupación de vinculación-promedio («average-linkage clustering») usando los datos de presencia/ausencia (índice Sorensen modificado) de las 15 parcelas de AB y las 15 parcelas NON (de otros tipos de suelos) en Loreto, Perú. B) Análisis cluster, agrupación de vinculación-promedio usando los datos de presencia y abundancia (índice de Steinhaus) de las 15 parcelas de AB y las 15 parcelas NON (de otros tipos de suelos) en Loreto, Perú. Las letras mayúsculas de las parcelas en el dendrograma indican los sitios (ver Tabla 1). Las parcelas de AB están indicadas en cursivas negritas.



hipotético, la similitud de las dos parcelas sería de 1.00, aunque 270 de las 300 especies no ocurran en la parcela B. Mientras que el uso de la menor diversidad de especies como el punto de comparación es una mejora sobre el índice de Jaccard, la aceptación de este índice implica que tanto la baja como la alta diversidad de especies de las parcelas son resultado de algún factor extrínseco, en vez de que se deban a la dominancia competitiva de especies particulares. Si asumimos que todas las especies tienen la misma probabilidad de llegar a cada parcela, los patrones de recambio de las especies deberían ser evaluados comparando tanto la composición de especies como la dominancia particular de cada especie. Así, el índice de similitud de Steinhaus (que usa el número de individuos de las especies compartidas) parece ser la estimación más adecuada del recambio de especies entre estas tres alternativas.

Pitman (2000) encontró una similitud remarcable en la composición de especies entre Yasuní y Manu, bosques distantes en más de 2 000 km. Hubo 42 especies comunes a ambos bosques (con densidades de tallos de más de un individuo por ha). Él extrapola este patrón como una evidencia de que los bosques a lo largo y ancho del Amazonas eran predecibles, y dominados por una oligarquía de especies relativamente comunes. De modo interesante, solo dos de las 42 especies en esta lista (*Oenocarpus bataua* (Arecaceae) and *Micropholis venulosa* (Sapotaceae) y *Micropholis venulosa* (Sapotaceae) ocurren alguna vez en la hoja de datos de AB. Pero nuestros resultados no desmienten esta hipótesis, porque Manu y Yasuní están en suelos de arcilla relativamente fértiles (que cubren una amplia área en la Amazonía occidental) y nuestras parcelas estaban en arena blanca pobre en nutrientes (que cubren menos del 1% de la Amazonía peruana). En cambio, parece que las parcelas de AB están dominadas por una «oligarquía» propia (Tabla 2).

Tuomisto et al. (1995) sugieren que la Amazonía occidental está compuesta de más de 100 «biotopos» diferentes, cada uno de los cuales alberga una composición única de especies de plantas que se asocia estrechamente a las variables ambientales. Si el modelo de biotopos reflejase de forma apropiada los patrones de diversidad de los bosques amazónicos, uno podría predecir que cada parcela tendría una baja superposición en composición de especies, y que diferentes asociaciones de especies dominarían cada parcela. Mientras que encontramos que las parcelas de bosques de arena blanca son ciertamente bastante diferentes unos de otros (Figura 2), todas las seis localidades estuvieron dominadas por la misma asociación de especies (Tabla 2). Deberíamos enfatizar que nuestras parcelas fueron escogidas para incluir todas las diferentes clases de bosques de arena blanca, incluyendo tanto varillales como chamizales, áreas bien drenadas y áreas mal drenadas, etc. (c.f. García-Villacorta et al. 2003).

Nuestros resultados, junto con los de Pitman et al. (2001), pintan así un paisaje mucho más amplio de los hábitats boscosos de la Amazonía occidental. Los bosques de arena blanca, proclamados como el tipo más distintivo de bosque de tierra firme de la Amazonía (Anderson 1981, Gentry 1986) contienen todavía un número substancial de especies que también ocurren en suelos más fértiles. Incluso si usamos un criterio mínimo para comparar las parcelas de AB con las NON (considerando todas las morfoespecies de AB como endémicas a los bosques de AB), podríamos todavía encontrar más de un tercio de las especies de AB apareciendo en las parcelas NON. Creemos que los reportes previos de la baja superposición entre los bosques de arena blanca y los bosques de no arena blanca han sido subestimados de forma inapropiada por el uso del índice de Jaccard. Por ejemplo, si uno agrupa todos los datos de las 15 parcelas de AB y las 15 NON en una comparación AB vs. NON, el índice de Jaccard calcula una similitud de 0.12 entre AB y NON. Sin embargo, con los mismos datos, el α sim calcula una similitud de 0.46 entre los dos. Claramente, es indispensable que sea desarrollada una metodología estándar para comparar parcelas de baja y alta diversidad de especies antes que podamos evaluar, de forma apropiada, el nivel de similitud entre bosques de arena blanca y de no arena blanca.

Podemos concluir que, aunque los bosques de arena blanca son ciertamente «distintos» de los bosques sobre suelos más fértiles, son distintos debido a la baja diversidad y a la composición de sus especies dominantes, antes que debido a su composición general de especies.

¿Cuántas especies son endémicas a los bosques de arena blanca?

De las 217 especies en la hoja de datos de AB, 100 de ellas también ocurren en la hoja de datos NON, usando el criterio que elegimos para comparar las morfoespecies no estandarizadas. Sin embargo, sería prematuro etiquetar las 117 especies que no ocurren en la hoja de datos NON como endémicas a AB, habida cuenta de que 15 parcelas

Tabla 2: Las 12 familias más importantes en las 15 parcelas de arena blanca. Las letras C, V y B significan que la familia también está en una de las 12 listas más importantes de Colombia (Caquetá, Duivenvoorden et al. 1997), Venezuela (La Esmeralda, Coomes and Grubb, 1996); y Brasil (Manaus, Anderson, 1981).

Familia	Número de especies	Número de individuos	% total de individuos
Clusiaceae ^{CVB}	7	890	26.8
Malvaceae (s.l) ^{CV}	3	482	14.5
Fabaceae ^{CVB}	31	476	14.3
Sapotaceae ^{CVB}	12	154	4.6
Rubiaceae ^B	12	139	4.2
Sapindaceae	5	133	4.0
Elaeocarpaceae ^C	4	122	3.7
Arecaceae ^{CV}	7	120	3.6
Annonaceae	14	87	2.6
Myrtaceae ^{VB}	11	80	2.4
Euphorbiaceae ^{CVB}	7	78	2.3
Lauraceae ^{CV}	19	65	2.0
Otros (35)	85	498	15.0

NON son una muestra muy pobre de todos los hábitats diferentes a arena blanca que existen en la Amazonía occidental. Por tanto, hemos comparado nuestra lista de AB con la Flora Ecuatoriana publicada (Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador, Jorgensen & León-Yáñez, 1999). Los bosques de arena blanca nunca han sido reportados en el Ecuador; de este modo, si una especie de nuestra lista AB aparece en la flora del Ecuador, no debería ser considerada un endémico a AB. Hemos encontrado que 111 de las 217 especies ocurren en el Ecuador (usando el mismo criterio que arriba, hemos incluido las 29 morfoespecies de nuestra lista). Cuando estábamos compilando la lista del Catálogo del Ecuador con la lista de AB y NON, hemos encontrado que el número de endémicos a AB (especies que no ocurren ni en la hoja de datos NON ni en el Catálogo del Ecuador) ha sido reducido a 78 especies (36% del total) (ver Apéndice). Veintiuna especies adicionales de AB aparecieron en la lista NON, pero no en el Catálogo del Ecuador. Podría argüirse que se deben clasificar estas especies como especialistas facultativos de arena blanca, ya que muchas de ellas son extremadamente comunes en las parcelas de arena blanca, raras en las parcelas NON y no aparecen en absoluto en el Ecuador, donde la arena blanca está ausente. Por ejemplo, *Tachigali paniculata* (Fabaceae), que es la décima especie más común de AB, fue registrada 67 veces en las parcelas de AB (3 326 árboles), pero solamente tres veces en los 8 321 árboles en la hoja de datos NON.

Nuestra conclusión preliminar es que poco más de un tercio de las 217 especies son endémicas de arena blanca. Estas 78 especies no ocurren en las parcelas NON ni ocurren en el Catálogo de la Flora del Ecuador. Creemos que este es un estimado conservador, ya que muchas de las 29 morfoespecies colectadas en los bosques de AB probablemente son nuevas especies o endémicas de arena blanca de la Amazonía occidental. Por ejemplo, la 17ª especie más común en nuestras parcelas de arena blanca fue descrita recientemente como una nueva especie, *Tovomita calophyllophylla* (Clusiaceae) (García-Villacorta & Hamel, 2004). Una de las colectas de nuestros inventarios en Jeberos rindió un nuevo género para el Perú (*Hortia*, Rutaceae). Es importante recalcar cuán escasas son las colecciones de plantas hechas en cualquiera de los bosques de arena blanca en el Perú, especialmente en los bosques de arena blanca distantes de Iquitos.

Nos gustaría enfatizar que nuestro estimado de la superposición en composición de especies fue muy conservadora, ya que asumimos que las hojas de datos de AB y NON tenían el número máximo de morfoespecies en común. Más aún, podría haber unas cuantas especies crípticas escondidas en la hoja de datos, inflando artificialmente la superposición entre tipos de bosques. Por ejemplo, dos especies de *Protium* (Burseraceae), *P.*

calanense (encontrada en arena blanca) y *P. aracouchini* (nunca encontrada en arena blanca), son casi idénticas morfológicamente, y frecuentemente son agrupadas como una sola especie (Daly, 1987). Descubrimos que estas dos especies tenían una divergencia en la secuencia molecular que es substancialmente grande (>3%), más grande que muchos otros pares estrechamente relacionados de especies morfológicamente distintas dentro del género *Protium*. En esta misma línea, hay tres especies en nuestra lista que sugerimos deberían ser investigadas por diversidad críptica, y cuyos grupos deberían ser objeto de un análisis de filogenia molecular, *Ferdinandusa chlorantha* (Rubiaceae), *Euterpe catinga* (Arecaceae) y *Dendropanax umbellatus* (Araliaceae). Estas tres especies son potencialmente endémicas de AB y no ocurren en ninguna de las parcelas NON. Lo que es más intrigante acerca de estas tres especies es que el Catálogo del Ecuador las reporta como ausentes de los bosques amazónicos de tierras bajas. *Ferdinandusa* y *Euterpe* son reportadas solamente de grandes elevaciones en los Andes (1000-1500 m), mientras que *Dendropanax* es reportada de la costa pacífica, al otro lado de los Andes.

Comparando los bosques de arena blanca del Perú con los de la Amazonía oriental

Diez de las doce familias más comunes de los bosques de arena blanca del Perú aparecen en las listas de las familias más importantes en los bosques de AB más al este, de acuerdo a fuentes publicadas en Colombia, Brasil y Venezuela (Tabla 3). Una familia en particular, la Clusiaceae, domina los bosques de arena blanca a lo largo y ancho de la Amazonía. A diferencia de la familia Frabaceae, que domina en todas partes de la Amazonía (Gentry, 1988), la familia Clusiaceae no aparece entre las 12 primeras familias en las parcelas en suelos no de arena blanca, sugiriendo que hay algo en el sustrato de arena blanca que promueve altas poblaciones de árboles de Clusiaceae.

Tabla 3: Las diez especies más dominantes para cada sitio en la Figura 1. El número de parcelas de cada sitio está en paréntesis al lado del nombre del sitio. Especies en negrita están en la lista por más que un sitio.

Morona (2)		
Arecaceae	Euterpe catinga	41
Fabaceae	Tachigali paniculata	35
Monimiaceae	Siparuna guianensis	28
Sapotaceae	Chrysophyllum sanguinolentum ssp. sanguinolentum	17
Fabaceae	Maclobium microcalyx	17
Sapindaceae	Matayba inelegans	16
Myristicaceae	Virola calophylla	12
Humiriaceae	Sacoglottis ceratocarpa	12
Annonaceae	Oxandra aff. asbeckii	9
Euphorbiaceae	Hevea guianensis	9
Jeberos (1)		
Fabaceae	Parkia igneiflora	31
Icacinaceae	Emmotum floribundum	26
Sapotaceae	Chrysophyllum sanguinolentum ssp. sanguinolentum	25
Apocynaceae	Macoubea sprucei	16
Aquifoliaceae	Ilex aff. andarensis	14
Euphorbiaceae	Hevea guianensis	14
Sapindaceae	Matayba inelegans	14
Clusiaceae	Tovomita calophyllophylla	13
Sapotaceae	Pouteria lucumifolia	11
Sapotaceae	Pouteria cuspidata ssp. cuspidata	11

Jenaro Herrera (3)

Clusiaceae	Caraipa tereticaulis	164
Clusiaceae	Hapocalthra cordata	77
Clusiaceae	Calophyllum brasiliense	70
Myrtaceae	Marlierea caudata	26
Rubiaceae	Platycarpum orinocense	26
Burseraceae	Protium subserratum ssp. subserratum	25
Annonaceae	Bocageopsis canescens	25
Sapindaceae	Cupania diphylla	19
Monimiaceae	Siparuna guianensis	19
Clusiaceae	Tovomita calophyllophylla	17

Tamshiyacu (3)

Clusiaceae	Caraipa utilis	209
Clusiaceae	Hapocalthra cordata	125
Malvaceae sl	Pachira brevipes	92
Clusiaceae	Caraipa tereticaulis	33
Sapindaceae	Matayba inelegans	21
Rubiaceae	Platycarpum orinocense	21
Fabaceae	Tachigali paniculata	11
Clusiaceae	Tovomita calophyllophylla	11
Fabaceae	Macrolobium sp. 2	11
Elaeocarpaceae	Sloanea robusta c.f.	11

Alto Nanay (2)

Malvaceae sl	Pachira brevipes	96
Clusiaceae	Caraipa utilis	73
Elaeocarpaceae	Sloanea robusta c.f.	68
Fabaceae	Dicymbe uaiparuensis	58
Sapindaceae	Cupania diphylla	37
Rubiaceae	Ferdinandusa chlorantha	23
Arecaceae	Mauritiella armata	17
Fabaceae	Macrolobium microcalyx	13
Araliaceae	Dendropanyx palustris	12
Fabaceae	Dimorphandra macrostachya ssp. glabrifolia	12

Allpahuayo-Mishana (4)

Malvaceae sl	Pachira brevipes	271
Clusiaceae	Caraipa utilis	53
Fabaceae	Dicymbe uaiparuensis	48
Araliaceae	Dendropanyx umbellatus	30
Arecaceae	Euterpe catinga	26
Fabaceae	Tachigali ptychophysco	22
Sapotaceae	Chrysophyllum sanguinolentum ssp. sanguinolentum	22
Fabaceae	Parkia igneiflora	21
Elaeocarpaceae	Sloanea robusta c.f.	20
Rubiaceae	Pagamea guianensis	17

Para poder examinar la similitud en las parcelas de AB del Perú con parcelas de AB en la Amazonía oriental y central y en las Guayanas, se necesita comparar listas completas de especies, pero hasta donde sabemos, no hay un solo registro publicado de una lista del nivel de parcela en bosques de arena blanca en la Amazonía oriental o en las Guayanas. Adicionalmente, la mayoría de nuestras comparaciones de herbario fueron llevadas a cabo en el Field Museum (F) y en el Missouri Botanical Garden (MO), que tienen extensas colecciones de árboles de la Amazonía occidental, pero no poseen tantas colecciones de áreas de bosques de arena blanca en la Amazonía central y oriental. Es bastante posible que muchas especies de arena blanca (pero más probablemente morfoespecies sin nombrar) sean las mismas en los bosques de arena blanca del Perú y los bosques de arena blanca localizados más al este. Ciertamente, especies de nuestra lista de AB como *Mauritia carana* (Arecaceae) han sido reportadas de bosques de AB en Colombia, Brasil y Venezuela (Anderson, 1981) (Coomes & Grubb, 1996) (Duivenvoorden et al. 2001). Por otro lado, incluso en la cuenca del río Negro ha sido reportado que los bosques de arena blanca son extremadamente disímiles en composición (Anderson, 1981). De este modo, la caracterización de la flora de AB en Sudamérica sigue siendo una avenida de estimulante investigación para el futuro.

Conservación de bosques amazónicos: El objeto de los esfuerzos de futuras investigaciones botánicas

La mayor parte de la investigación botánica actual en la Amazonía está centrada en un creciente número de inventarios de árboles (Ter Steege et al. 2003). Mientras que acumular datos sobre regiones en las que no se han realizado colectas es un objetivo ciertamente laudable, se necesita poner mucha atención para comprender la diversidad de parcelas de árboles que han sido ya inventariadas. La mayoría de esos árboles languidecen como morfoespecies sin identificar, o simplemente como especies nombradas de forma trágica o dudosa de géneros y familias sin especialistas taxonómicos en la actualidad (por ej. Nyctaginaceae). ¿Cómo podemos comparar extensas redes de parcelas a través de un continente entero cuando apenas tenemos una pequeña idea de las identidades de las especies de árboles? Son las especies de apariencia similar especialistas crípticos de hábitat o endémicas locales? ¿O algunos taxones morfológicamente distintos están exhibiendo plasticidad fenotípica? Estas últimas cuestiones solamente pueden ser contestadas con monografías sistemáticas asociadas con estudios de filogenia molecular y genética de poblaciones, aunque solamente un puñado de grupos de árboles tropicales es actualmente el objeto de cualquier programa de investigación activa en algún laboratorio.

Conclusiones

Nosotros tenemos ahora una base de datos preliminar con la que podemos describir la flora arbórea de los bosques sobre arena blanca del Perú. Los bosques de arena blanca son diferentes de otros bosques amazónicos en tierra firme, en buena medida debido a su baja diversidad al nivel de parcela y a la dominancia por un grupo de 17 especies que agrupan a la mayoría de todos los individuos. Esperábamos que la flora de arena blanca estuviese compuesta principalmente por especialistas de arena blanca, ya que la arena blanca es extremadamente pobre en nutrientes en relación con otros suelos de tierra firme en la Amazonía. Por un lado, nuestra predicción se cumplió, ya que la mayoría de los individuos en las parcelas de AB son endémicos a los bosques de AB, o al menos mucho más comunes en las parcelas de AB que en las parcelas NON («especialistas facultativos en AB»). Por otro lado, fue sorprendente que fuesen encontradas en las parcelas de AB tantas especies diferentes de árboles comunes en otros tipos de suelos más fértiles. Mientras que sus números podrían estar posiblemente inflados debido a la diversidad críptica, parece aceptable estimar que alrededor de la mitad del número total de especies que encontramos en todas las parcelas de AB se debe a las especies más comunes en otros suelos. Nosotros especulamos que muchas especies poseen rasgos que les permitan la supervivencia en suelos de arena blanca, pero muy pocas especies poseen rasgos que les permitan llegar a ser dominantes. Este fenómeno resulta, en el patrón que encontramos, de escasa superposición en composición de especies entre las parcelas NON y AB, de especies que fueron comunes en AB, paralela con una superposición substancial de especies de parcelas NON y AB que fueron raras en las parcelas de AB y estuvieron presentes en las parcelas NON.

PARTE DOS. La contribución de la heterogeneidad edáfica a la evolución y diversidad de los árboles Burseraceae en la Amazonía occidental

Introducción

Muchos autores han propuesto que la gran diversidad de hábitats contribuye a la gran riqueza de especies en los bosques tropicales (Gentry, 1981; 1986; 1988) (Tuomisto et al. 1995; 2003) (Clark et al. 1998; 1999) (Condit et al. 2002). Ciertamente, las evaluaciones han documentado cambios substanciales en la composición de especies de árboles a través de hábitats y han correlacionado estos cambios con diversas condiciones abióticas, por ejemplo, la altitud, el tipo de suelo o la gradiente pluvial (Gentry, 1986; 1988) (Tuomisto et al. 1995) (Ruokolainen et al. 1997) (Davies et al. 1998) (Webb & Peart, 2000) (Potts et al. 2002) (Pyke et al. 2002). Las evaluaciones por sí mismas, sin embargo, no han sido capaces de ilustrar cómo la heterogeneidad ambiental podría contribuir a la diversificación. La hipótesis de que la heterogeneidad ambiental realmente conduce a la especialización por hábitat en plantas, no ha sido probada rigurosamente con datos sobre la especificidad de plantas individuales a un hábitat particular en una región entera, a la par con las relaciones filogenéticas de árboles especialistas de hábitats en los bosques húmedos tropicales. Tal aproximación es crítica para probar las conexiones causales de los patrones ecológicos de asociación de hábitats con la base evolutiva de la especialización en un hábitat (Ricklefs & Schluter, 1993).

Aquí mapeamos la asociación de hábitat dentro de una filogenia de un clado diverso de árboles amazónicos, para evaluar el papel de la heterogeneidad ambiental en el origen de la diversidad regional de este grupo. Si la especialización por hábitat no es conductora de la diversificación en un clado, esperamos encontrar, o bien que la mayoría de las especies estarán asociadas con más de un hábitat, o bien que los especialistas de hábitat estarán agrupados filogenéticamente entre ellos (esto es, son los parientes más cercanos entre sí). En este último caso, la evidencia podría ser consistente con una hipótesis de que la especialización por hábitat causó la división inicial de los linajes, pero que la mayor parte de los eventos de diversificación subsiguientes fueron causados por eventos alopatricos vía dispersión y/o vicarianza. Por el contrario, si encontramos que los especialistas de hábitat han evolucionado repetida e independientemente, esto podría señalar a un rol más recientemente y activo de la heterogeneidad ambiental en el proceso de diversificación.

Examinamos la contribución de la especialización por hábitat a la diversidad regional de ocho bosques extendidos en más de 2 000 km a lo largo de la Amazonía occidental e incluyendo tres hábitats edáficos encontrados en toda la tierra firme en la cuenca amazónica: bosques de arena blanca, bosque de terraza (también conocidas como de arena marrón), y bosques de arcilla. Las composiciones de especies de plantas son distintivas en cada uno de esos hábitats a lo largo de los trópicos, definida como una mayor superposición en composición de especies en parcelas localizadas dentro de cada uno de los hábitats que entre ellos (Ashton, 1976) (Guillamet, 1987) (Tuomisto et al. 1995) (Swaine, 1996) (Ruokolainen et al. 1997) (Ruokolainen & Tuomisto, 1998) (Daly & Mitchell, 2000) (Ter Steege et al. 2000a; 2000b) (Potts et al. 2002). Un componente importante de esta flora en la cuenca amazónica pertenece a la tribu Protieae de las Burseraceae (Daly, 1987) (Ruokolainen & Tuomisto, 1998) (Pitman, 2000). Nosotros, por tanto, escogimos este grupo monofilético para investigar la especialización edáfica.

Preguntamos primero hasta qué grado cada especie de la Amazonía occidental de las Protieae podría ser clasificada como especialista edáfica, y qué hábitat edáfico particular ocupa. Luego hemos reconstruido una filogenia con base molecular de la especie, y hemos mapeado la asociación de hábitat en la filogenia para preguntarnos cuántas veces la especialización por hábitat ha evolucionado independientemente en el clado.

Organismos de estudio

La monofilia de la tribu Protieae Engl., consistente en los géneros *Protium* (ca. 120 spp.), *Crepidosperrum* (5 spp.), y *Tetragastris* (9 spp.) ha sido sustentada por el análisis filogenético (Clarkson et al. 2002) (Weeks et al. 2005). La base morfológica para separar estos géneros es débil (Daly 1987; 1989), de modo que todos son incluidos en este estudio. Las especies de *Crepidosperrum* y *Tetragastris* están restringidas a los Neotrópicos, mientras que aquellas de *Protium* son pantropicales, con siete especies reconocidas en los Paleotrópicos. Hemos muestreado 35 de las cerca de 40 especies de Protieae que se conoce ocurren en las tierras la Amazonía baja occidental, y todas las especies encontradas en nuestros inventarios forestales. Estas incluyen tres especies

de *Crepidospermum*, una especie de *Tetragastris*, y 31 de cerca de 70 especies de *Protium* conocidas de la Amazonía. En nuestro estudio filogenético hemos incluido una especie de América Central, una especie de Madagascar, y tres especies de las Guayanas. Este esfuerzo abarca todas las secciones reconocidas de *Protium* (Daly, 1987; 1989; 1992) (Harley & Daly, 1995).

Hábitats

El bosque de tierra firme en la Amazonía no puede ser considerado un solo hábitat homogéneo (Tuomisto et al. 1995). Para examinar la especificidad de hábitat para las Protieae, evaluamos tres hábitats edáficos comunes que, según se ha informado, albergan floras distintas en la Amazonía: bosques de arena blanca, bosques de terrazas, y bosques de arcilla (Anderson, 1981) (Guillamet, 1987) (Tuomisto et al. 1995) (Ruokolainen et al. 1997) (Ruokolainen & Tuomisto, 1998) (Daly & Mitchell, 2000) (Ter Steege et al. 2000a; 2000b). Los diferentes orígenes de la arena blanca, las formaciones de terrazas y los suelos de arcilla resultan de la compleja historia geológica de la Amazonía occidental, que incluye repetidas incursiones marinas y eventos tectónicos masivos; estos últimos culminaron en el levantamiento de la cordillera de los Andes y produjeron grandes cambios en la dirección de los principales sistemas fluviales de la región (Räsänen, 1987) (Hoorn, 1993; 1994) (Burnham & Graham, 1999).

La arena blanca se deriva de sedimentos erosionados de arenisca de origen Precámbrico, que fueron depositados por ríos que drenaban al oeste antes del levantamiento de los Andes. Compuestas principalmente por cuarzo, carecen casi por completo de nutrientes (Huber, 1995) (Ter Steege et al. 2000a). Estas formaciones ocurren en pequeños parches en la Amazonía occidental; es una cuestión abierta si la mayoría de estos depósitos son en el presente remanentes en su localización pre-andina, o si han sido transportados subsiguientemente por sistemas fluviales más recientes (Jukka Salo, pers. comm.). En la Amazonía occidental, los bosques de arena blanca aparecen en islas pequeñas, raramente más extensas que unos pocos kilómetros cuadrados, excepto en la cuenca del río Negro, donde se reporta que son bastante extensos (10-100 km²) (Huber, 1995). En conjunto, comprenden aproximadamente el 3% del área total de la cuenca Amazónica (Ter Steege et al. 2000a). El bosque de arena blanca, también conocido como caatinga amazónica, es quizás el hábitat edáfico más distintivo florísticamente de la Amazonía, con muchas especies endémicas (Anderson, 1981). La extrema pobreza de nutrientes (Medina & Cuevas, 1989) (Coomes, 1997) (Coomes & Grubb, 1998), causa que los árboles tengan un dosel reducido en relación con otros tipos de suelos, contribuyendo a la apariencia física única de estos bosques. Las formaciones de arena blanca se diferencian fácilmente de las formaciones de terrazas gracias a su color blanco o blanco grisáceo, y al contenido casi puro de arena cuarcítica.

Las formaciones de terrazas se derivan de arenas y gravas de origen andino depositadas por ríos del Plioceno y del Pleistoceno después del levantamiento andino (Hoorn, 1993; 1994). Estos suelos son arenosos, mezclados con algo de barro, limo y arcilla. Tienen color marrón, naranja o amarillo, y a menudo se los llama en la literatura suelos de «arena marrón» (Tuomisto & Ruokolainen, 1994) (Ter Steege et al. 2000a). Dado que los suelos de terraza frecuentemente incluyen muchos tipos de sedimentos diferentes a la arena, nos referiremos a ellos a lo largo del texto como suelos de terraza. Estos suelos tienen similar retención de nutrientes a los suelos de arena blanca, pero tienen una disponibilidad mayor de nutrientes, y son de algún modo intermedios en fertilidad entre los suelos de arena blanca y los de arcilla (Kauffman et al. 1998) (Ter Steege et al. 2000a). Aunque recientes en origen, ha habido probablemente grandes áreas en la Amazonía occidental cubiertas por suelos de apariencia y fertilidad similares antes del levantamiento de los Andes (Struwe et al. 1997).

Los suelos de arcilla de la Amazonía occidental (conocidos como la formación Solimoes o Pebas) se han originado por la erosión de las rocas metamórficas cretáceas que quedaron expuestas durante el levantamiento de los Andes (Hoorn, 1993). La deposición de sedimentos ocurrió en pantanos y lagos someros, así como en estuarios causados por las intrusiones marinas desde el Caribe, como indican los fósiles marinos y el polen de mangles encontrados cerca de Iquitos. Las arcillas de la formación Pebas ocupan topográficamente las áreas más bajas, habiendo sido depositados encima de ellas los suelos de las terrazas más recientes. Las arcillas de la formación Pebas son típicamente de color gris, púrpura o rojo. Estas arcillas tienen un contenido de nutrientes más alto en relación con los otros dos tipos de suelos, y tienen una capacidad de retención de nutrientes más alta, debido a la mayor capacidad de intercambio de cationes de la arcilla (Duivenvoorden, 1995) (Kauffman et al. 1998) (Ter Steege et al. 2000a).

Bosques muestreados

Hemos muestreado seis bosques en el departamento de Loreto, Amazonía norperuana (Figura 1), y uno en el Parque Nacional Yasuní, en la Amazonía ecuatoriana. La especialización edáfica entre especies de *Protieae* fue estudiada intensivamente en la Reserva Nacional Allpahuayo–Mishana, al suroeste de Iquitos, Perú (Figura 3). Esta reserva comprende mayormente bosques de tierra firme que son un mosaico de hábitats de arena blanca, terrazas y arcilla (Vásquez, 1997). También visitamos otros seis bosques en la Amazonía noroccidental, para investigar si las asociaciones edáficas encontradas entre las especies en Allpahuayo–Mishana son congruentes con hábitats a cientos de kilómetros de distancia. En todos los bosques citados arriba colectamos todos los árboles de *Burseraceae* que encontramos, y los especímenes voucher de todas las especies fueron depositados en los herbarios del New York Botanical Garden (NY), y/o el Field Museum of Natural History (F) y la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana (AMAZ). Para añadir datos sobre la asociación de hábitat en las *Protieae* en la Amazonía occidental, Nigel Pitman contribuyó con una lista de especies de *Protieae* de su red de 13 parcelas de una hectárea estandarizadas taxonómicamente y establecidas por John Terborgh, Percy Núñez y otros en el bosque de tierra firme del interior y del área de influencia del Parque Nacional Manu, en el suroccidente del Perú.

Especificidad de hábitat y distribución de *Protieae*

Fueron determinadas las asociaciones de hábitat de *Protieae* con bosques de arena blanca, terraza y arcilla en 67 parcelas, en 18 sitios diferentes dentro de Allpahuayo–Mishana para cada uno de los tres hábitats (28 parcelas, 9 sitios en arena blanca, 5 sitios en arena marrón, y 24 parcelas, 6 sitios en arcilla). Cada sitio incluyó un máximo de cuatro parcelas. Los sitios nunca estuvieron a menos de 100 m de distancia entre sí, y los 18 sitios estuvieron distribuidos dentro de un área de 1 500 ha (Figura 3). Las parcelas fueron de 1 000 m² de tamaño, y rectángulos de 20 X 50 m (todas las parcelas de arena blanca y terraza, y la mitad de las parcelas de arcilla) o cinturones de 200 X 5 m (dado que la mitad de los sitios de arcilla ocurren como fajas a lo largo de quebradas). Fueron marcados en cada parcela todos los individuos de más de 0.5 m en altura de los géneros *Protium*, *Crepidospermum*, y *Tetragastris*, identificados y colectados si fue necesario. Representantes de cada especie fueron colectados como vouchers para extracción de DNA.

Para caracterizar el grado de la especificidad de hábitat en cada especie, usamos el Test Exacto de Fisher con los datos de presencia/ausencia de cada especie para todas las parcelas. Este test evita el problema de que los árboles a menudo ocurren en patrones espaciales noindependientes (Clark et al. 1999) (Plotkin et al. 2000) (Harms et al. 2001), y es muy conservador para muestras de tamaño pequeño (Zar, 1999). Fuimos así capaces de incluir todas las (cuatro) especies más raras, excepto una en el análisis estadístico. Fue analizada la asociación de cada especie con cada uno de los tipos de hábitat, y el Test Exacto de Fisher da valores de significancia tanto para asociación como para la no-asociación con cada hábitat particular. Las asociaciones de hábitat observadas en la reserva fueron también examinadas en otros siete bosques y se colectaron muestras de todas las especies de *Burseraceae* en cada tipo de hábitat de cada bosque para determinar si la especificidad de hábitat permanecía constante a través del rango de la especie. Adicionalmente, con el muestreo adicional fuimos capaces de señalar las asociaciones de hábitat para las cuatro especies raras en Allpahuayo–Mishana. En el Parque Nacional Yasuní, en el Ecuador, el tercer autor colectó una muestra en gel de sílice para cada especie de *Protieae* encontrada en la Parcela de Dinámica de Bosques de 50 ha.

Estudio filogenético: genes usados en métodos de análisis y secuenciamiento

Fueron secuenciadas para análisis filogenético la región espaciadora transcrita interna (ITS, según siglas en inglés) y la región espaciadora transcrita externa (ETS) de la región de repetición del DNA nuclear ribosomal (ver Fine et al. 2005 para métodos detallados). Fuimos capaces de secuenciar 35 especies por secuencias ITS y 25 especies por secuencias ETS. El análisis combinado incluyó 40 especies; 30 de estas fueron secuenciadas tanto por ITS como por ETS, y en ocho de las cuales fuimos capaces de obtener solamente secuencias ITS, y en otras dos fuimos capaces de obtener solamente secuencias ETS.

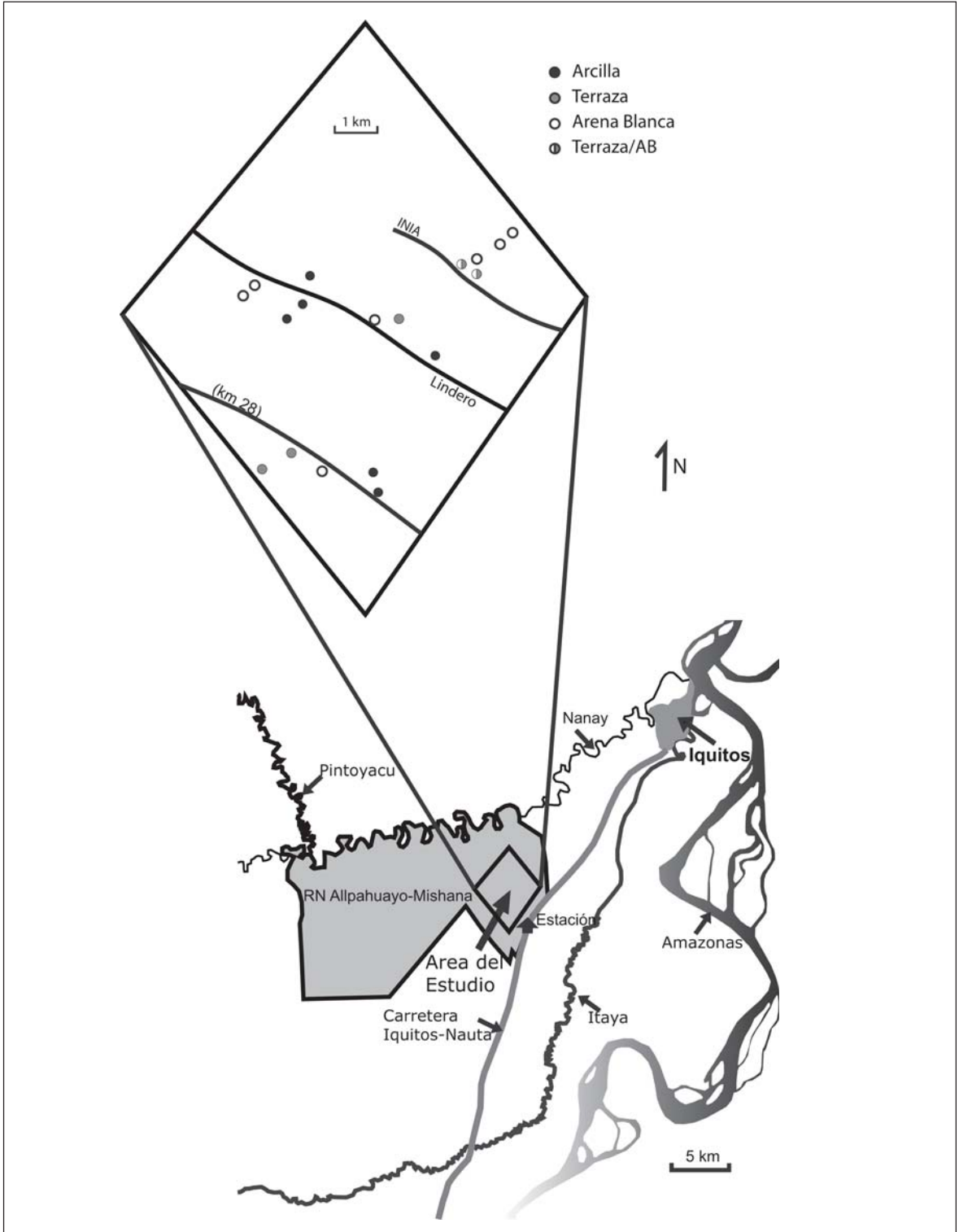


Figura 3: Mapa de la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana cerca de Iquitos. El diamante detalla el área de los 18 sitios para los inventarios de las Burseraceae. Los círculos negros, grises y blancos representan sitios que son de arcilla, terraza y arena blanca, respectivamente.

Para 12 de las 40 especies fueron secuenciados entre dos y cuatro especímenes por especie. Los especímenes identificados como la misma especie fueron realmente los parientes más cercanos entre sí, y las accesiones siempre se diferenciaron entre 0-1% de divergencia de secuencia no corregida para ITS o ETS. Por tanto, para los análisis combinados, fue usada solamente una accesión por especie para reducir el tiempo del análisis.

Usamos tres especies de *Bursera* como grupos externos, porque *Bursera* fue identificada entre los parientes más cercanos de *Protium*, *Crepidospermum* y *Tetragastris* en un análisis filogenético reciente (Weeks et al. 2005). Hemos descargado secuencia de DNA de *Bursera* por ITS del GenBank (AF080024, AF080026, AF080030) así como las secuencias ETS publicadas en Weeks et al. (2005) para incluirlas en nuestro alineamiento de secuencia y análisis filogenético.

Evolución de la asociación de suelos

La asociación de hábitat en plantas resulta de un conjunto complejo de caracteres correlacionados, todos los cuales pueden ser considerados en conjunto con un rasgo extrínseco de una especie (c.f. Webb et al. 2002). Para cada especie, la asociación de suelos fue puntuada como un carácter discreto: arena blanca (varillal) (V), terraza (T), arcilla (A) o cualquier combinación de los tres. El número de cambios fue mapeado en un árbol de consenso estricto de los 55 árboles más parsimoniosos. Las reconstrucciones asumieron la parsimonia de Fitch y la optimización de transformación acelerada (ACCTRAN). Favoreciendo reversiones sobre paralelismos, se considera que ACCTRAN es la aproximación más conservadora para estimar los orígenes independientes de rasgos (Maddison & Maddison, 2001).

Resultados y discusión

La mayoría de las especies de Proteaceae son especialistas de hábitat: especificidad de hábitat en Allpahuayo – Mishana.

Hemos encontrado 1 158 individuos de 29 especies diferentes de árboles de *Crepidospermum*, *Protium* y *Tetragastris* en nuestras 67 parcelas en Allpahuayo–Mishana (Tabla 4). Veinticinco especies ocurrieron en un número insuficiente de parcelas para evaluarlas con los Tests Exactos de Fisher. De estas 25 especies, 21 estuvieron asociadas de forma significativa con un solo hábitat, tres estuvieron asociadas con dos hábitats, y una no estuvo asociada de forma significativa con un hábitat (asociándose con otros dos por defecto). De las especialistas de hábitat, una especie fue especialista de arena blanca, 10 fueron especialistas de terraza, y 10 fueron especialistas de arcilla. Dos de las cuatro no especialistas estuvieron asociadas con suelos de arcilla y terraza, y dos estuvieron asociadas con suelos de arena blanca y terraza. Aunque tres especies fueron encontradas en suelos de arena blanca, terraza y arcilla, ninguna de las tres estuvo significativamente asociada con al menos uno de estos tipos de hábitat. Adicionalmente, individuos maduros de estas tres especies nunca fueron encontrados en parcelas de hábitat no asociado (Tabla 4). Así, ninguna especie fue clasificada como generalista completa (asociada con los tres hábitats), y ninguna especie fue asociada con la combinación de hábitats de arcilla y arena blanca.

Especificidad de hábitat en la Amazonía occidental

En total, incluyendo Allpahuayo–Mishana y todos los demás bosques evaluados en la Amazonía occidental, hemos colectado 35 especies en total de *Crepidospermum*, *Protium* y *Tetragastris*, añadiendo seis nuevas especies a nuestro total de Allpahuayo–Mishana (Tabla 5). Comparando los resultados de Allpahuayo–Mishana con los otros siete bosques de la Amazonía occidental en la Figura 1 (más Yasuní y Manu), 21 de las 25 especies que también ocurrieron en los otros bosques fueron colectadas en los mismos hábitats con los que fueron asociadas estadísticamente en Allpahuayo–Mishana. Cuatro de estas especies fueron encontradas en hábitats adicionales, aunque tres de ellas, *Protium hebetatum*, *P. trifoliolatum* y *P. guacayanum*, fueron también encontradas en hábitat de terraza en Allpahuayo – Mishana, pero no estuvieron asociadas significativamente con él. Hemos añadido entonces la asociación de terraza a estas especies para el puntaje de caracteres (Tabla 4). La cuarta especie, *P. opacum*, fue colectada en dos bosques diferentes de arena blanca. En cada caso fue colectado solamente un individuo, y *P. opacum* no fue designada como asociada con arena blanca, debido a que

Tabla 4: Asociaciones de hábitat en Allpahuayo-Mishana. Números en negritas (los números de parcelas en que una especie fue colectada) son asociaciones positivas y significativas con un tipo de hábitat (prueba Fisher’s Exact), y * indica el nivel de significancia (* <0.05, ** <0.01, ***<0.001). Los * sin negrita indican asociaciones negativas que son significativas (prueba Fisher’s Exact). NS = NO SIGNIFICATIVA.

	Hábitat			Total parcelas	Total árboles	Asociación edáfica
	Varillal	Terraza	Arcilla			
# Parcelas	28	15	24	67	1157	
ESPECIES						
<i>Protium heptaphyllum ssp ulei</i>	10***	0	0**	10	75	V
<i>Protium rubrum</i>	1	0	0	1	1	raro, NS
<i>Protium calanense</i>	6	4	0**	10	47	(V/T)
<i>Protium subserratum ssp subserratum</i>	20*	12*	4***	36	225	V/T
<i>Crepidospermum pranceii</i>	0	3**	0	3	3	T
<i>Protium altsonii</i>	0*	4*	3	7	8	T
<i>Protium crassipetalum</i>	0***	11***	2	13	45	T
<i>Protium decandrum</i>	0	4**	0	4	16	T
<i>Protium divaricatum ssp krukoffii</i>	0	4**	0	4	8	T
<i>Protium ferrugineum</i>	3*	10***	6	19	40	T
<i>Protium gallosum</i>	0	3**	0	3	5	T
<i>Protium grandifolium</i>	0	3*	1	4	15	T
<i>Protium klugii</i>	1*	9***	1*	11	34	T
<i>Protium pallidum</i>	0	2	2	4	9	raro, NS
<i>Protium paniculatum</i>	4	10***	0***	14	111	T
<i>Protium amazonicum</i>	0***	8*	13**	21	46	T/A
<i>Protium opacum</i>	0***	10*	17***	27	144	T/A
<i>Protium divaricatum ssp. divaricatum</i>	0	1	3	4	4	raro, NS
<i>Protium guacayanum</i>	0***	7	11*	18	52	A
<i>Protium hebetatum</i>	0**	3	6*	9	16	A
<i>Protium trifoliolatum</i>	0***	2	11***	13	20	A
<i>Crepidospermum goudotianum</i>	0**	0	8***	8	19	A
<i>Crepidospermum rhoifolium</i>	0	0	5**	5	5	A
<i>Protium glabrescens</i>	0	0	5**	5	13	A
<i>Protium nodulosum</i>	0***	3	24***	27	207	A
<i>Protium krukoffii</i>	0***	3	17***	20	57	A
<i>Protium sagotianum</i>	0***	0*	13***	13	15	A
<i>Protium tenuifolium</i>	0	0	1	1	4	A, NS
<i>Tetragastris panamensis</i>	0*	0	6**	6	11	A

estas dos colectas representaron menos del 1% de nuestras observaciones de *P. opacum* en suelos de terraza y arcilla. Las cuatro especies raras de Allpahuayo – Mishana que no pudieron ser evaluadas con el Test Exacto de Fisher fueron registradas en otros bosques de la Amazonía occidental, y en los mismos hábitats edáficos en los que fueron encontradas en Allpahuayo – Mishana. Hemos usado así evidencia adicional para designar asociaciones de suelos para estas especies.

En total, hemos encontrado 35 especies de Protieae, de las cuales 26 fueron especialistas designados en un tipo de suelo (74%): dos especialistas de arena blanca, 14 especialistas de terraza, y 10 especialistas de arcilla. Hubo tres especies asociadas con terraza/arena blanca, y seis asociadas con terraza/arcilla, ninguna especie asociada con arcilla/arena blanca y ninguna especie que estuviese asociada con los tres tipos de suelos. En resumen, casi tres cuartas partes de las especies estuvieron asociadas con un solo tipo de hábitat, con las restantes asociadas con (o encontradas en) dos de los tres hábitats, y ninguna especie que fuese un generalista estadísticamente significativo. La mayoría de las especies de Protieae son especialistas de hábitat, tal como se define aquí.

Casi tres cuartas partes de las 35 especies de Protieae muestreadas en este estudio estuvieron asociadas con un único tipo de suelo. Mientras que las floras y flóculas publicadas de la Amazonía raramente diferencian entre hábitats de tierra firme, haciendo así imposible la comparación la especificidad de hábitat con ellas, enumeran muchas especies de Protieae como asociadas con diferentes hábitats, incluyendo bosques de arena blanca (incluyendo *heptaphyllum* subsp. *ulei* and *P. subserratum*), tepuis, bosques nublados, bosques de galería en sabana, y hábitats inundables (Daly, 1997) (Vásquez, 1997) (Ribeiro et al. 1999). Los datos de nuestra evaluación indican que en la Amazonía occidental la heterogeneidad edáfica, combinada con las asociaciones especie-hábitat no aleatorias, contribuye a la alta diversidad de las especies de Protieae. Por ejemplo, un área con solamente un tipo de suelo de tierra firme, tal como el Parque Nacional Yasuní [que ha sido señalado entre los sitios de más alta diversidad alfa en los Neotrópicos (Pitman, 2000)] tiene menos de la mitad del número total de especies de Protieae en comparación con Allpahuayo – Mishana (Tabla 5).

Hemos encontrado que los patrones de especialización edáfica documentados en Allpahuayo – Mishana fueron altamente congruentes con bosques distantes cientos, e incluso miles, de kilómetros (Tabla 5). Los árboles Burseraceae son dispersados generalmente por aves, lo que resulta en una amplia distribución para muchas especies (Daly, 1987). Incluso los taxones especialistas en arena blanca como *P. heptaphyllum* subsp. *ulei* ocurren en hábitats de islas de arena blanca a lo largo de la mayor parte de la cuenca amazónica (Daly, 1987; 1997). Mientras las limitaciones en la dispersión pueden ser relevantes en la comprensión de los cambios en composición de especies en áreas distantes para otros grupos de árboles tropicales (Hubbell et al. 1999), nuestros datos indican que estas limitaciones en la dispersión no cumplen un papel en la determinación de los patrones ecológicos a gran escala de la especialización por hábitat en las Protieae.

Otros estudios en una variedad de escalas a través de los trópicos han documentado cambios en la composición de especies de plantas entre sitios con suelos de arena blanca, terraza y arcilla. Duivenvoorden (1995) encontró que la similitud florística fue más alta entre parcelas de arena blanca, que entre parcelas de arena blanca, terraza y arcilla que cubrían más de 200 km a lo largo del río Caquetá, en Colombia. Ter Steege et al. (2000a) exploraron una red de 51 parcelas de una hectárea a lo largo de Guyana en busca de asociación de hábitat entre sitios de arena blanca, arena marrón (análoga a suelos de terraza), y arcilla. Encontraron que cerca de la mitad de las 238 especies tuvieron asociaciones significativas, bien sea con suelos de arena blanca o bien sea con suelos de arena marrón (los sitios de arcilla no fueron incluidos en este análisis). Potts et al. (2002) pusieron a prueba el recambio de especies en 12 sitios localizados en un área de 500 km X 150 km de Borneo, y encontraron diferencias significativas entre sitios de arcilla y sitios arenosos. Mientras que muchas especies fueron encontradas solamente en una parcela, para las 60 que fueron colectadas en múltiples parcelas, el 72% estuvo restringido a hábitats de arena o de arcilla. Estudios que evaluaron recambio de especies en helechos, Melastomataceae y árboles en siete sitios localizados en un área de 200 X 300 km en la Amazonía occidental encontraron que los patrones de similitud florística de los siete sitios están agrupados en tres *clusters* que corresponden a hábitats de arena blanca, terraza y arcilla (Tuomisto et al. 1995) (Ruokolainen & Tuomisto, 1998). Finalmente, varios otros estudios de pequeña escala han comparado listas de especies en sitios de arcilla, arena blanca o terraza y encontraron escasa o ninguna superposición entre hábitats para helechos, Melastomataceae y Lauraceae (Young & León, 1989) (Van der Werff, 1992) (Tuomisto & Ruokolainen, 1994). Esta separación de sitios y de grupos taxonómicos sugiere que



Figura 4: Árbol filogenético «Consenso de regla de mayoría» de todos los análisis filogenéticos Bayesianos (ver Fine et al. 2005). Las probabilidades posteriores de 95% o más son resaltadas con ramas en negrita. Los valores «bootstrap» de máxima parsimonia son mapeados en los mismos nodos, * para valores de apoyo «bootstrap» de más del 95%, y † de más del 80%. A, T y V representan a las asociaciones de hábitat Arcilla, Terraza y Varillal (Arena Blanca). Los grupos hermanos entre paréntesis con «{» incluyen más de un tipo de especialista edáfico, mientras que los grupos hermanos entre paréntesis con «[» incluyen grupos con la misma asociación edáfica. Los nombres genéricos para los taxones están abreviados. Ver la Tabla 5 para los nombres completos de las especies y los géneros.

la especialización por hábitat en suelos de arena blanca, terraza y arcilla es un patrón común en grupos de plantas tropicales, y no está confinada a árboles Burseraceae.

La asociación ancestral de suelos en las Protieae y su relación con la Geología

Las optimizaciones de caracteres son consistentes con la hipótesis de que la asociación con suelos de terraza fue el estado ancestral en las Protieae (Figura 4). Sin embargo, el hecho de que hay muchos taxones faltantes en nuestro análisis (de áreas fuera de la Amazonía) significa que los estados ancestrales que hemos inferido podrían cambiar con datos adicionales, ya que la espina del árbol filogenético cuenta con un soporte reducido. Pese a eso, la reconstrucción de los estados de carácter concuerda en muchas formas con la historia de los suelos de arena blanca, terraza y arcilla en la Amazonía occidental.

La mayor parte de las especies de Protieae tiene una distribución amazónica (Daly, 1987). Combinando los datos de secuencia molecular con fósiles fechados de Protieae, Weeks et al. (2005) estimaron que la radiación de las Protieae ocurrió hace 25-50 millones de años. Este rango en la edad es largo, pero está datado antes del Mioceno (23.8 a 5.3 millones de años atrás), y por tanto, antes del levantamiento de los Andes. En el Mioceno temprano, la Amazonía occidental estaba recibiendo sedimentos desde el este, principalmente roca erosionada de los escudos de Guyana y del Brasil (Hoorn, 1993). Estas rocas areniscas tienen un origen principalmente en el Precámbrico, y los sedimentos derivados de ellas serán sin lugar a dudas de más baja fertilidad que las rocas más jóvenes datadas en el Cretáceo, que aparecerían en el Mioceno medio (Struwe et al. 1997). Por tanto, antes del levantamiento de los Andes, la mayoría del área en la Amazonía occidental debe haber estado cubierta de arenas blancas y otros depósitos similares a los suelos de arenas marrones de fertilidad intermedia encontrados hoy en los escudos de Guyana y del Brasil (Struwe et al. 1997).

Los suelos de arena blanca fueron con certeza más extensos en la Amazonía occidental (y en toda la cuenca amazónica) de lo que son hoy (Ab'Sáber, 1982) (Struwe et al. 1997). En este caso, se podría esperar que los taxones especialistas de arena blanca fuesen una rama más temprana en este clado, tal como se infiere en las Gentianaceae (Struwe et al. 1997). En contraste, la asociación con arena blanca es un rasgo derivado en las Protieae (Figura 4). Sin embargo, si la pérdida de grandes áreas de arena blanca fue acompañada por un incremento de la extinción de especialistas de arena blanca (o de cambios a otros hábitats), el estado plesiomórfico de la asociación con arena blanca podría ser oscurecido en nuestra reconstrucción del estado de carácter y en nuestro análisis filogenético.

En el Mioceno medio, el levantamiento de los Andes causó una inundación de sedimentos de origen más reciente y de mayor fertilidad en el noroeste de la Amazonía. Este evento representó la creación de un nuevo hábitat edáfico, la arcilla, que cubrió un área inmensa, desde la base de los Andes hasta más de 500 km al este (Hoorn 1993; 1994). Hoy, incluso aunque un área sustancial de la Amazonía occidental ha sido cubierta subsiguientemente con un suelo de terraza menos fértil (Hoorn, 1993), grandes áreas de arcilla relativamente fértil todavía cubren la mayoría de las tierras bajas entre 50 y 200 km de distancia al este de los Andes (Huston, 1994).

Así, la prevalencia de los especialistas de arcilla que surgen de unos ancestros asociados con suelo arenoso en las Protieae se corresponde con el gran incremento en área del hábitat de suelos de arcilla que comenzó en el Mioceno medio. Hay otros géneros ricos en especies en la Amazonía que son especialmente diversos en la Amazonía occidental. Por ejemplo, la radiación explosiva del género *Inga* (Fabaceae) fue datada como ocurriendo después del levantamiento de los Andes, y la mayoría de las especies de *Inga* ocurren en las colinas del piedemonte andino sobre suelos de arcilla (Richardson et al. 2001). A medida que sean desarrollados más estudios filogenéticos sobre otros grupos taxonómicos de plantas que tienen distribución panamazónica, podremos poner a prueba la hipótesis de que las especies en la Amazonía occidental asociadas con suelos de arcilla son derivadas recientemente.

Varios estudios de aves, primates y marsupiales amazónicos, en una variedad de diferentes escalas filogenéticas, han encontrado que las especies de la Amazonía occidental (o haplotipos) son derivados más recientes de clados que tuvieron distribuciones más tempranas en el bosque de la Amazonía central y en el bosque Atlántico (Silva & Oren, 1996) (Patton et al. 1997) (Bates et al. 1998) (Marks et al. 2002). Aun cuando estos estudios específicos

no investigaron los patrones de especialización edáfica dentro de regiones geográficas, se sabe que algunos otros animales son endémicos a hábitats edáficos en la Amazonía. En la última década han sido descubiertas seis nuevas aves en los bosques de arena blanca del Perú listados en la Figura 1 (Whitney & Álvarez, 1998) (Álvarez & Whitney, 2001) (Isler et al. 2001) (Álvarez, 2002) (Álvarez & Whitney, 2003). No han sido realizados todavía estudios moleculares de estas aves, y se desconoce si estas especies son antiguos especialistas de hábitat de un hábitat previamente más extendido o si son derivados recientemente.

La asociación de suelo ha evolucionado repetida e independientemente en las *Protieae*

Si la especialización edáfica fuese un rasgo conservador en las *Protieae*, el extremo podría ser un cambio por cada evento de especialización por hábitat, lo que significaría que la especialización en arena blanca, terraza y arcilla ha evolucionado solo una vez en el grupo. En el otro extremo de una pronunciada libertad evolutiva, la especialización edáfica podría haber evolucionado en cada simple evento de diversificación, y el número de cambios podría igualar el número de especies especialistas edáficas. Nuestros resultados caen entre estos dos extremos. Por un lado, hay instancias donde los taxones hermanos putativos comparten la misma asociación de suelos, obviando cualquier rol para la heterogeneidad edáfica en la diversificación para estas especies (si uno ignora la posibilidad de extinción) (Figura 5). Por otro lado, nuestros análisis filogenéticos indican que la asociación con cada uno de los tres tipos de suelo han evolucionado en forma independiente, múltiples veces, con taxones hermanos putativos asociados con tipos diferentes de suelos (Figura 5). En conjunto, los datos sugieren que la heterogeneidad ambiental está involucrada en el proceso de diversificación para muchas especies de *Protieae*, especialmente para las especies asociadas con arena blanca y arcilla.

Se está acumulando evidencia de que la repetida evolución independiente de taxones especialistas de hábitat dentro de grupos de especies estrechamente relacionados parece ser un fenómeno común en plantas. Por ejemplo, en las zonas mediterráneas extraordinariamente diversas de Sudáfrica y de Australia, más del 90 % de las especies endémicas son especialistas edáficas, muchas de las cuales pertenecen a géneros ricos en especies que incluyen múltiples especialistas edáficos en diferentes sustratos (Cowling et al. 1994). Estudios filogenéticos de plantas endémicas a los suelos serpentinos en California han encontrado que los especialistas serpentinos han evolucionado muchas veces dentro de varios géneros filogenéticamente distantes (Pepper & Norwood, 2001) (Rajakaruna et al. 2003) (Patterson & Givnish, 2004). Se descubrió que varias especies simpátricas de robles (*Quercus*), especialistas de hábitat, no eran los parientes más cercanos entre sí, indicando que la especialización por hábitat ha evolucionado repetidamente (Cavender-Bares et al. 2004). En un estudio filogenético de 20 especies de la liana *Melastomataceae Adelobotrys* de la cuenca amazónica, Schulman (2003) encontró tres pares de hermanas putativas con asociaciones edáficas divergentes. Estos ejemplos, junto con los resultados de nuestro estudio, señalan un rol activo de la heterogeneidad en el proceso de diversificación.

Mecanismos potenciales de especialización edáfica en la biota amazónica

Hay hipótesis en competencia a la división de un linaje en dos especies con diferentes tolerancias edáficas en la cuenca amazónica. La primera hipótesis, la Hipótesis del Refugio Edáfico, es una modificación de la «Hipótesis del Refugio en Desaparición» («Vanishing Refuge Hypothesis», (Vanzolini & Williams, 1981) (Moritz et al. 2000). Esta hipótesis plantea que los eventos climáticos causaron la fragmentación de bosque de tierras bajas y el aislamiento de las poblaciones entre sí en la Amazonía (Haffer, 1969) (Haffer & Prance, 2001). Si las poblaciones aisladas estuvieron confinadas a áreas con diferentes condiciones edáficas, la selección para adaptarse a los suelos locales en los refugios, combinada con el cese del flujo de genes desde otras poblaciones en tipos diferentes de suelos podría resultar en la diversificación por especiación alopátrica. Climas más húmedos posteriores podrían permitir la reexpansión en el rango de distribución y resultar en la superposición de distribuciones de los taxones hermanos recién separados, con cada una de las nuevas especies confinadas a tipos diferentes de suelos. No está claro si la cuenca amazónica realmente experimentó aridez o fragmentación del bosque durante los periodos glaciares, y es el objeto de un activo debate (Bush, 1994) (Colinvaux et al. 2000) (Van der Hammen & Hooghiemstra, 2000) (Haffer & Prance, 2001).

La segunda hipótesis, conocida como la Hipótesis del Gradiente (Gradient Hipotesis), plantea que la diversificación puede ocurrir sin aislamiento alopátrico. Si dos hábitats adyacentes seleccionan por diferentes rasgos en las dos

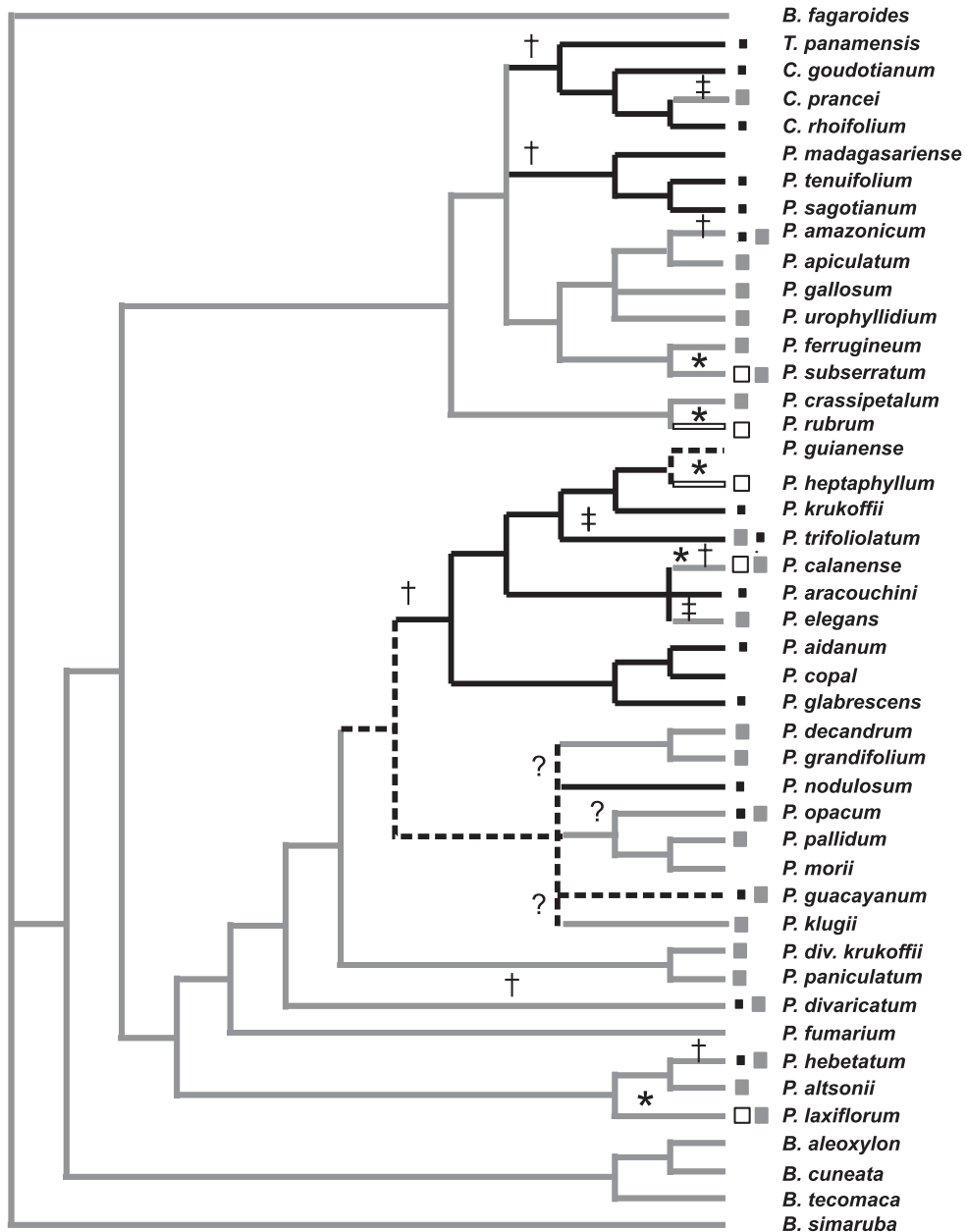


Figure 5: Optimizaciones de los caracteres basados en parsimonia para las asociaciones de arena blanca, terraza y arcilla mapeados en el árbol filogenético «consenso estricto» de los 55 árboles más parsimoniosos (ver Fine et al. 2005). Las cajas y líneas blancas representan asociaciones de arena blanca; las cajas y líneas grises representan asociaciones de terrazas; las cajas y líneas negras representan asociaciones con arcilla. El estado ancestral incierto es representado por una línea de puntos (...). * representa ganancias no ambiguas de asociaciones de arena blanca, ‡ representa ganancias de caracteres -no ambiguas- para asociaciones de terraza, y † ganancias de caracteres – no ambiguas- para asociaciones de arcilla, y ? representa asociaciones o bien de arcilla o bien de terraza (cualquiera es posible, dependiendo de la resolución de la incertidumbre en la reconstrucción del estado ancestral).

poblaciones, y los híbridos de las especies incipientes están en desventaja selectiva, las especies pueden entonces divergir como resultado de la especiación parapátrica a través de un gradiente ambiental pronunciado (Endler, 1977, 1982). Mientras que nuestros resultados son consistentes con las predicciones de la Hipótesis del Gradiente, las filogenias por sí solas no pueden servir como un test explícito para esta idea. En cambio, deberían ser vistos como un primer paso obligatorio en la evaluación del rol de la Hipótesis del Gradiente en un clado de especies especialistas de hábitat. Así, la decisión de qué modelo (el del Gradiente o el del Refugio Edáfico) parece que explica de forma más plausible los taxones hermanos con preferencias de suelos divergentes, depende de si los árboles pueden desarrollar realmente divergencias morfológicas y genéticas en la presencia de un flujo de genes. Hasta la fecha, esto no ha sido probado.

Los especialistas edáficos pueden haber surgido por los mecanismos descritos tanto por la Hipótesis del Gradiente como por la Hipótesis del Refugio Edáfico. En cualquiera de los casos, argumentamos que los escenarios de especiación que ignoran la contribución de la heterogeneidad edáfica son incompletos. El próximo paso será investigar los taxones hermanos individuales, derivados recientemente, que viven en hábitats adyacentes, pero diferentes (Figura 4). Estas parejas de especies, si actualmente están sufriendo especiación parapátrica, deberían exhibir divergencia morfológica o reproductiva, incluso en la presencia de un flujo de genes medible (Orr & Smith, 1998) (Moritz et al. 2000). Entonces, los experimentos de trasplante recíproco de árboles especialistas de hábitat (c.f. Fine et al. 2004) pueden revelar qué rasgos basados genéticamente son requeridos para la especialización edáfica. Además, las especies de *Protieae* que estaban asociadas con más de un hábitat podrían representar «ecotipos» que están sufriendo especiación incipiente. El incremento del muestreo filogenético, junto con los estudios de genética de poblaciones a través de ecotonos, podrían probar su utilidad en la comprensión del mecanismo por el cual la especialización en suelos impulsa la diversificación en la flora de la Amazonía.

Conclusiones

Este estudio representa un intento inicial de documentar la prevalencia de la especialización edáfica y de comprender los mecanismos detrás de la evolución de los especialistas edáficos en un grupo común y diverso de árboles amazónicos. Evaluaciones más completas a través del rango geográfico de esas especies refinarán probablemente nuestro conocimiento de la especialización edáfica, e incluso cambiarán algunas de nuestras caracterizaciones. Sin embargo, este esfuerzo es a la fecha uno de los estudios filogenéticos de mayor escala en cualquier grupo de los árboles amazónicos, y el único en centrarse específicamente en hábitats edáficos. En la Amazonía occidental, casi tres cuartas partes de las especies de *Protieae* muestreadas estuvieron asociadas con solo uno de los tres tipos de suelos evaluados—una fuerte evidencia de que la heterogeneidad edáfica incrementa la diversidad regional en este clado de árboles amazónicos—. Cuando examinamos los patrones filogenéticos de los especialistas edáficos, encontramos que las asociaciones de suelo han evolucionado repetida e independientemente, y que la heterogeneidad edáfica ha cumplido un papel importante en la diversificación de muchos grupos dentro de las *Protieae*. La presencia de múltiples taxones hermanos simpátricos putativos con asociaciones de suelo divergentes es consistente con ambos escenarios de especiación, alopátrica y parapátrica. Trabajos futuros deberían centrarse en los mecanismos de cómo el aislamiento reproductivo podría evolucionar en plantas especialistas edáficas.

PARTE TRES: El rol de los herbívoros en la evolución y mantenimiento de la especialización de hábitat en árboles

Introducción

La diversidad regional de especies en plantas surge, en parte, porque una determinada especie está restringida a un subconjunto de condiciones ambientales. Pero ¿cómo y por qué ocurre esta especialización en hábitat? La explicación más común es que los especialistas de hábitat están adaptados fisiológicamente a crecer en su particular ambiente abiótico y compiten con otras plantas que no están tan estrechamente adaptadas a las condiciones locales (Ashton, 1969) (Cody, 1978) (Bunce et al. 1979). Sin embargo, la interacción planta–herbívoro puede también contribuir a la evolución de la especialización por hábitat. Trabajos teóricos han demostrado que

los herbívoros pueden alterar las relaciones de competencia entre plantas, especialmente cuando hay heterogeneidad espacial de recursos (Louda et al. 1990) (Grover & Holt, 1998). Estudios empíricos al nivel de comunidad y población han documentado que los herbívoros pueden reducir las distribuciones potenciales de plantas, restringiéndolas a un subgrupo de hábitats que puedan tolerar fisiológicamente (Parker & Root, 1981) (Louda 1982; 1983) (Louda & Rodman, 1996) (Olf & Ritchie, 1998) (Carson & Root, 2000) (Harley, 2003). Así, los herbívoros pueden desempeñar un importante rol en la determinación de qué especie de planta domina en una comunidad, así como en qué hábitats una especie tendrá éxito.

Los bosques de tierras bajas cercanos a Iquitos, Perú, proporcionan un sistema ideal para el estudio de la especialización por hábitat y el rol de los herbívoros. Los bosques en el área de Iquitos crecen en un mosaico de tipos de suelos, incluyendo suelos de arcilla roja y suelos de arena blanca extremadamente infértiles (Kauffman et al. 1998). Los dos tipos de suelos se presentan inmediatamente adyacentes unos a otros, los límites están bien definidos, y cada tipo de suelo está asociado a una flora distintiva (Gentry, 1986) (Vásquez, 1997) (Fine, 2004). Los bosques de arena blanca tienen recursos mucho más limitados que los bosques de suelos de arcilla (Medina & Cuevas, 1989) (Coomes & Grubb, 1998) (Moran et al. 2000). La Teoría de la Disponibilidad de Recursos propone que las especies de recursos limitados tendrán tasas de crecimiento más lentas y niveles óptimos de defensas más altos, reflejando la reducida habilidad de una planta de recursos limitados para compensar los tejidos perdidos debido a herbivorismo (Janzen, 1974) (Coley et al. 1985) (Coley, 1987b). Así predecimos que las especies que crecen en bosques de arena blanca evolucionarán para destinar relativamente más recursos para defensa de las especies que crecen en los bosques de arcilla (Fine et al. 2004).

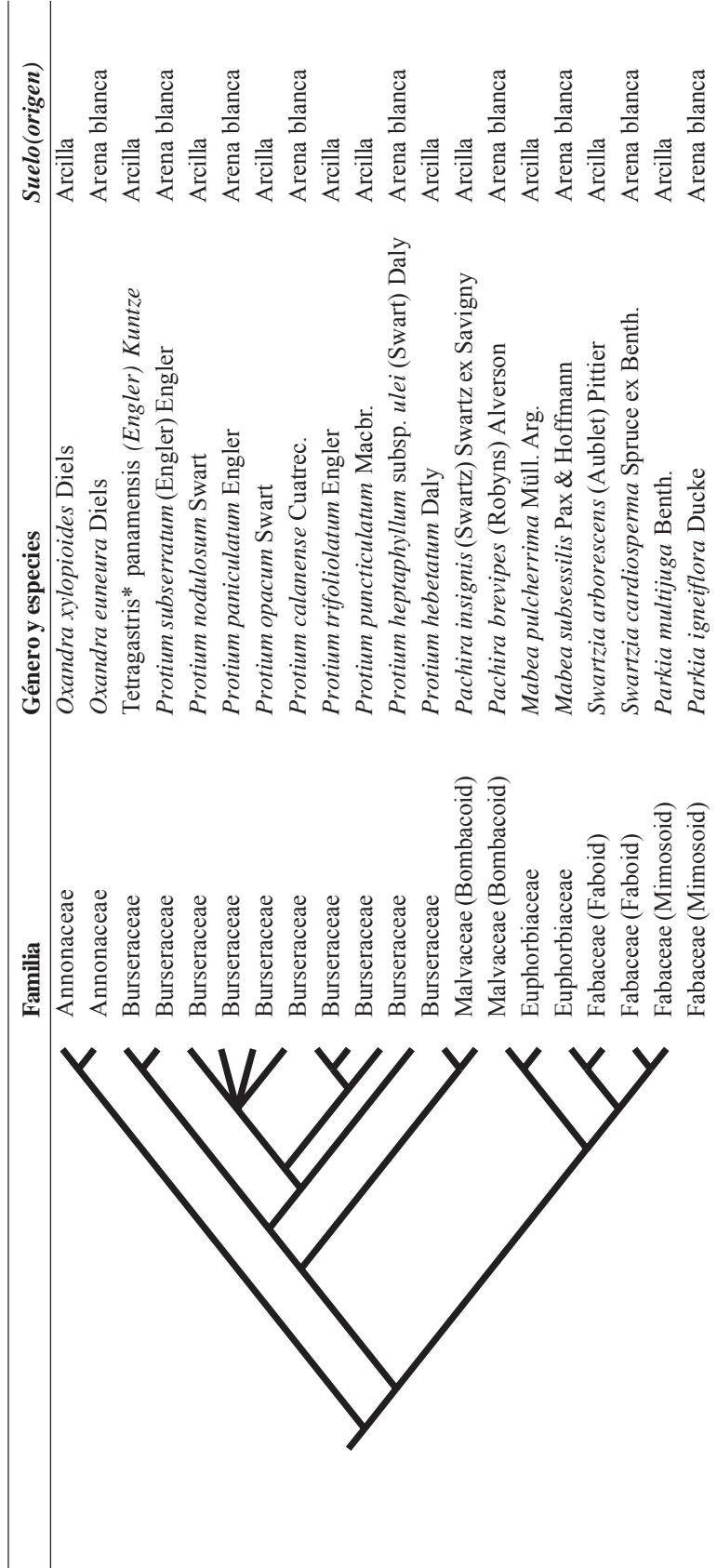
Recientemente reportamos los resultados de un experimento de trasplante recíproco de 20 especies de plantones de seis géneros de pares independientes filogenéticamente de plantas especialistas de arena blanca y arcilla (Figura 6). Manipulamos la presencia de herbívoros y encontramos que los especialistas de arcilla crecieron significativamente más rápido que los especialistas de arena blanca, en ambos hábitats, cuando estuvieron protegidos de los herbívoros (Figura 7). Pero cuando los herbívoros no fueron excluidos, los especialistas de arena blanca superaron a los especialistas de arcilla en bosques de arena blanca, y los especialistas de arcilla crecieron más rápido que los especialistas de arena blanca en bosques de arcilla (Figura 7). Estos resultados apoyan fuertemente la existencia de un balance entre crecimiento y defensa, con la especialización por hábitat siendo impulsada por los herbívoros (Fine et al. 2004).

Aquí ponemos a prueba otras predicciones sobre el balance crecimiento-defensa comparando modelos de crecimiento, herbivorismo y defensa al nivel de especies, en este mismo grupo de especies de árboles filogenéticamente diverso. Predijimos que las especies estrechamente relacionadas, especializadas en diferentes tipos de suelos, deberían divergir en rasgos que les otorgan defensa frente a los que les otorgan crecimiento. Investigamos la evidencia de tal inversión diferenciada mientras controlábamos por filogenia. Entonces, cualquier diferencia en distribución de defensas encontrada entre especialistas estrechamente relacionados de arena blanca y arcilla podría deducirse que se trata de rasgos derivados para especialización por hábitat. Esta aproximación controlada filogenéticamente nos permitió investigar el grado de limitación involucrado en el tipo y cantidad de defensas, y separar de esta forma la evolución repetida e independiente de rasgos defensivos debidos a la selección de condiciones ecológicas similares. En segundo lugar, examinar la inversión en defensas con un experimento de trasplante recíproco nos permitió identificar qué rasgos (en caso los hubiera) son fenotípicamente plásticos en oposición a las adaptaciones a un hábitat particular controladas genéticamente.

Así, para comprobar si el balance crecimiento-defensa contribuye a la especialización por hábitat en bosques de arena blanca y arcilla, combinamos observaciones de campo y un experimento de trasplante recíproco para hacernos las siguientes preguntas:

- 1) ¿Hay diferencias en la abundancia de herbívoros en los dos hábitats?
- 2) ¿Hay diferencia en el impacto del herbivorismo en los dos hábitats que sugiera la selección por una inversión más grande en defensas, en los hábitats de arena blanca?

Figura 6: Relaciones filogenéticas de las especies en el experimento de trasplante. Los análisis de los genes de *Tetragastris panamensis* sugieren que debe pertenecer al grupo de *Protium* sensu lato, por lo que consideramos a *Tetragastris panamensis* como una especialista de arcilla de *Protium*.



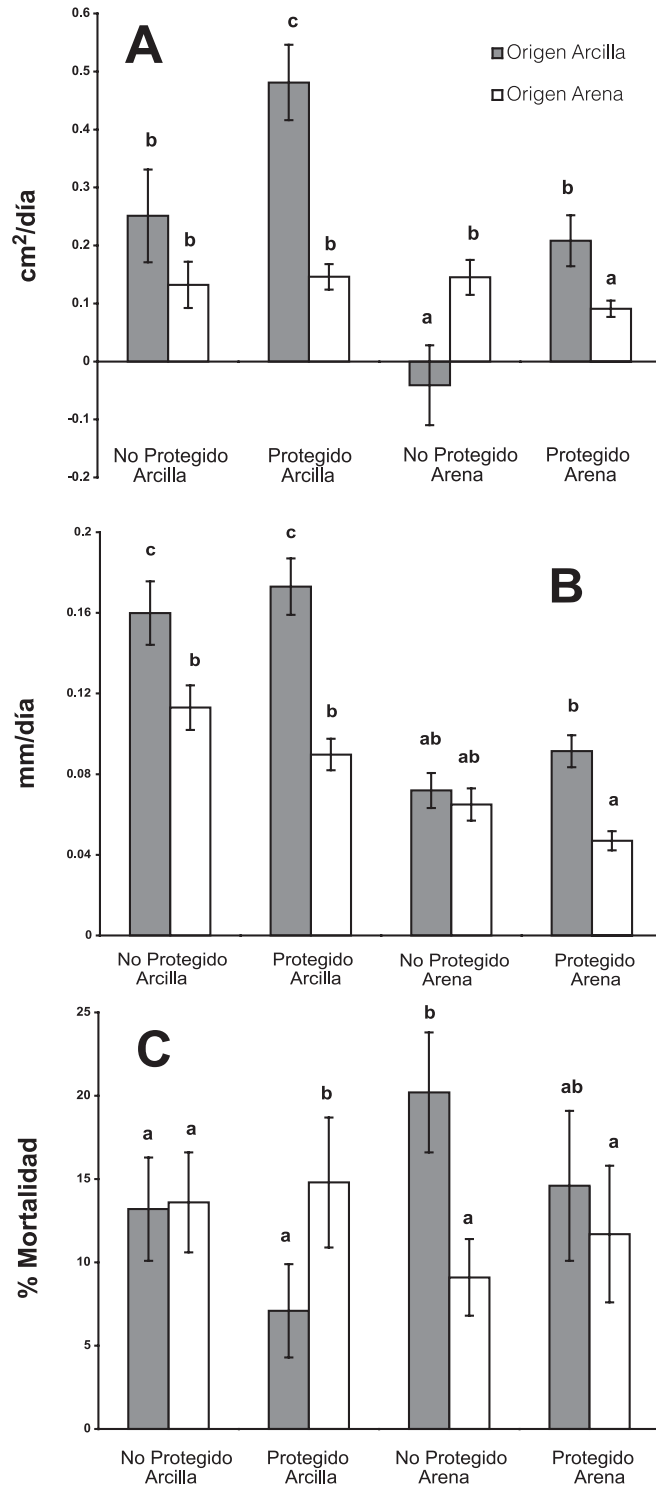


Figura 7: Los efectos del hábitat y protección contra herbívoros por A) tasa de crecimiento del área de hoja, B) tasa de crecimiento de altura del meristemo y C) porcentaje de mortalidad para las especialistas de arena blanca y arcilla. Las barras representan promedios y ± 1 error estándar. Valores con letras diferentes (a, b, c) son significativamente diferentes (prueba Tukey para A y B, prueba Mann-Whitney U para C).

- 3) ¿Difieren los especialistas en arena blanca y arcilla en el tipo de su estrategia defensiva o en la cantidad de inversión en defensas? ¿Están esas defensas limitadas filogenéticamente o han evolucionado repetida e independientemente?
- 4) ¿Son afectados los rasgos defensivos de los especialistas de arena blanca y arcilla por plasticidad fenotípica impulsada por recursos?
- 5) ¿Siguen los especialistas de arena blanca y arcilla las predicciones del balance crecimiento-defensa?

Área de estudio y especies de estudio

Condujimos esta investigación en la Reserva Nacional Allpahuayo – Mishana cerca de Iquitos, Perú (3°57'S, 73°24'W). Esta reserva de 58 070 ha está a unos 130 m de elevación, recibe más de 3 000 mm de precipitación durante el año, y carece de una estación seca marcada (Marengo, 1998). Muchos de los árboles especialistas de arena blanca pertenecen a los mismos géneros que los especialistas de bosques de arcilla vecinos, haciendo posible un experimento controlado filogenéticamente, usando especies especialistas edáficas. Para un experimento de trasplante recíproco, escogimos 20 especialistas comunes de arena blanca y arcilla de seis géneros pertenecientes a cinco familias (Figura 6). Los géneros fueron *Mabea* (Euphorbiaceae), *Oxandra* (Annonaceae), *Pachira* (Malvaceae s.l.), *Parkia* (Fabaceae), *Protium* (Burseraceae) y *Swarzia* (Fabaceae). Cada género estuvo representado por un especialista de arena blanca y un especialista de arcilla, excepto por *Protium*, que fue representado por seis especialistas de arcilla y cuatro especialistas de arena blanca. La designación del hábitat para cada una de las especies fue lograda por medio de inventarios extensivos (Fine, 2004) (Fine et al. 2005), así como por consultas a las floras locales y otras listas de especies publicadas de la Amazonía occidental (Vásquez, 1997) (Ruokolainen & Tuomisto, 1998) (Jorgensen & León-Yáñez, 1999) (García-Villacorta et al. 2003).

Disponibilidad de nitrógeno

Para comprobar si existen diferencias en la disponibilidad de nitrógeno entre hábitats de arena blanca y arcilla, llenamos 27 bolsas de nailon con 8 g de cuentas de resina de grado analítico Rexyn 300 (H-OH). En mayo del 2002 colocamos las bolsas de resina de intercambio de iones debajo de la capa de mantillo y de la alfombra de raíces en la interfase suelo mineral–materia orgánica en nuestros cuatro sitios de arena blanca y arcilla (Binkley & Matson 1983). Las bolsas fueron recogidas después de cinco semanas, extraídas con KCl y medidas con técnicas estándar con un autoanalizador (University of Wisconsin Soils Laboratory). El nitrógeno, el amonio, y las diferencias en la profundidad de la alfombra de raíces fueron probadas por diferencias significativas entre los tipos de suelos con un test de rango señalado de Wilcoxon.

El experimento de trasplante recíproco

Usamos un experimento de trasplante recíproco para poner a prueba si los especialistas de arena blanca y arcilla tenían diferentes tasas de crecimiento e inversiones en defensas, como predice la hipótesis del balance crecimiento-defensas. Adicionalmente, el experimento de trasplante recíproco nos permitió poner a prueba la plasticidad fenotípica de las inversiones en defensas bajo diferentes tratamientos edáficos y de herbívoros.

En mayo del 2001 construimos 22 controles y 22 recintos de herbívoros (3 m X 3 m X 2 m); la mitad estuvieron localizados en bosque de arcilla y la otra mitad en bosque de arena blanca. Trasplantamos 880 plántones de seis géneros en los controles y en los recintos (ver Fine et al. 2004). Usando los resultados del experimento de trasplante recíproco reportado en Fine et al. (2004), comparamos la cantidad de hojas y el crecimiento en altura de las plantas dentro de los recintos de herbívoros con los controles no protegidos, y estimamos el efecto que el herbivorismo tenía en las tasas de crecimiento por cada especialista en arena blanca y arcilla. Esta medida está referida en adelante como el «Efecto protección». El experimento duró hasta febrero del 2003 (21 meses después del tranplante, 18 meses después de la primera colecta de datos, en que las hojas de la punta fueron colectadas para medir los rasgos defensivos).

Abundancia de insectos y riqueza de especies

Para evaluar las diferencias entre los hábitats en la abundancia de insectos y la composición, usamos una luz negra portátil conectada a una batería para atraer insectos en cinco sitios de arena blanca y cinco sitios de arcilla. Entre el 8 y el 20 de diciembre del 2002, en noches sin lluvia entre las 19:00 y las 20:00 horas, la luz negra fue encendida y suspendida sobre sábanas blancas. Colectamos todos los insectos de las familias/órdenes Blattoidea, Coleoptera, Hemiptera, Homoptera, y Orthoptera. Excluimos todos los predadores obvios y colectamos todos los insectos herbívoros de esos cinco grupos, los contamos e identificamos hasta el orden y la familia, y luego los separamos en morfoespecies. Las avispas parasitoides fueron colectadas con trampas malaise en un periodo de dos años en 15 sitios de arena blanca y de no arena blanca en la Reserva Nacional Allpahuayo–Mishana (de 15 de los mismos sitios en Figura 3), como parte de un estudio mucho más largo sobre las avispas ichneumonidae (para métodos detallados ver Sääksjärvi, 2003). Dado que estas avispas parasitoides atacan tanto a insectos herbívoros como a predadores de insectos herbívoros, podríamos esperar que la diversidad y abundancia de parasitoides refleje la diversidad y abundancia de insectos en bosques de arena blanca y arcilla.

Para probar la existencia de diferencias entre los hábitats de arena blanca y arcilla (tanto con los datos de la trampa de luz negra como de las avispas), fueron conducidos los tests de rango señalado de Wilcoxon sobre las abundancias registradas y el número de especies.

Hervivorismo de campo

Para comparaciones de herbivorismo, adicionalmente a aquellas del experimento de trasplante, escogimos seis géneros que fueron comunes tanto en bosques de arena blanca como de arcilla: *Protium* (Burseraceae), *Hevea* and *Mabea* (Euphorbiaceae), *Pachira* (Malvaceae s.l.) y *Macrobium* (Fabaceae). En septiembre del 2000, en los mismos lugares de arena blanca y arcilla donde fueron colectadas las avispas (ver arriba), muestreamos en el campo 355 individuos de más de 20 especies de *Protium*, dos especies de *Hevea*, dos especies de *Mabea*, dos especies de *Pachira*, y tres especies de *Macrobium*. La mayoría de estas especies fueron encontradas solamente en uno de los dos hábitats. Las plantas tuvieron entre 1 y 3 m de altura (árboles juveniles). Marcamos las hojas recién en proceso de expansión (o las ya expandidas pero todavía no endurecidas) con pequeños alambres de colores, de 1 a 10 hojas u hojitas por planta. Después de 5 a 7 semanas estimamos la cantidad de área de la hoja perdida de la hojita marcada (0-100%). La cantidad promedio de área de la hoja perdida fue dividida por el número de días entre el marcado y el censo (daño por día). Estos datos fueron transformados por raíz cuadrada *arc-sin* (Zar, 1999) para mejorar la normalidad, y fue ejecutado sobre los datos un modelo mixto ANOVA (incluyendo el factor de azar Género y el factor fijo Hábitat) para evaluar las diferencias en la tasa de herbivorismo entre los hábitats de arena blanca y arcilla.

Impacto del herbivorismo (experimento de defoliación)

En febrero del 2003, después de coleccionar material de las hojas para análisis químicos de todos los plantones en el experimento de trasplante recíproco, retiramos el 100% de las hojas restantes para evaluar el efecto de la defoliación en los especialistas de arena blanca y arcilla en los dos hábitats. Después de tres meses, contamos el número de plantones que sobrevivieron a la defoliación. Para comparar las tasas de mortalidad, promediamos la mortalidad para los especialistas de arena blanca y los especialistas de arcilla en cada uno de los 44 controles y recintos (las especies de *Protium* en cada control y recinto fueron corregidas para dar a cada género una importancia igual en el análisis; ver abajo). Fue usado un factor fijo ANOVA que incluyó los términos Hábitat (arena blanca o arcilla), Origen (especialista de arena blanca o de arcilla) y la interacción Origen X Hábitat para determinar los efectos de Origen y Hábitat sobre la mortalidad debida a la defoliación. Fueron ejecutados test pos-hoc sobre los promedios de grupos individuales usando la distribución Studentizada t (apropiada para tamaños de muestra iguales) (Sokal & Rohlf, 1995).

Características defensivas de los especialistas de arena blanca y arcilla

Comparar las diferencias en herbivorismo y crecimiento es el mejor método para comparar la inversión en defensas en los especialistas de arena blanca y arcilla, dado que esta aproximación toma en cuenta el arsenal completo de

las defensas de la planta, tal como son experimentadas por los herbívoros reales (c.f., Simms and Rausher, 1987). Sin embargo, para investigar qué rasgos defensivos particulares están deteniendo a los herbívoros, medimos dos clases de defensas químicas, una defensa física, y la calidad nutricional de los especialistas de arena blanca y de arcilla. Después que el experimento de trasplante fue completado, colectamos las hojas de todas las plantas sobrevivientes para comparar la inversión en defensas en los especialistas de arena blanca y arcilla, y para evaluar el efecto del hábitat y del tratamiento en la plasticidad de inversión de defensas en cada especie. Colectamos las hojas maduras marcadas que fueron producidas después de que las plantas fueron trasplantadas. Medimos los terpenos, los fenoles totales, la dureza, y la proteína disponible para todos los plantones del experimento de trasplante recíproco. Los terpenos y fenoles son compuestos secundarios con base de carbono comunes a todas las familias de plantas, incluyendo aquellas en nuestra investigación. (Mabry & Gill, 1979) (Bernays et al. 1989) (Schultes & Raffaui, 1991). Aunque los fenoles y terpenos tienen funciones alternativas, ambos funcionan para detener a los herbívoros (Mabry & Gill, 1979) (Bernays et al. 1989) (Herms & Mattson, 1992) (Langenheim, 1994) –pero ver Harborne, 1991–; (Close & McArthur, 2002). El incremento de la dureza en las hojas (esclerofilia) es una defensa mecánica antiherbívoros encontrada comúnmente en todo el mundo en plantas que viven en ambientes con recursos limitados (Coley, 1983; 1987a) (Grubb, 1986) (Turner, 1994). Finalmente, la proteína foliar disponible es una buena medida de la calidad nutricional de una planta. Morán y Hamilton (1980) pensaron que la nutrición de la planta puede ser considerada un rasgo defensivo, si puede haber una presión selectiva hacia ella por causa de un ataque de herbívoro. Esto puede resultar si los herbívoros detectan las diferencias nutricionales y prefieren plantas con más alto contenido de nutrientes (c.f. Scheirs et al. 2003). Un segundo mecanismo es, si el crecimiento lento de los herbívoros debido al bajo contenido en nutrientes en las plantas, resulta en tasas de depredación más elevadas de los mismos por niveles tróficos más altos (c.f. Denno et al. 2002).

Defensas químicas

Para comparar la inversión en terpenos entre las especies, fueron colectados en viales de vidrio de 2 ml, casi 500 mg (preso fresco) de hojas de los plantones en los lugares experimentales y llenados con dichlorometano (DCM). Esta mezcla hoja-DCM fue usada para un análisis cualitativo y cuantitativo con cromatografía de gas (GC) y espectrometría de gas masa-cromatografía (GCMS). Con el fin de comparar los fenoles totales, fueron colectados e inmediatamente colocados en tubos de plástico llenos con gel de sílice secante cerca de 2 g de peso fresco de hojas maduras de 16 individuos (8 protegidos y 8 no protegidos) de cada especie en el experimento de trasplante recíproco. Las hojas fueron más tarde analizadas en busca de compuestos fenólicos en el laboratorio Appel/Schultz en la Universidad Penn State. Dado que los fenoles totales funcionan probablemente como una defensa antiherbívoro al precipitar la proteína disponible (Herms & Mattson, 1992), dividimos nuestros fenoles totales obtenidos arriba con los datos de proteína foliar disponible (ver abajo) para crear una proporción fenoles:proteína (Nichols-Orians, 1991).

Dureza de las hojas

Fue usado un «penetrómetro» (Chatillon Universal Tension and Compression Tester) para perforar agujeros a través de la lámina de la hoja (u hojita) para dar una medida de dureza. Fue imposible hacer el test con los pares de especies del género *Parkia*, dado que ambos tienen hojas compuestas bipinnadas, con hojitas no más grandes que los 3 mm de diámetro del rodillo de la máquina de test. Estandarizamos la posición de golpe a medio camino entre la punta de la hoja y la base, entre la costilla central y el borde de la hoja, evitando cuando fue posible las venas principales. El test de golpe mide una combinación de corte y fuerza total y resistencia a la propagación de rajaduras. Por estas razones, ha sido criticado por no medir específicamente la dureza de la hoja (Choong et al. 1992). Sin embargo, es fácil de ejecutar en el campo, y se correlaciona estrechamente con tests más específicos para medir las propiedades físicas de la dureza de las hojas (parámetros de corte y rasgado) (Edwards et al. 2000).

Índice de defensa

Dado que es probable que las diferentes especies de plantas empleen estrategias defensivas diferentes, diseñamos un método simple para combinar todas las medidas de defensas químicas, dureza de las hojas, y proteína

disponible para investigar si, en cada género, los especialistas de arena blanca estaban más defendidos que los especialistas de arcilla. Los valores de fenoles, terpenos y dureza de las hojas fueron promediados a través de ambos hábitats y transformados con Z (Zar, 1999) para dar a los rasgos defensivos de los seis pares de especialistas de arena blanca y arcilla una media de cero y una desviación estándar de uno. Los datos perdidos fueron contabilizados como cero. Para la proteína disponible, estandarizamos la inversa de los promedios de las especies, porque una cantidad más grande de proteína disponible corresponde a defensas más bajas. Todas las cuatro variables de defensa estandarizadas fueron sumadas para crear un Índice de Defensa (DI). Para cada género fue sustraído el DI del especialista de arcilla del DI del especialista de arena blanca. Este método tiene la asunción de que cada una de esas cuatro medidas tiene peso igual, lo que es indudablemente incorrecto, pero preferible a asignar subjetivamente diferentes pesos a los tipos de defensa. Estas puntuaciones de diferencia ($DI_{AB} - DI_{ARC}$) fueron usadas para probar la predicción de que los especialistas de arena blanca están más defendidos que los especialistas de arcilla con un test Wilcoxon de signo de rango apareado de una cola (Zar, 1999).

Correlaciones de los datos de crecimiento, defensa y herbivorismo para los seis géneros

Fueron transformados con Z (Zar, 1999) y analizados por un método análogo para contrastes filogenéticamente independientes (Harvey & Pagel, 1991) los promedios de especies para crecimiento (área de la hoja y altura, promediada a través de los hábitats), el efecto de la protección contra herbívoros en el crecimiento (diferencia aritmética entre el promedio de área de hoja y la altura con protección o sin ella, para cada género de arena blanca y arcilla promediado a través de los hábitats), y las defensas (como se expone arriba). Para evaluar los compromisos o balances, hemos planteado los valores de los seis pares de especies y hemos analizado las seis pendientes, para ver si la relación entre rasgos era consistente cuando se controla la relación filogenética. Usamos estos cuadros para probar nuestras predicciones de que: (1) el crecimiento y el herbivorismo estarían correlacionados positivamente, que (2) el crecimiento y las defensas estarían correlacionados negativamente, y (3) que el herbivorismo y la inversión en defensas estarían correlacionados negativamente. Fueron puestas a prueba hipótesis acerca de las correlaciones de los rasgos por medio de puntuaciones de la diferencia de las pendientes, y su significancia fue evaluada con un test Wilcoxon de signo de rango apareado de una cola (Zar, 1999).

Resultados y discusión

Diferencias en disponibilidad de nutrientes

Los lugares de bosque de arcilla contuvieron una cantidad significativamente mayor de nitrógeno disponible que los bosques de arena blanca, más de dos veces más de amonio disponible, más de una orden de magnitud más de nitrato disponible, y una alfombra de raíces mucho más delgada (Tabla 6).

Diferencias de hábitat en poblaciones de herbívoros

Dos medidas separadas de comunidades de insectos herbívoros encontraron una diversidad y abundancia estadísticamente similares en los dos tipos de bosques. Adicionalmente, un tercio completo de las morfoespecies colectadas más de una vez ocurrieron en ambos hábitats. Estos resultados son explicados probablemente por las capacidades de dispersión, y el gran rango de distribución de muchos insectos herbívoros (Stork, 1988), en adición al hecho de que la mayoría de los hábitats de bosques de arena blanca en el área de Iquitos tienen sólo unos pocos kilómetros cuadrados. Es importante reconocer que nuestro muestreo de herbívoros estuvo extremadamente limitado y nos impide formular conclusiones definitivas concernientes a la abundancia relativa de las poblaciones de herbívoros en los hábitats de arena blanca y arcilla. No obstante esto, nuestros estimados de herbívoros representan dos corroboraciones independientes de que los insectos herbívoros se distribuyen efectivamente dentro de los bosques de arena blanca. Más aún, estos patrones son consistentes con nuestros datos de herbivorismo del experimento de trasplante recíproco, que muestran que los plantones de los especialistas de arcilla fueron atacados con una frecuencia similar independientemente de que fuesen trasplantados a bosques de arena blanca o de arcilla (Figura 8a,b).

Tabla 6: Las comparaciones entre varillales y bosques arcillosos por la profundidad de las raíces, la disponibilidad de nitrógeno, el herbivorismo de hojas jóvenes, y la abundancia y diversidad de insectos herbívoros. Las diferencias significativas entre bosques son indicadas con letras diferentes (análisis ANOVA de modelo mixto, efecto del hábitat para la prueba de herbivorismo, prueba de Wilcoxon de rango firmado →signed rank test)- entre hábitats para el resto).

Variable	Sitios de arcilla	Sitios de varillales
Raíces cm (promedio ± SE) (N = 44 parcelas)	0.91 ± 1.0 ^a	8.48 ± 0.6 ^b
Disponibilidad de nitrógeno (ppm) las bolsas de resina de intercambio de iones (promedio ± SE)		
NO ₃ -	349.2 ± 25.7 ^b	25.6 ± 13.8 ^a
NH ₄ ⁺	135.2 ± 32.7 ^b	62.1 ± 17.5 ^a
Total nitrógeno (N = 27 bolsas de resinas)	484.4 ± 43.0 ^b	87.7 ± 23.0 ^a
Herbivorismo (promedio ± SE % hoja comida por mes) (N=355 individuos)	22.8 ± 4.3 ^b	10.3 ± 3.3 ^a
Abundancia de insectos herbívoros (promedio ± SE individuos por trampa de luz por hora)		
Total abundancia de insectos herbívoros	87.2 ± 12.6 ^a	74.8 ± 18.1 ^a
Blattoidea	3.0 ± 0.7 ^a	2.6 ± 0.9 ^a
Coleoptera	20.0 ± 9.0 ^a	22.4 ± 7.8 ^a
Hemiptera	7.6 ± 4.9 ^a	13.4 ± 11.7 ^a
Homoptera	20.0 ± 4.5 ^a	17.0 ± 1.9 ^a
Orthoptera	36.6 ± 8.2 ^a	19.2 ± 3.6 ^a
Diversidad de insectos herbívoros (promedio ± SE morfoesp. por trampa de luz por hora)		
Total morfoespecies de insectos herbívoros	45.0 ± 4.3 ^a	34.8 ± 3.9 ^a
Blattoidea	2.6 ± 0.5 ^a	2.4 ± 0.8 ^a
Coleoptera	7.6 ± 2.1 ^a	8.0 ± 2.0 ^a
Hemiptera	3.2 ± 1.0 ^a	2.0 ± 0.4 ^a
Homoptera	15.8 ± 2.8 ^a	11.4 ± 2.0 ^a
Orthoptera	15.8 ± 1.7 ^a	10.8 ± 2.1 ^a
Avispas parasitoides (promedio ± SE por sitio por trampa malaise por 2 años)		
Total Avispas Parasitoides abundancia	67.7 ± 28.5 ^a	59.9 ± 10.8 ^a
Total Parasitoides especies y morfoespecies	25.5 ± 6.4 ^a	22.0 ± 3.3 ^a

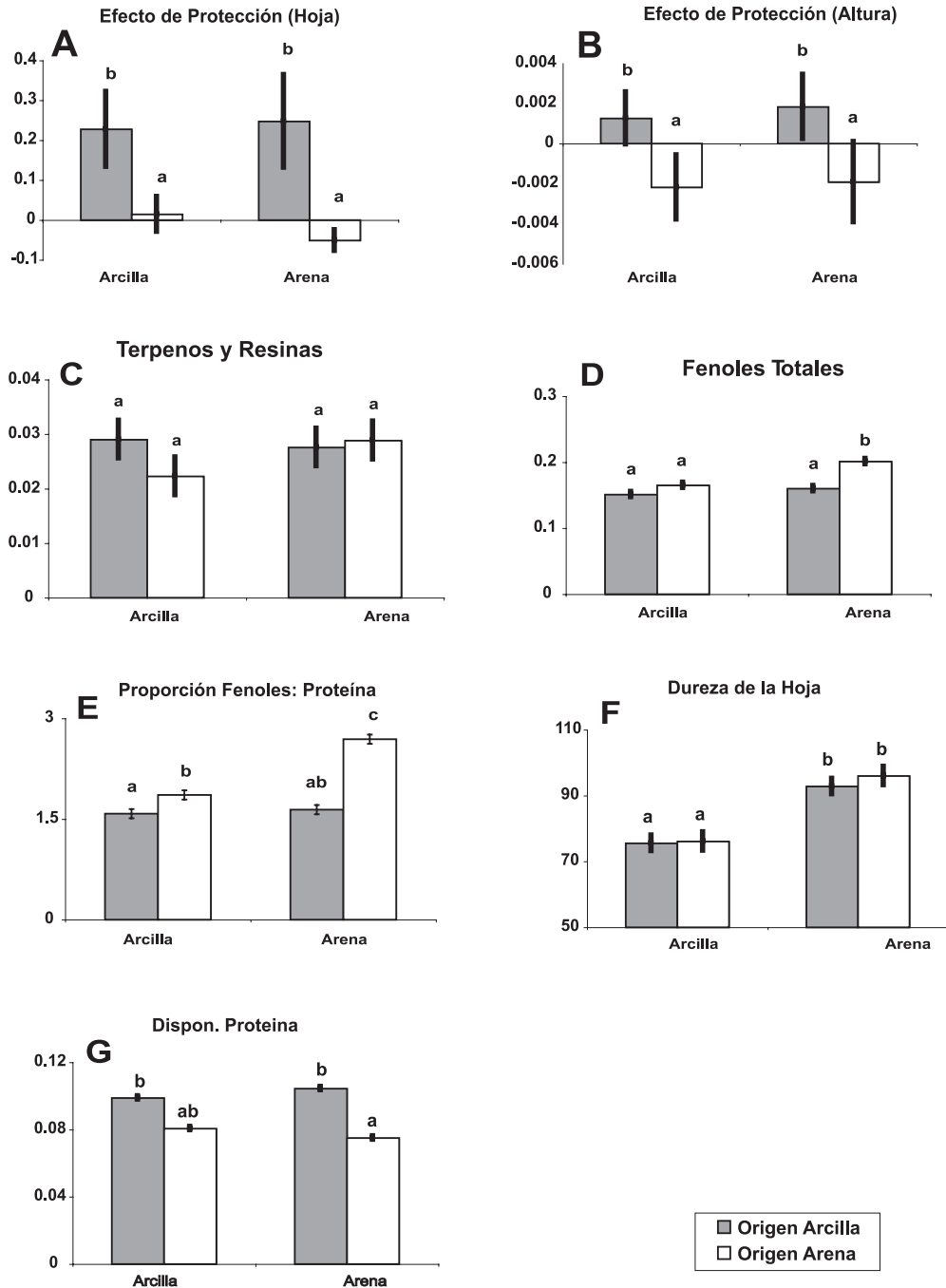


Figura 8: El efecto de origen y hábitat en el experimento de trasplante recíproco para: (A) el efecto de protección contra herbívoros en el crecimiento de la hoja (cm^2/d), (B) el efecto de protección contra herbívoros en crecimiento de altura (cm/d), (C) terpenos totales y resinas (ml de terpenos por mg material de hoja secada), (D) fenoles totales (g fenoles por g hoja secada); (E) proporción fenoles:proteína (fenoles divididos por proteína disponible, una proporción sin unidades), (F) dureza de la hoja (g de fuerza para penetrar con un cilindro de 3 mm una hoja ($1.0 \text{ g} = 1.38 \text{ kPa}$), y (G) proteína disponible (gr de proteína soluble por gr hoja secada). Las barras con diferentes letras sobre ellas indican diferencias significativas entre los grupos diferentes (pruebas Tukey). Las barras muestran promedios y $\pm 1 \text{ SE}$ (error estándar). Los valores encima de las barras con letras diferentes (a, b, c,) indican diferencias significativas entre los diferentes grupos (pruebas Tukey).

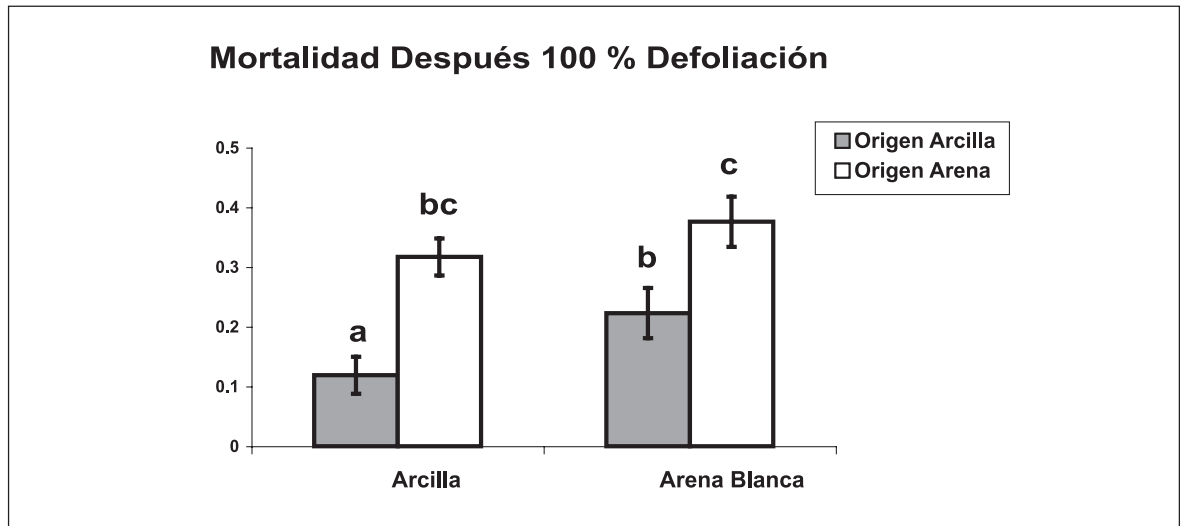


Figura 9: Los resultados del experimento de defoliación total. Las barras muestran el porcentaje promedio de la mortalidad por cada combinación de origen y de hábitat. Barras con letras diferentes sobre ellas (a, b, c,) indican diferencias significativas (pruebas posthoc, distribución de Student's t).

Diferencias de hábitat en el impacto del herbivorismo

Predecimos que el impacto del herbivorismo sería mayor en los bosques sobre arena blanca, porque es más difícil para las plantas reemplazar el nitrógeno perdido debido a los herbívoros (Coley, 1987b) (Craine et al. 2003). Esta predicción fue apoyada por el hecho de que todas las plantas trasplantadas en los bosques de arena blanca, cuando fueron defoliadas, tuvieron una mortalidad significativamente mayor que aquellas trasplantadas en los bosques de arcilla (Figura 9).

En el experimento de defoliación, los especialistas de arena blanca sufrieron una tasa de mortalidad significativamente más alta que los especialistas de arcilla (Figura 9), confirmando la predicción clave del balance crecimiento-defensa, de que los especialistas de arena blanca deberían tener mayor dificultad en reponer el tejido perdido debido a los herbívoros (Coley et al. 1985). Esta respuesta diferenciada a la defoliación de especies adaptadas a suelos de baja fertilidad versus especies adaptadas a suelos de alta fertilidad fue encontrada también en un estudio en Singapur (Lim & Turner, 1996). Así, cuando son defoliadas las especies de arena blanca fuertemente defendidas pierden hojas muy costosas que representan un alto porcentaje de su presupuesto energético. Debido a su baja tasa de crecimiento, son incapaces de compensar esta pérdida y esto eleva, en consecuencia, su tasa de mortalidad (Coley et al. 1987b). Por esta razón, el impacto del herbivorismo parece ser substancialmente mayor en plantas adaptadas a condiciones de bajos recursos.

Diferencias en inversión de defensas: tipo de defensa

Géneros diferentes adoptaron estrategias defensivas dramáticamente diferentes. Hubo una señal consistente de restricción filogenética en nuestros análisis de las defensas de las plantas, ya que el género fue un factor significativo en cada variable de defensa. En términos de terpenos, fenoles, dureza y baja nutrición, no hubo un «síndrome» consistente de inversión defensiva en los seis géneros; en cambio, cada género distribuyó en diferentes combinaciones estos rasgos (y presumiblemente otros rasgos no medidos). Ciertamente, existe un escaso apoyo teórico o empírico a la idea de un balance negativo general entre tipos de estrategias defensivas (Koricheva et al. 2004) (Agrawal & Fishbein, 2006).

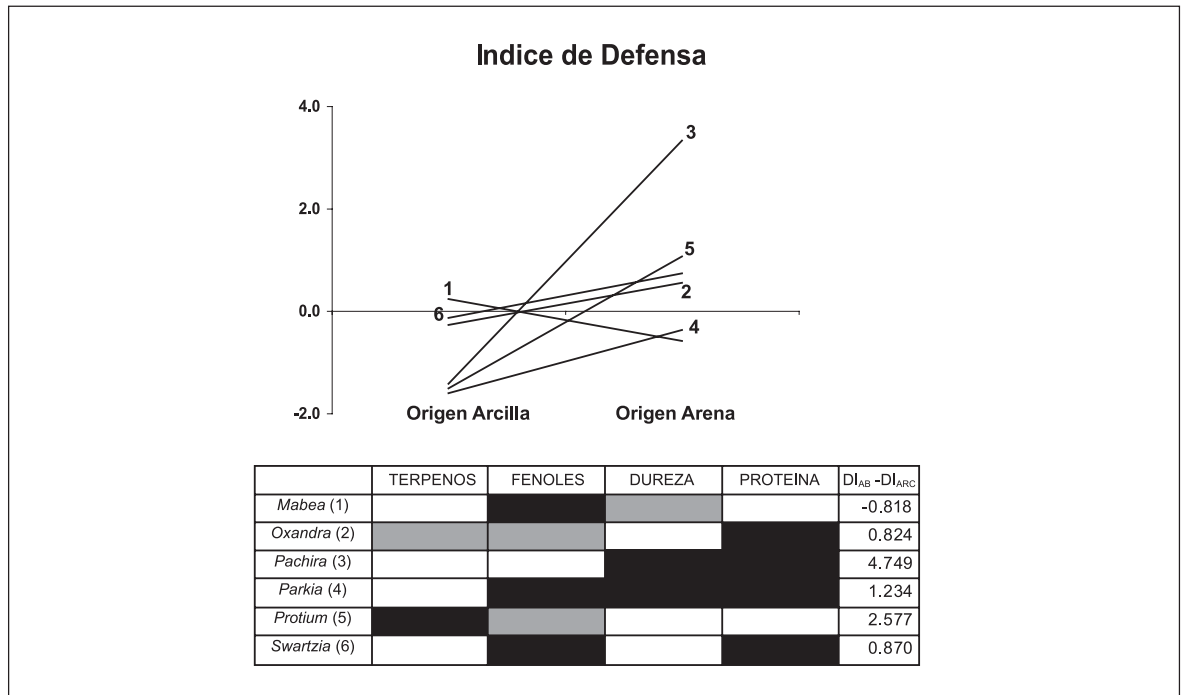


Figura 10: Son ploteados los valores del índice de defensa por cada género, mostrando las diferencias entre especialistas de arena blanca y arcilla. Los números de las líneas correspondan a la tabla de géneros abajo. Las cajas negras en la tabla indican un rasgo defensivo significativamente más alto para este género en la especialista de arena blanca (como fue predicho), y las cajas grises indican un rasgo defensivo significativamente más alto para este género en el especialista de arcilla (contrario a nuestras predicciones). La última columna muestra los valores del índice de defensa para cada género: los números positivos significan puntos en la dirección acorde con nuestras predicciones, y los números negativos denotan puntos en la dirección en contra de nuestras predicciones.

Cantidad de inversión defensiva

Para *Protium*, encontramos concentraciones de terpenos más altas que las anticipadas en los especialistas de arena blanca, pero para *Oxandra* ocurrió el patrón contrario (Figura 10). El perfil de terpenos de *Oxandra* es dominado por sesquiterpenos, que podrían estar sirviendo posiblemente para una función diferente que la defensa o no funcionar en una modalidad dependiente de la dosis (Gershenzon & Croteau, 1991) (Langenheim, 1994). A diferencia de los sesquiterpenos, se encontró que tanto los especialistas de arena blanca de *Protium* como de *Oxandra* tienen un nivel más alto de diterpenos y otras resinas en comparación con los especialistas de arcilla. Los diterpenos no son volátiles, y se piensa que: o bien son tóxicos (Lerdau & Penuelas, 1993), o tienen un tipo de defensa química contra los herbívoros o patógenos (Langenheim, 1994).

Los fenoles totales y la proporción fenoles: proteínas fueron significativamente más altos en general para los especialistas de arena blanca que para los especialistas de arcilla. En nuestro estudio, el porcentaje de peso seco del total de fenoles varió en un rango de 3-37%, un rango grande que ciertamente es una sobreestimación y pone de relieve la dificultad de cuantificar con precisión los fenoles en el laboratorio (Appel et al. 2001). Finalmente, encontramos significativamente menos proteína disponible en los especialistas de arena blanca. Éste fue el rasgo importante consistente, con 5/6 de los pares de especies mostrando el mismo patrón.

Rasgos defensivos y plasticidad fenotípica

No hemos encontrado muchos casos de plasticidad fenotípica en la distribución de defensas químicas en los plántones. Muy pocas especies tuvieron incrementos o disminuciones significativos en terpenos o fenoles

debido al hábitat (Fig. 8c, d). De modo similar, la proteína foliar disponible no cambió dependiendo de dónde estuvieron plantados los plantones (Fig. 8g), incluso cuando los niveles de nutrientes fueron significativamente diferentes entre los dos hábitats. Concluimos que, para los géneros en nuestro estudio, la resistencia a herbívoros causada por las defensas químicas y el contenido de proteína disponible es debida a rasgos fijos con base genética. Así, las diferencias en defensas resultan de la selección natural por herbívoros, y no son solo respuestas pasivas a diferencias en nutrientes disponibles en los suelos.

A diferencia de nuestros resultados con defensas químicas y nutricionales, hemos encontrado un efecto general del hábitat en la dureza de las hojas, que es significativo para tres especies (Fine et al. 2006). En general, hemos encontrado que la dureza de la hoja fue significativamente más alta para las especies de arena blanca en solamente dos géneros, *Parkia* (la que no fuimos capaces de medir con nuestro penetrómetro, pero para la que el patrón fue obvio) y *Pachira*. En contraste con esto, dos estudios previos encontraron que las plantas de arena blanca tenían hojas significativamente más duras que las plantas de arcilla (Coley, 1987a) (Choong et al. 1992). Estos estudios no tomaron en cuenta la filogenia, pero sus resultados promedio para las especies de arena blanca y arcilla fueron mucho más divergentes que los nuestros. Una posibilidad para la discrepancia es que la dureza en esos dos estudios fue medida solamente en los hábitats de origen de las plantas. Mientras nuestros resultados no niegan de ninguna forma el efecto selectivo potencialmente fuerte de los herbívoros en la esclerofilia, sugieren que las comparaciones futuras de las especies de arena blanca y arcilla no deberían ser controladas solamente por relaciones filogenéticas, pero también por la disponibilidad de recursos.

Evaluando el balance entre crecimiento y defensa

El balance evolutivo entre crecimiento y defensa es ilustrado por los datos graficados en la Figura 11. Cuando el efecto de protección de cada especie es ploteado contra la tasa de crecimiento total (Figura 11a), todos los (seis) géneros exhiben una relación positiva. En cada género, los herbívoros atacaron selectivamente a las especies de más rápido crecimiento, y más que a las especies de crecimiento más lento. Esta es una evidencia de que las plantas de crecimiento más rápido tienen menor resistencia ante herbívoros, lo que es consistente con las predicciones del balance crecimiento-defensas. Coley (1983; 1987b) encontró la misma relación en Panamá, donde las tasas de crecimiento de 40 especies de árboles estuvieron correlacionadas positivamente con las tasas de herbivorismo.

En los gráficos de la Figura 11a, las longitudes de las líneas corresponden a la cantidad de variación en la tasa de crecimiento y los rasgos de antiherbivorismo dentro de las especies (de arena blanca y arcilla) de cada género. Por ejemplo, algunos géneros como, *Parkia*, están representados por líneas más largas en la dirección horizontal (Fig. 11a), probablemente porque este género incluye plantas que prosperan en condiciones de alta luminosidad. Por tanto, el especialista de arcilla tiene un crecimiento muy rápido en comparación con las especies de *Protium* y *Swartzia*, las cuales son especies tolerantes a la sombra, nunca encontradas en los claros de árboles caídos. Aun así, el hecho de que las curvas de las seis líneas, en la Figura 11a, sean tan similares sugiere la existencia de un balance universal, incluso entre las especies con tasas de crecimiento y estrategias defensivas tan dispares.

Cuando los puntajes del Índice de defensa para los seis géneros son ploteados contra el Índice de la tasa de crecimiento, encontramos una relación negativa significativa, con cinco de los seis géneros mostrando puntajes más altos de los Índices de defensa de las especies de más lento crecimiento vs. las de más rápido crecimiento. Las curvas en este gráfico exhiben mucha más variación que el gráfico de Crecimiento vs. Herbivorismo (Figura 11b), probablemente debido el método tosco por el cual intentamos cuantificar la inversión en defensa de estas especies. El único género que no sigue el patrón general, *Mabea*, muestra una relación opuesta a los otros cinco géneros con un puntaje más alto para el Índice de defensa en su especialista de arcilla de crecimiento rápido. Dado que el *Mabea*, de crecimiento rápido (especialista de arena blanca), recibió el menor ataque de los herbívoros en el experimento, es probable que esté realmente bien defendido y hayamos fallado en cuantificar con exactitud su inversión en defensas. Una razón de esto puede ser que *Mabea* es el único género de los seis que produce un abundante látex blanco, y no cuantificamos este rasgo en nuestras comparaciones. El gráfico de Herbivorismo vs. Defensa (Figura 11c) hace eco de este punto, con *Mabea* como único género cuyo puntaje para el Índice de defensa no alcanza al puntaje en el Índice de herbivorismo.

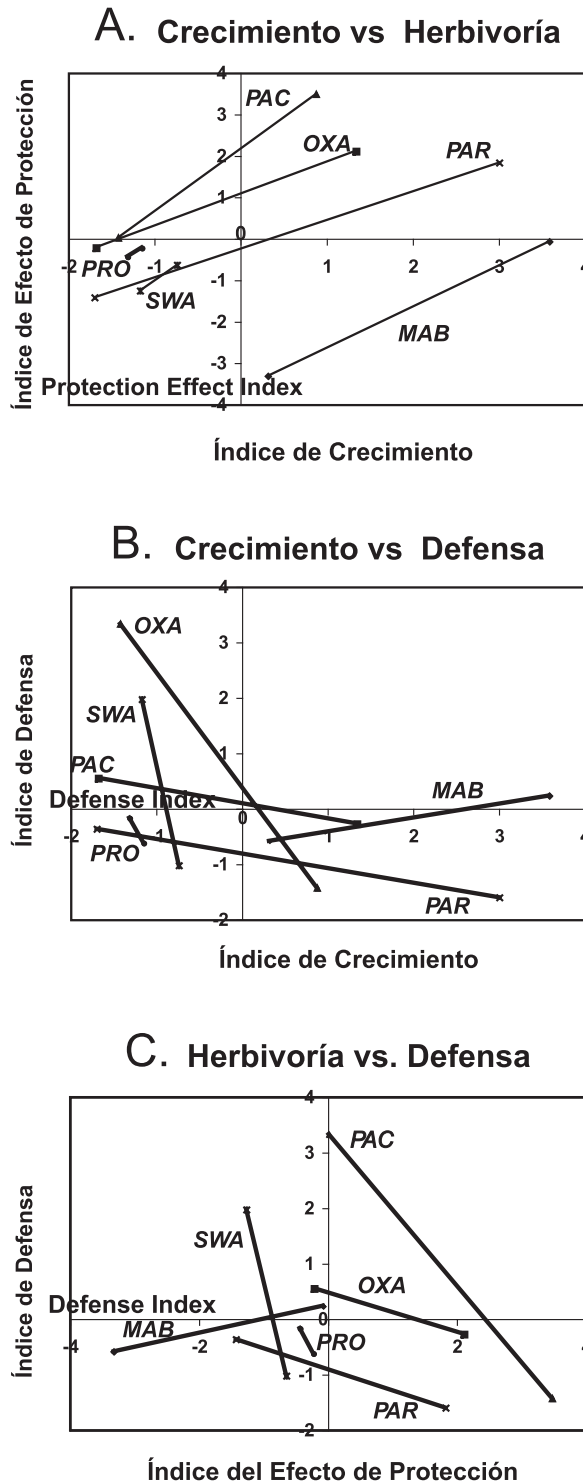


Figura 11: Las parcelas las seis parejas de especies para a) índice de tasa de crecimiento versus índice del efecto de protección contra herbívoros, b) tasa de crecimiento versus índice de defensa, y c) índice de protección versus índice de defensa. La consistencia y la magnitud de las pendientes fueron usados para probar las predicciones de una hipótesis compromiso entre crecimiento/defensa. Las abreviaturas de tres letras corresponden a los seis géneros en la Figura 10.

Aproximación filogenética para estudiar el balance crecimiento/defensa

Nuestro enfoque de usar pares múltiples de congéneres de hábitats ecológicamente divergentes difiere de algunos otros enfoques más cuantitativos, que han usado datos de longitudes de ramas de un árbol filogenético para probar las correlaciones entre rasgos particulares y su asociación con el hábitat (Cavender-Bares et al. 2004). En nuestro enfoque hemos ignorado por diseño las longitudes de ramas, ya que cada uno de nuestros pares de géneros incluye solamente un representante de cada tipo de hábitat. Pero en términos de las comparaciones de la tasa de crecimiento, herbivorismo y defensas totales, en su relación con la especialización de arena blanca y arcilla, nuestros resultados indican que importa muy poco la variación en las longitudes de las ramas entre nuestros pares: los seis pares exhiben balances similares (Figura 11a), y si este balance tiene una influencia en la distribución de una planta en suelos de arena blanca o arcilla, entonces debe haber evidencia de ello tanto en los pares de especialistas más recientemente derivados como en los pares de especies que han persistido por milenios en sus hábitats particulares. Por el contrario, si nosotros estuviésemos interesados en la evolución de rasgos particulares (como los fenoles per se), entonces estaría ciertamente garantizada la inclusión de algún estimado del tiempo de divergencia (y el muestro más intenso dentro de cada género).

Una limitación del enfoque de pares congénéricos es que nuestro muestreo está limitado a géneros que incluyen especies que ocurren en ambos hábitats de interés. Sería interesante comparar los géneros que están restringidos a los hábitats de arena blanca o a arcilla para ver si el balance crecimiento-defensa es evidente en comparación con sus taxones hermanos (que son especialistas de los hábitats contrarios). Nuestra forma de calcular el Índice de defensas funciona bien precisamente porque los rasgos defensivos están conservados filogenéticamente entre los parientes cercanos, permitiendo comparaciones cuantitativas del mismo rasgo cualitativo. Si usásemos pares de taxones que no estuviesen emparentados estrechamente, sería mucho más difícil capturar la distribución de defensas en cada una de las especies contrastantes dentro de un Índice de defensas, aunque el efecto de protección podría todavía ser una medida apropiada para comparación.

Incluir el contexto filogenético es vital para estudios del balance crecimiento-defensa por al menos dos razones: En primer lugar, controlar por filogenia es crítico porque reduce el ruido de la variación interespecífica que puede fácilmente oscurecer los verdaderos patrones en los datos (Agrawal & Kotanen, 2003). Por ejemplo, hay una variación sustancial en las tasas de crecimiento y herbivorismo entre los seis pares de especies (Figura 11). Ciertamente, si las relaciones filogenéticas son ignoradas y uno plotea los porcentajes de las 12 especies para crecimiento y herbivorismo juntos, la correlación entre crecimiento y herbivorismo desaparece. Tal análisis trata al promedio de cada especie (para la tasa de crecimiento y defensa) como un punto de dato independiente, una asunción que no es válida ciertamente (Harvey & Pagel, 1991).

En segundo lugar, esto permite a uno hacer inferencias directas acerca de los patrones filogenéticos de los rasgos defensivos de las plantas y cómo se relacionan con la especialización por hábitat. Por ejemplo, los terpenos, los fenoles y la dureza de las hojas en nuestros géneros exhiben fuertes señales de restricción filogenética. Sin embargo, ya que las especies dentro de estos géneros tienen un grupo diverso de opciones defensivas, esta aparente falta de plasticidad evolutiva para encender o apagar completamente la inversión en una clase particular de defensa no provoca que los linajes estén constreñidos ecológicamente a un tipo particular de suelo. Por esta razón, no hemos observado signos de restricción filogenética en el efecto de protección (por ej: en la cantidad de herbivorismo) o en el crecimiento en los géneros. Esto se debe, casi con certeza, al hecho de que los rasgos relevantes que confieren resistencia a los herbívoros en hábitats de bajos recursos y crecimiento más rápido, en los hábitats de altos recursos son evolutivamente libres e involucran incrementos cuantitativos y disminución de los rasgos cualitativos ya presentes relacionados con crecimiento y defensa.

Conclusiones

Gracias a la manipulación de la presencia de herbívoros hemos descubierto que las diferencias en las defensas interactúan con factores edáficos para restringir las especies a sus hábitats especializados. Aunque la probabilidad de ataque por herbívoros era similar en ambos hábitats, el impacto del herbivorismo en el crecimiento y en la supervivencia fue mucho más fuerte en los bosques de arena blanca, proporcionando evidencia sólida de la fuerte selección para defensas efectivas en los bosques de arena blanca. Medidas de las defensas confirmaron

que los especialistas de arena blanca tienen en general una inversión más alta en defensas, aunque cada género mostró una combinación diferente de rasgos defensivos. Estos resultados confirmaron las predicciones teóricas de que las especies en hábitats de bajos recursos evolucionan una inversión más alta en defensas óptimas. Con las pruebas para diferencias en crecimiento y defensas en los especialistas de arena blanca y arcilla dentro de un marco filogenético específico, nuestros resultados fortalecen la posición de que el balance entre crecimiento y defensa es universal y gobierna los patrones de la distribución de plantas. Este balance universal, mediatizado por los herbívoros, representa un mecanismo importante de coexistencia de las plantas que ha sido en buena medida ignorado en estudios de especialización de plantas a hábitats y en composición de nichos. Más aún, esta interacción entre herbivorismo y heterogeneidad de recursos debería promover la selección divergente en el crecimiento de las plantas, y en las estrategias de defensa que incrementan el potencial para la especiación ecológica.

4. CONCLUSIONES

Nuestro estudio proporciona datos que apoyan la hipótesis de Gentry, de que la especialización por hábitat contribuye al incremento general de la diversidad de plantas en los bosques húmedos tropicales. Los resultados de nuestro estudio de trasplante recíproco sugieren que los herbívoros promueven la especialización por hábitat de las plantas, tanto a escala evolutiva como ecológica. A la escala de tiempo ecológico, los herbívoros parecen estar manteniendo los patrones existentes de especialización en arena blanca o arcilla, al atacar selectivamente a las plantas de arcilla que se dispersan a los hábitats de arena blanca. En tiempo evolutivo, las fuertes presiones evolutivas ejercidas por los herbívoros causan un balance entre crecimiento y defensa, y dan como resultado la selección de estrategias divergentes en los hábitats ricos en nutrientes como los bosques de arcilla, y en hábitats pobres en nutrientes como los bosques de arena blanca. De este modo, incluso si la zona templada fuese tan heterogénea edáficamente como los trópicos, la fuerte y constante presión del herbivorismo en los trópicos hace que las plantas se conviertan en especialistas de hábitat en un grado más alto.

En segundo lugar, hemos encontrado apoyo para la hipótesis de que la especialización por hábitat incrementa la diversidad regional en las Burseraceae, lo que es consistente con la predicción de Gentry. Las especies especialistas de las Burseraceae permanecieron fieles a sus tipos de suelos a través de cientos de kilómetros en la Amazonía peruana. Y, cuando hemos mapeado la asociación de suelos en la filogenia de las Protieae, hemos encontrado que los especialistas edáficos, en el mismo tipo de suelo, no fueron a menudo los parientes más cercanos, apoyando la hipótesis de que la especiación impulsada por hábitat es un mecanismo importante de diversificación en la Burseraceae.

Finalmente, cuando hemos examinado la comunidad de árboles de arena blanca hemos encontrado que la mayoría de los individuos en nuestras parcelas eran endémicos de arena blanca –un gremio de 37 especies que comprendía más del 70% de todos los individuos-. Estos dominantes de arena blanca son en su mayoría miembros de géneros que también incluyen árboles especializados en bosques de tierra firme más ricos en nutrientes, dando a entender que hay docenas de ejemplos donde la especialización en arena blanca ha evolucionado independientemente desde árboles especializados en otros tipos de suelos (y viceversa). Trabajos futuros deberán enfocarse en los procesos por los cuales la especiación ocurre en diferentes tipos de suelos, investigando especialmente cómo el aislamiento reproductivo evoluciona entre las poblaciones de arena blanca y de no arena blanca de las neoespecies potencialmente divergentes.

5. AGRADECIMIENTOS

PVAF quiere agradecer a José Álvarez Alonso por la traducción de este trabajo, y también por su apoyo y sus consejos durante todo el proyecto. Agradecemos al Instituto Nacional de Recursos Naturales (INRENA) por los permisos para cumplir con este estudio; a D. Del Castillo, L. Campos, E. Rengifo y S. Tello, del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), por el apoyo logístico y el permiso para trabajar en el Centro de Investigaciones Allpahuayo; a E. Aquituari, M. Ahuite, J. Guevara, M. Jackson, M. Olórtegui, J. Reed, S. Irazuzta, F. Vacalla y G. Villa por su apoyo en el campo; a N. Pitman, por compartir los datos de sus parcelas de árboles en

Loreto; a P. Evans, J. Becerra y M. Lott por sus consejos con los análisis de terpenos; a L. Bohs, D. Dearing, D. Feener, R. Foster, T. Kursar, W. Carson y S. Schnitzer por los consejos durante el proyecto; a G. Villa, S. Pell, K. Wurdack, H. Cross, N. Zerega y K. Cameron por la ayuda con los análisis moleculares; a las comunidades de Jeberos, Tamshiyacu, Jenaro Herrera y Tierra Blanca por su ayuda logística y amistad. El apoyo económico ha provenido de las siguientes fuentes: National Science Foundation Predoctoral Fellowship para PVAF, una beca NSF Doctoral Dissertation Improvement Grant para PVAF y PDC, University of Utah, The Michigan Society of Fellows a PVAF, American Society of Plant Taxonomists, Lewis B. & Dorothy Cullman Foundation para los análisis moleculares, y Appel/Schultz Laboratory en Penn State University para los análisis de fitoquímicos.

6. BIBLIOGRAFÍA

- AB'SÁBER, A. N. 1982. The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. Pp. 41-59 in G. T. Prance, ed. *Biological Diversification of the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- AGRAWAL, A. A. & FISHBEIN, M. 2006. Plant defense syndromes. *Ecology* 87: S132-S149.
- AGRAWAL, A. A. & KOTANEN, P. M. 2003. Herbivores and the success of exotic plants: a phylogenetically controlled experiment. *Ecology Letters* 6:712-715.
- ÁLVAREZ, J. 2002. Characteristic avifauna of white-sand forest in northern Peruvian Amazonia. M.Sc. Thesis, Louisiana State University, Baton Rouge, LA, USA.
- ÁLVAREZ, J., & WHITNEY B. 2001. A new *Zimmerius* tyrannulet (Aves: Tyrannidae) from white-sand forests of Northern Amazonian Peru. *Wilson Bull.* 113: 1-9.
- ÁLVAREZ, J., & WHITNEY B. 2003. New distributional records of birds from white-sand forests of the northern Peruvian amazon, with implications for biogeography of northern South America. *Condor* 105:552-566.
- ANDERSON, A. 1981. White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13:199-210.
- APPEL, H. M., GOVENOR, H., D'ASCENZO, SISKKA, E., & SCHULTZ, J.C. 2001. Limitations of folin assays of foliar phenolics in ecological studies. *Journal of Chemical Ecology* 27: 761-778.
- ASHTON, P.S. 1969. Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 1:155-196.
- ASHTON, P. S. 1976. Mixed dipterocarp forest and its variation with habitat in the Malayan lowlands: a re-evaluation at Pasoh. *Malayan Forester* 39:56-72.
- BATES, J.M., HACKETT S. J., & CRACRAFT J. 1998. Area-relationships in the Neotropical lowlands: an hypothesis based on raw distributions of passerine birds. *J. Biogeog.* 25:783-793.
- BERNAYS, E. A., COOPER DRIVER, G., & BILGENER, M. 1989. Herbivores and plant tannins. *Advances in Ecological Research* 19: 263-302.
- BINKLEY, D. & MATSON, P. 1983. Ion-exchange resin bag method for assessing forest soil-nitrogen availability. *Soil Science Society of America Journal* 47:1050-1052.
- BUNCE, J.A., CHABOT, B.F. & MILLER, L. N. 1979. Role of annual leaf carbon balance in the distribution of plant species along an elevational gradient. *Botanical Gazette* 140:288-294.
- BURNHAM, R. J., & GRAHAM A. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 86:546-589.
- BUSH, M.B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *J. Biogeog.* 21:5-17.

- CARSON, W. & ROOT, R. 2000. Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70:73-99.
- CAVENDER-BARES, J., ACKERLY, D. D., BAUM, D. A., and BAZZAZ, F. A. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *American Naturalist* 163:823-843.
- CHOONG, M., LUCAS, P., ONG, J., PEREIRA, B., TAN H., TURNER, I. 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist* 121: 597-610.
- CLARK, D. B.; CLARK D. A., & READ J. M. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *J. Ecol.* 86:101-112.
- CLARK, D.B.; M. W. PALMER, & D. A. CLARK. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80:2662-2675.
- CLARKSON, J.J.; M. W. CHASE, & M. M. HARLEY. 2002. Phylogenetic relationships in Burseraceae based on plastid rps16 intron sequences. *Kew Bull.* 57:183-193.
- CLOSE, D.C., & McARTHUR, C. 2002. Rethinking the role of many plant phenolics – protection from photodamage not herbivores? *Oikos* 99: 166-172.
- CODY, M.L. 1978. Distribution ecology of *Happlopappus* and *Chrysothamnus* in the Mohave desert. I. Niche position and niche shifts on north-facing granitic slopes. *American Journal of Botany* 65:1107-1116.
- COLEY, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- COLEY, P. D. 1987a. Patrones en las defensas de las plantas: ¿por qué los herbívoros prefieren ciertas especies? *Revista Biologica Tropical* 35 (Suppl. 1): 151-164.
- COLEY, P. D. 1987b. Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytologist* 106 (Suppl.): 251-263.
- COLEY, P. D., & BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-35.
- COLEY, P. D., BRYANT, J. P., & CHAPIN, F. S. III. 1985. Resource availability and plant anti-herbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- COLINVAUX, P.A., P. E. OLIVEIRA, & M. B. BUSH. 2000. Amazonian and Neotropical plant communities on glacial time-scales: The failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quatern. Sci. Rev.* 19:141-169.
- CONDIT, R., N. PITMAN, E. LEIGH, J. CHAVE, J. TERBORGH, R. FOSTER, P. NUÑEZ, S. Aguilar, R. VALENCIA, G. VILLA, H. MULLER-LANDAU, E. LOSOS, & S. HUBBELL. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295, 666-669.
- COOMES, D. A. 1997. Nutrient status of Amazonian caatinga forests in a seasonally dry area: nutrient fluxes, litterfall and analyses of soils. *Can. J. For. Res.* 27: 831-839.
- COOMES, D. A., & GRUBB, P. J. 1996. Amazonian caatinga and related communities at La Esmeralda, Venezuela: forest structure, physiognomy and floristics, and control by soil factors. *Vegetatio* 122: 167-191.
- COOMES, D. A., & GRUBB, P. J. 1998. Responses of juvenile trees to above and below-ground competition in nutrient-starved Amazonian rain forest. *Ecology* 79: 768-782.
- COWLING, R. M., E. WITKOWSKI, A. MILEWSKI, & K. NEWBEY. 1994. Taxonomic, edaphic, and biological aspects of narrow plant endemism on matched sites in mediterranean South Africa and Australia. *J. Biogeog.* 21:651-664.

- CRAINE, J., BOND, W., LEE, W., REICH, P., OLLINGER, S. 2003. The resource economics of chemical and structural defenses across nitrogen supply gradients. *Oecologia* 442:547-556.
- DALY, D. C. 1987. A taxonomic revision of the genus *Protium* (Burseraceae) in eastern Amazonia and the Guianas. Ph. D. Dissertation. City University of New York.
- DALY, D. C. 1989. Studies in Neotropical Burseraceae II: generic limits in new world Protieae and Canarieae. *Brittonia* 41:17-27.
- DALY, D. C. 1992. New taxa and combinations in *Protium* Burm F.: studies in Neotropical Burseraceae VI. *Brittonia* 44:280-299.
- DALY, D. C. 1997. Burseraceae. Pp. 688-728 in Berry, P. E., Holst, B. K., and K. Yatskievych, eds. Flora of the Venezuelan Guayana, vol. 3. Mo. Bot. Gard. Press, St. Louis, Mo.
- DALY, D. C. & J. D. MITCHELL. 2000. Lowland vegetation of tropical South America: an overview. Pp. 391-454 in D. L. Lentz, ed. Imperfect balance: landscape transformations in the Precolumbian Americas. Columbia Univ. Press, New York.
- DAVIES, S. J., P. A. PALMIOTTO, P. S. ASHTON, H. S. LEE, & J. V. LAFRANKIE. 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *J. Ecol.* 86:662-673.
- DENNO R. F., GRATTON C., PETERSON M.A., LANGELLOTTI GA., FINKE D. L., HUBERTYA. F. 2002. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. *Ecology* 83:1443-1458.
- DOBZHANSKY, T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38: 209-221.
- DUCKE, A., & BLACK, G. A. 1953. Phytogeographic notes on the Brazilian Amazon. *Anais. Acad. Bras. Cienc.* 25: 1-46.
- DUIVENVOORDEN, J. F. 1995. Tree species composition and rain forest-environment relationship in the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Vegetatio* 120:91-113.
- DUIVENVOORDEN, J. F., BALSLEV, H., CAVELIER, J., GRANDEZ, C., TUOMISTO, H., & VALENCIA, R. (eds.). 2001. Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam.
- EDWARDS, C., READ, J., & SANSON, G. 2000. Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecologia* 123: 158-167.
- ENDLER, J.A. 1977. Geographic Variation, Speciation, and Clines. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- ENDLER, J.A. 1982. Pleistocene forest refuges: fact or fancy. Pp. 641-657 in G. T. Prance, ed. Biological Diversification in the Tropics. Columbia Univ. Press, New York.
- FINE, P.V.A. 2001. An evaluation of the geographic area hypothesis using the latitudinal gradient in North American tree diversity. *Evolutionary Ecology Research* 3: 413-428.
- FINE, P. V. A. 2004. Herbivory and the evolution of habitat specialization by trees in Amazonian forests. Ph.D. thesis. University of Utah, Salt Lake City, UT.
- FINE, P.V.A., DALY, D., VILLA, G., MESONES, I., & CAMERON, K., 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of Burseraceae trees in the western Amazon. *Evolution* 59: 1464-1478.
- FINE, P.V.A., MESONES, I., & COLEY, P. D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305:663-665.

- FINE, P.V.A., MILLER, Z. J., MESONES, I., IRAZUZTA, S., APPEL, H.M., STEVENS, M.H.H., SAAKSJARVI, I., SCHYLTZ, J.C., & COLEY, P.D. 2006. The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87: S150-S162.
- FISCHER, A. G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution* 14: 64-81.
- GARCÍA-VILLACORTA, R., AHUITE, M., OLÓRTEGUI, M. 2003. Clasificación de bosques sobre arena blanca de la zona reservada Allpahuayo-Mishana. *Folia Amazónica* 14:11-31.
- GARCÍA-VILLACORTA, R., & HAMEL, B. 2004. A noteworthy new species of *Tovomitia* (Clusiaceae) from Amazonian white-sand forests of Peru and Colombia. *Brittonia* 56: 132-135.
- GENTRY, A.H. 1981. Distributional patterns and an additional species of the *Passiflora vitifolia* complex: Amazonian species diversity due to edaphically differentiated communities. *Plant Systematics and Evolution* 137:95-105.
- GENTRY, A. H. 1986. Endemism in tropical versus temperate plant communities. Pp. 153-181 in M. E. Soulé, ed. *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland, MA.
- GENTRY, A. H., 1988. Patterns of plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- GENTRY, A. H. 1989. Speciation in tropical forests. Pp. 113-134 in (Holm-Nielsen, L. B., Nielsen I. C., and Balslev, H. eds.), *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation, and Diversity*. Academic Press, London.
- GERSHENZON, J., & CROTEAU, R. 1991. TERPENOIDS, pp. 165-219 in G. A. ROSENTHAL and M. R. BERENBAUM (eds.) *Herbivores, their interactions with secondary metabolites*, vol. 1, the chemical participants. Academic Press, New York.
- GROVER, J.P. & HOLT, R.D. 1998. Disentangling resource and apparent competition: realistic models for plant-herbivore communities. *Journal of Theoretical Biology* 19:353-376.
- GRUBB, P. J. 1986. Sclerophylls, pachyphylls, and pycnophylls: the nature and significance of hard leaf surfaces. Pp. 137-150 in Juniper, B. and Southwood, T., (eds) *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London.
- GUILLAMET, J-L. 1987. Some structural and floristic aspects of the forest. *Experientia* 3:241-251.
- HAFFER, J., 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- HAFFER, J., & G. T. PRANCE, 2001. Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: On the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* 16:579-607.
- HARBORNE, J. B. 1991. Recent advances in the ecological chemistry of plant terpenoids, pp. 399-426, in J. B. Harborne and F. A. Tomes-Barberan (eds.) *Ecological Chemistry and Biochemistry of Plant Terpenoids*. Clarendon Press, Oxford.
- HARLEY, C. D. G. 2003. Abiotic stress and herbivory interact to set range limits across a two-dimensional stress gradient. *Ecology* 84:1477-1488.
- HARLEY, M., & D. C. DALY, 1995. *Bursera* Kunth, *Protieae* March. em. Engl. *World Pollen and Spore* 20:1-44.
- HARMS, K. E., R. CONDIT, S. P. HUBBELL, & R. B. FOSTER. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *J. Ecol.* 89:947-959.

- HARVEY, P. H., & PAGEL, M.D. 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford.
- HERMS, D. A., & MATTSON, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- HOORN, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 105:267-309.
- HOORN, C. 1994. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 112:187-238.
- HUBBELL, S. P., R. B. FOSTER, S. T. O'BRIEN, K. E. HARMS, R. CONDIT, B. WESCHLER, S. J. Wright, and S. Loo de Lao. 1999. Light gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science* 283:554-557.
- HUBER, O. 1995. Geographical and physical features. Pp. 1-61 in P. E. Berry, B. K. Holst, and K. Yatskievych, eds. *Flora of the Venezuelan Guayana*, vol 1. Mo. Bot. Gard. and Timber Press, St. Louis, Mo and Portland, Ore.
- HUSTON, M. 1994. *Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- ISLER, M., J. Álvarez, P. ISLER, & B. WHITNEY. 2001. A review of the *Percnostola ruffrons* complex (Passeriformes: Thamnophilidae) with description of a new species from northern Amazonian Peru. *Wilson Bull.* 113:164-176.
- JANZEN, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *American Naturalist* 101: 233-249.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- JANZEN, D. H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6: 69-103.
- JORGENSEN, P., LÉON-YÁNEZ, S. 1999. *Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador*, Missouri Botanical Garden Press.
- KAUFFMAN, S., PAREDES A., G., & MARQUINA P., R. 1998. Suelos de la zona de Iquitos. Pp. 139-230 in Kalliola, R. and Flores P., S. (eds). *Geoecología y desarrollo Amazonico: estudio integrado en la zona de Iquitos, Peru*. University of Turku, Finland.
- KORICHEVA, J., NYKANEN, H., & GIANOLI, E. 2004. Meta analysis of trade-offs among plant antiherbivore defenses: are plants jacks-of-all-trades, masters of all? *American Naturalist* 163: E64-E75.
- LANGENHEIM, J. 1994. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology* 20: 1223-1280.
- LENNON, J. J., KOLEFF, P., GREENWOOD, J., & GASTON, K. J. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology* 70: 966-979.
- LERDAU, M. T., & PENUELAS, J. 1993. Terpenes in plants: links between the biosphere and the atmosphere. *Mundo Científico* 13: 60-64.
- LIM W. & TURNER, I. 1996. Resource availability and growth responses to defoliation in seedlings of three early-successional, tropical, woody species. *Ecological Research* 11: 321-324.

- LOUDA, S. M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecological monographs* 52: 25-41.
- LOUDA, S. M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* 64: 511-521.
- LOUDA, S. M., KEELER, K. H., & HOLT, R. D. 1990. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. Pp. in Grace, J. and Tilman, D., ed. *Perspectives in plant competition*. Academic Press, New York.
- LOUDA, S.M., & RODMAN, J. 1996. Insect herbivory as a major factor in the shade distribution of a native crucifer (*Cardamine cordifolia* A. Gray, bittercress). *Journal of Ecology* 84:229-237.
- MABRY, T. J., & GILL, J. E. 1979. Sesquiterpene lactones and other terpenoids. Pp. 502-538 in Rosenthal, G. and Janzen, D. H., (eds). *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York.
- MADDISON, D. R., & W.P. MADDISON. 2001. *MAC CLADE 4: Analysis of phylogeny and character evolution*. Version 4.05. Sinauer, Sunderland, MA.
- MARENGO, J. 1998. Climatología de la zona de Iquitos, Peru. Pp. 35-57 in Kalliola, R. and Flores P., S. (eds.). *Geoecología y desarrollo Amazonico: estudio integrado en la zona de Iquitos, Peru*. University of Turku, Finland.
- MARKS, B. D., HACKETT, S. J., & A. P. CAPPARELLA. 2002. Historical relationships among Neotropical lowland forest areas of endemism as determined by mitochondrial DNA sequence variation within the Wedge-billed Woodcreeper (Aves: Dendrocolaptidae: *Glyphorhynchus spirurus*). *Mol. Phyl. Evol.* 24:153-167.
- MEDINA, E., & E. CUEVAS. 1989. Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forests of the upper Rio Negro basin. Pp. 217-240 in J. Proctor, ed. *Mineral nutrients in tropical forest and savanna ecosystems*. Blackwell Scientific, Oxford.
- MORÁN, J. A., BARKER, M. G., MORÁN, A. J., BECKER, P., & ROSS, S. M. 2000. A comparison of the soil water, nutrient status, and litterfall characteristics of tropical heath and mixed dipterocarp forest sites in Brunei. *Biotropica* 32: 2-13.
- MORÁN, N. & HAMILTON, W. D. 1980. Low nutritive quality as defense against herbivores. *Journal of Theoretical Biology* 86: 247-254.
- MORITZ, C., J. PATTON, C. SCHNEIDER, & T. B. SMITH. 2000. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31:533-563.
- NICHOLS-ORIAN, C. 1991. The effects of light on foliar chemistry growth and susceptibility of seedlings of a canopy tree to an attine ant. *Oecologia* 86: 552-60.
- OLFF H, & RITCHIE M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- ORR, M.R., & T. B. SMITH. 1998. Ecology and speciation. *Trends Ecol. Evol.* 13:502-506.
- PARKER, M. A. & ROOT, R. B. 1981. Insect herbivores limit habitat distribution of a native composite, *Machaeranthera canescens*. *Ecology* 62:1390-1392.
- PATTERSON, T. B., & T. J. GIVNISH. 2004. Geographic cohesion, chromosomal evolution, parallel adaptive radiations, and consequent floral adaptations in *Calochortus* (Calochortaceae): evidence from a cpDNA phylogeny. *New Phytol.* 161:253-264.

- PATTON, J.L., M. N. F. DA SILVA, M. C. LARA, & M. A. MUSTRANGI. 1997. Pp. 455-465 in Laurance, W. and R. Bierregaard eds. Tropical forest remnants: ecology, management and Conservation of Fragmented Communities. University of Chicago Press, Chicago Ill.
- PEPPER, A.E., & L. E. NORWOOD. 2001. Evolution of *Caulanthus amplexicaulis* var. *barbarae* (Brassicaceae), a rare serpentine endemic plant: a molecular phylogenetic perspective. *Am. J. Bot.* 88:1479-1489.
- PITMAN, N.C.A. 2000. A large-scale inventory of two Amazonian tree communities. Ph.D. thesis, Duke University.
- PITMAN, N.C.A., TERBORGH, J.W., SILMAN, M.R., NÚÑEZ, P., NEIL, D.A., CERÓN, C.E., Palacios W.A., and Aulestia, M. 2001. Dominance and distribution of tree species in upper Amazonian terra firme forests. *Ecology* 82: 2101-2117.
- PLOTKIN, J. B., M. D. Potts, N. Leslie, N. Manokaran, J. LaFrankie, & P. S. Ashton, 2000. Species-area curves, spatial aggregation and habitat specialization in tropical forests. *J. Theor. Biol.* 207:81-99.
- POTTS, M. D., P. S. ASHTON, L. S. KAUFMAN, & J. B. PLOTKIN, 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: a comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology* 83:2782-2797.
- PYKE, C., P., R. CONDI, S. AGUILAR, & A. HERNÁNDEZ. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a neotropical lowland forest. *J. Veg. Sci.* 12:533-566.
- RAJAKARUNA, N., B. G. BALDWIN, R. CHAN, A. M. DESROCHERS, B. A. BOHM, & J. WHITTON. 2003. Edaphic races and phylogenetic taxa in the *Lasthenia californica* complex (Asteraceae: Heliantheae): an hypothesis of parallel evolution. *Mol. Ecol.* 12:1675-1679.
- RASANEN, M. E., J. SALO, & R. J. KALLIOLA. 1987. Fluvial perturbation in the Western Amazon basin: regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science* 238:1398-1401.
- RIBEIRO, J., M. HOPKINS, A. VICENTINI, C. SOTHERS, M. COSTA, J. BRITO, M. SOUZA, L. MARTINS, L. LOHMANN, P. ASSUMCAO, E. PEREIRA, C. SILVA, M. MESQUITA, & L. PROCOPIO. 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificacao das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazonia central. INPA-DFID, Manaus, Brazil.
- RICHARDSON, J. E., R. T. PENNINGTON, T. D. PENNINGTON, & P. M. HOLLINGSWORTH. 2001. Rapid diversification of a species-rich genus of Neotropical rain forest trees. *Science* 293:2242-2245.
- RICKLEFS, R. E., & D. SCHLUTER. 1993. Species Diversity: regional and historical influences. Pp. 350-359 in Ricklefs, R. E. and D. Schluter eds. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. Univ. of Chicago Press, Chicago, Ill.
- RUOKOLAINEN, K., A. Linna, & H. TUOMISTO. 1997. Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in Amazonian rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 13:243-256.
- RUOKOLAINEN, K., & H. TUOMISTO. 1998. Vegetación natural de la zona de Iquitos. Pp. 253-365 in R. Kalliola, and S. Flores, eds. Geoecología y desarrollo Amazonico: estudio integrado en la zona de Iquitos, Peru. University of Turku Press, Turku Finland.
- SAAKSJARVI, I. E. 2003. Diversity of Parasitic Wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) In A Lowland Rain Forest Mosaic In Peruvian Amazonia. Ph.D. thesis, University of Turku, Finland.
- SCHULMAN, L. 2003. Taxonomy, chorology, speciation, and conservation in a heterogeneous Amazonia: case-studies in the flowering-plant family Melastomataceae. Ph.D. thesis, Univ. of Turku, Finland.
- SCHULTES, R. E., & Raffauf, R. F. 1990. The healing forest: medicinal and toxic plants of the northwest Amazonia. Dioscorides Press, Portland, OR.

- SILVA, J. M. C., & OREN D. C. 1996. Application of the parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biol. J. Linn. Soc.* 59:427-437.
- SIMMS, E., & RAUSHER, M. 1987. Cost and benefits of plant resistance to herbivory. *American Naturalist* 130: 570-581.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J., 1995. *Biometry*. third ed., W. H. Freeman, New York.
- SPRUCE, R. 1908. *Notes of a botanist in the Amazon and Andes*. MacMillan, London.
- STORK, N. E. 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 321-337.
- STRUWE, L. MAAS P., & ALBERT V. 1997. *Aripuana cullmaniorum*, a new genus and species of Gentianaceae from white sands of southeastern Amazonas, Brazil. *Harvard Pap. Bot.* 2:235-253.
- SWAINE, M.D. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *J. Ecol.* 84:419-428.
- TER STEEGE, H., LILWAH R., T. VAN ANDEL R. Ek, VAN DER HOUT P., THOMAS R., J. VAN ESSEN, & I. RAMDASS. 2000a. Pp. 117-130 in H. ter Steege, ed. *Plant diversity in Guyana, with recommendations for a national protected area strategy*. Tropenbos, Wageningen, Netherlands.
- TER STEEGE, H., D. SABATIER, H. CASTELLANOS, T. VAN ANDEL, J. DUIVENVOORDEN, A. A. OLIVEIRA, R. Ek, R. LILWAH, P. MAAS, & S. MORI. 2000b. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana shield. *J. Trop. Ecol.* 16:801-828.
- TER STEEGE, H., PITMAN, N., SABATIER, D., CASTELLANOS, H., VAN DER HOUT, P., DALY, D., SILVEIRA, M., PHILLIPS, O., VÁSQUEZ, R., VAN ANDEL, T., DUIVENVOORDEN, J., de OLIVEIRA, A., Ek, R., LILWAH, R., THOMAS, R., VAN ESSEN, J., BAIDER, C., MAAS, P., MORI, S., TERBORGH, J., NÚÑEZ, P., MOGOLLÓN, H., & MORAWETZ, W. 2003. A spatial model of tree alpha-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.
- TUOMISTO, H., & POULSEN A. D. 2000. Pteridophyte diversity and species composition in four Amazonian rain forests. *Journal of Vegetation Science* 11:383-396.
- TUOMISTO, H., & RUOKOLAINEN K. 1994. Distribution of Pteridophyta and Melastomataceae along an edaphic gradient in an Amazonian rain forest. *Journal of Vegetation Science* 5:25-34.
- TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN K., KALLIOLAR., LINNAA., DANJOY W., & Rodriguez Z. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269:63-66.
- TUOMISTO, H., RUOKOLAINEN K., YLI-HALLA M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian forests. *Science* 299:241-244.
- TURNER, I. M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology* 8: 669-675.
- VAN DER HAMMEN, T., & HOOGHIEMSTRA H. 2000. Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quatern. Sci. Rev.* 19:725-742.
- VAN DER WERFF, H. 1992. Substrate preferences of Lauraceae and ferns in the Iquitos area, Peru. *Candollea* 47:11-20.
- VANZOLINI, P. E., & WILLIAMS E. E. 1981. The vanishing refuge: a mechanism for eco-geographic speciation. *Pap. Avulsos. Zool.* 34:251-255.
- VÁSQUEZ MARTÍNEZ, R. 1997. *Florula de las reservas biológicas de Iquitos, Peru*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

- WEBB, C. O., ACKERLY D. D., MC PEEK M. A., & DONOGHUE M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475-505.
- WEBB, C.O., & D. R. PEART. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology* 88:464-478.
- WEEKS, A. 2003. The molecular systematics and biogeography of the Burseraceae. Ph.D. thesis. Univ. of Texas, Austin, Tex.
- WEEKS, A., D. C. DALY, & B. B. SIMPSON. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Mol. Phyl. Evol.* 35:85-101.
- WHITNEY, B., & ÁLVAREZ J. 1998. A new *Herpsilochmus* antwren (Aves: Thamnophilidae) from Northern Amazonian Peru and adjacent Ecuador: The role of edaphic heterogeneity of terra firme forest. *Auk* 115:559-576.
- YOUNG, K. R., & LEÓN B. 1989. Pteridophyte species diversity in the central Peruvian Amazon: importance of edaphic specialization. *Brittonia* 41:388-395.
- ZAR, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*, fourth ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, N.J.

7. ANEXO

Una lista de todas las especies y morfoespecies encontradas en las 15 parcelas de arena blanca (WS), con el número de individuos de cada especie. Las especies sombreadas en gris estuvieron también presentes en la hoja de datos NON, y las especies con el signo # están igualmente presentes en el Catálogo de plantas vasculares de Ecuador. Las morfoespecies son las especies que aparecen con el nombre del género o de la familia seguido de un número. Las morfoespecies que están sombreadas en gris estuvieron en géneros que incluían especies que también fueron encontradas en la hoja de datos NON (y que fueron contadas como especies que se superponen en los dos tipos de suelos). Las especies endémicas de arena blanca son, por tanto, especies sin el signo # y que no están sombreadas en gris. Finalmente, especies con un asterisco * fueron etiquetadas como «affinis» (similares a la especie) en la hoja de datos NON, indicando que probablemente no son la misma especie que las especies de la hoja de datos WS (de arena blanca), que fueron identificadas hasta este nombre, pero no «affinis».

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	AMA	AMB	AMC	AMD	ANV	ANC	TA1	TA2	TAC	JH1	JH2	JHC	JEB	MP	MB	WS TOTAL
Malvaceae s.l.	Pachira	brevipes							40		52	1	4	7	2	2		475
Clusiaceae	Caraipa	utilis		11		42	52	21	31	2	176					1	5	341
Clusiaceae	Caraipa	tereticaulis				7	3				33	41	123					207
Clusiaceae	Hapocalthra	cordata		4				88	37			47	30					206
Fabaceae	Dicyme	uaiparuensis		4	31	13	21	37				15						121
Elaeocarpaceae	Sloanea	cf robusta #		2		18	25	43			11							99
Clusiaceae	Calophyllum	brasiliense #				1			2			40	8	22			3	76
Sapindaceae	Cupania	diphylla		1		10	20	17	1			4	15		1			69
Arecaceae	Euterpe	catanga #				26										17	24	67
Fabaceae	Tachigali	paniculata	4							11		11			3	8	27	64
Fabaceae	Parkia	igneiflora		1	10	10	4		2	3					31			61
Sapindaceae	Matyba	inelegans		2	1			18	3			2			14		16	56
Sapotaceae	Chrysophyllum	sang. ssp. sanguinolentum #		4	1	17	6								25			53
Euphorbiaceae	Hevea	guianensis #				9		3	1	1	1	5	9	1	14	5	4	52
Monimiaceae	Siparuma	guianensis #										14	3	2		19	9	47
Rubiaceae	Platycarpum	orinocense						1			20	2	5	19				47
Clusiaceae	Tovomita	calophyllophylla				1		3	8			12	5		13	1	2	45
Fabaceae	Macrobium	microcalyx #		2	3	3	12	1	1			5			13	4	4	44
Icacinaceae	Emmotum	floribundum		1	4	3	1					1			26	3	3	39
Rubiaceae	Ferdinandusa	chlorantha #			1		5	18	1						9		4	38
Araliaceae	Dendropanyx	umbellatus #		3	8	19										5		35
Myrtaceae	Marlierea	caudata	1						3	1		23	3				2	33
Burseraceae	Protium	subseratum ssp. subseratum #		1	1			2	1			16	9					30
Annonaceae	Bocageopsis	canescens	1						2			11	13	1				28
Chrysobalanaceae	Licania	intrapetiolaris				8			4			14				2		28
Fabaceae	Tachigali	ptychophysco	22						5									27
Sapotaceae	Pouteria	cuspidata ssp cuspidata			4	2	2								11	5	2	26
Apocynaceae	Macoubea	sprucei						3				3			16	1	1	24
Apocynaceae	Aspidosperma	pichonianum	1	5	4							1	1		8		2	22

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	AMA	AMB	AMC	AMD	ANV	ANC	TA1	TA2	TAC	JH1	JH2	JHC	JEB	MP	MB	WS TOTAL
Annonaceae	Oxandra	cf. asbeckii								2		2	1	6		3	6	20
Fabaceae	Macrolobium	limbatum var propinquum	10	3						3		4						20
Sapotaceae	Chrysothryllum	sanguinolentum ssp. spurium								1		2			14	7	10	20
Aquifoliaceae	Ilex	aff. andarensis				1											2	19
Lauraceae	Ocotea	aciphylla #	3		1					3		2	2		4	1		19
Fabaceae	Macrolobium	bifolium			2					3		7	2		2		2	18
Arecaceae	Mauritiella	armata #					17											17
Fabaceae	Macrolobium	sp. 2									11	1		5				17
Humiriaceae	Sacoglottis	ceratorcarpa							2	3					7	5		17
Rubiaceae	Pagamea	guianensis		17														17
Arecaceae	Mauritiella	aculeata				8		5	1				2					16
Theaceae	Ternstroemia	klugiana		1	12										1			15
Myrtaceae	Eugenia	macrocalyx #			5		7	2										14
Rubiaceae	Remijia	pacimonica				5						6	2	1				14
Sapotaceae	Micropholis	venulosa #		1						1		7	1		1	1	2	14
Clusiaceae	Tovomita	laurina	13															13
Myrsinaceae	Stylogyne	sp.1		2		5									6			13
Araliaceae	Dendropanax	palustris					12											12
Arecaceae	Oenocarpus	bataua #								3		1				5	3	12
Fabaceae	Dimorphandra	macrostachya ssp glabrifolia					10	2										12
Malpighiaceae	Byrsonima	stipulina	3	1	3							2		3				12
Myristicaceae	Virola	calophylla #														5	7	12
Sapotaceae	Pouteria	lucumifolia #													11		1	12
Fabaceae	Pentaclethra	macroloba		7		4												11
Myristicaceae	Virola	pavonis #	1				1			1			1		1	2	4	11
Fabaceae	Swartzia	benthamiana var benthamiana #	3		1							1				4	1	10
Annonaceae	Gualetteria	decurrrens #					3								6			9
Bignoniaceae	Tabebuia	serratifolia #			5	1	1	1				1						9
Elaeocarpaceae	Sloanea	laxiflora #		1		1						1	5	2				9

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	AMA	AMB	AMC	AMD	ANV	ANC	TA1	TA2	TAC	JH1	JH2	JHC	JEB	MP	MB	WS TOTAL
Hugoniaceae	Roucheria	punctata #										1				1		3
Humiriaceae	Humiria	balsamifera							1							1	1	3
Meliaceae	Guarea	vasquezii														2	1	3
Myristicaceae	Iryanthera	paraensis #	3															3
Myrtaceae	Eugenia	fejoi #								1							2	3
Rubiaceae	Stachyarrhena	spicata #															3	3
Anacardiaceae	Anacardium	giganteum cf.		1											1		2	2
Annonaceae	Anaxagorea	brevipes #															2	2
Annonaceae	Annona	c.f. montana #										2					1	2
Annonaceae	Ruizodendron	ovale #														1	1	2
Apocynaceae	Lacmellea	lactescens #	1		1													2
Araliaceae	Schefflera	morototoni #	1							1								2
Burseraceae	Protium	rubrum cf								2								2
Caryocaraceae	Anthodiscus	cf amazonicus #												2				2
Cecropiaceae	Pourouma	bicolor ssp. bicolor #														2		2
Cecropiaceae	Pourouma	cecropiifolia #		1														2
Chrysobalanaceae	Couepia	parillo #			2													2
Chrysobalanaceae	Couepia	racemosa													1		1	2
Clusiaceae	Chrysochlamys	sp. 1	2															2
Cyathaceae	Cyathea	sp. 1														2		2
Euphorbiaceae	Amanoa	sp. 1		2														2
Fabaceae	Ormosia	coccinia													1		1	2
Flacourtiaceae	Casearia	javitensis cf. #								1					1			2
Flacourtiaceae	Ryania	speciosa var minor #														2		2
Lauraceae	Licaria	brasiliensis														2		2
Lauraceae	Ocotea	myriantha															2	2
Lauraceae	Ocotea	olivacea #		1	1													2
Lauraceae		sp.2			2													2
Lissocarpaceae	Lissocarpa	stenocarpa		1	1													2
Malpighiaceae	Byrsonima	laevigata													2			2

INVENTARIO BIOLÓGICO RÁPIDO DE MARIPOSAS DIURNAS (LEPIDOPTERA: RHOPALOCERA) EN HUAMANPATA, AMAZONAS, PERÚ

RAPID BIOLOGICAL INVENTORY OF BUTTERFLIES (LEPIDOPTERA: RHOPALOCERA) IN HUAMANPATA, AMAZONAS, PERU

Gerardo Lamas¹, Lilia Campos²

RESUMEN

El inventario se efectuó del 22 al 31 de octubre de 2005, incluyendo seis sectores de muestreo (y distintos hábitats en cada sector). Las mariposas fueron recolectadas por captura directa en diversos ambientes, sin tener en cuenta ningún eje de muestreo, o por medio de trampas cebadas, colocadas en transectos de 200 a 1 000 m de longitud. Se cuantificó el número y abundancia relativa de las especies capturadas. Como resultado de las colectas se obtuvo 432 individuos (401 machos y 31 hembras) correspondientes a 109 especies. El área es biológicamente rica e interesante, lo cual amerita su conservación, pues comprende especies raras, geográficamente restringidas, incluyendo siete taxones que probablemente son nuevos para la ciencia, además de otros descritos hace poco. Sin duda, si se incrementa el esfuerzo de recolección, evaluando otros sectores y hábitats en la zona de Huamanpata, se elevará significativamente el número de especies registradas para el área, que estimamos no debe ser inferior a 400.

Palabras clave: inventario biológico rápido, mariposas diurnas, Lepidoptera, Rhopalocera, Huamanpata, Amazonas, Perú.

ABSTRACT

A rapid biological inventory of butterflies was undertaken during October 22-31, 2005, in Huamanpata, Amazonas, Peru, sampling six sites and several habitats in each site. The butterflies were collected by direct capture in different environments. No account sampling axes were considered, and traps were placed along 200-1000 m long transects. Numbers and relative abundances of the species collected were quantified. The collection comprised 432 specimens (401 males and 31 females) belonging to 109 species. The area is biologically rich and interesting, worthy of conservation, as it harbors rare, geographically restricted species, including seven taxa probably new to science, as well as other recently described species. Indeed, should the collecting effort increase and the habitat surveying is extended in Huamanpata, the number of species recorded for the area should rise significantly, as we estimate it should be no less than 400.

Keywords: Rapid Biological Inventory, Butterflies, Lepidoptera, Rhopalocera, Huamanpata, Amazonas, Peru.

1. INTRODUCCIÓN

El valle de Huamanpata contiene lagos, ríos y quebradas que constituyen una fuente de agua limpia y abundante que alimenta bosques y asentamientos humanos ubicados a lo largo del valle. Huamanpata ha sido visitada por especialistas de varias disciplinas y nacionalidades, que enfatizan no solo su valor científico y paisajístico, sino también consideran que la zona tiene un gran potencial turístico, que debe ser conservado para beneficio de las futuras generaciones. No obstante, la acelerada deforestación que busca desarrollar la ganadería extensiva en el valle, viene ocasionando la pérdida de procesos ecológicos y del ecosistema, la disminución de las poblaciones

1 Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Museo de Historia Natural, departamento de Entomología.
Correo electrónico: glamasm@unmsm.edu.pe

2 Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, E4escuela de Postgrado.
Correo electrónico: lilia_campos@hotmail.com

de las especies aprovechadas y de aquellas que dependen de tales poblaciones, y en un futuro cercano es posible que la falta de cobertura vegetal en el valle pueda inducir el descenso paulatino del caudal de aguas y la ocurrencia de derrumbes asociados a la deforestación (observaciones de campo y opiniones vertidas por especialistas en la presentación de los resultados preliminares de esta investigación multidisciplinaria, en el Taller «La Laguna de Huamanpata», realizado el 2 de noviembre de 2005).

En este sentido, las evaluaciones de la biodiversidad son importantes para entender la estructura de las comunidades e interpretar sus procesos de diversificación biológica (Godfray *et al.* 1999) (DeVries & Walla, 2001), como también son indispensables para el diseño de políticas de conservación y planes de manejo de bosques tropicales. Por ejemplo, para el uso, manejo y conservación eficiente de la biodiversidad, es esencial saber cómo están distribuidas las especies y sus hábitats, pues cada especie de planta y animal prefiere ciertas condiciones ambientales y, por tanto, no se puede asegurar la conservación de las especies sin preservar primero los hábitats donde éstas ocurren (Tuomisto & Ruokolainen, 1998).

Los inventarios biológicos rápidos buscan catalizar acciones efectivas de conservación en regiones amenazadas, que tienen alta riqueza y singularidad biológica. La protección de las especies a partir de estas evaluaciones depende de los resultados obtenidos por los especialistas y conservacionistas involucrados. El equipo científico se concentra principalmente en los grupos de organismos que sirven como buenos indicadores del tipo y condición del hábitat, y que pueden ser inventariados rápidamente y con precisión (ver www.fieldmuseum.org).

A base de lo expuesto anteriormente, las mariposas diurnas (Lepidoptera: Rhopalocera) fueron consideradas dentro de los inventarios biológicos del valle de Huamanpata, ya que no solo revelan altos valores de diversidad y son indicadores biológicos fiables de degradación ambiental, de riqueza de especies, de cambios ambientales y florísticos (Beccaloni & Gaston, 1994) (Sparrow *et al.* 1994) (Stork, 1995) (Osborn *et al.* 1999) (Brown & Freitas, 2000) (Campos & Ramírez, 2005), sino que su popularidad, fácil muestreo y amplia distribución, sumado a que son taxonómicamente mucho mejor conocidas que otros insectos, ha hecho de ellas un grupo focal en estudios de diversidad (DeVries & Walla, 2001).

El inventario biológico de las mariposas procuró evaluar su diversidad, identificar las especies representativas de los distintos ambientes del Valle de Huamanpata y determinar si tales especies son de calidad sobresaliente y muy alta prioridad para la conservación a escala local y regional.

2. MATERIAL Y MÉTODO

2.1 Descripción del área de estudio

El valle de Huamanpata (18 M 227909 E. UTM 9299681 N), pertenece a la provincia de Rodríguez de Mendoza, departamento de Amazonas, Perú. Huamanpata está localizado en la cordillera subandina, que en esta zona toma el nombre de Piscohuañuna. El clima es templado, lluvioso y húmedo; la precipitación media anual supera los 1500 mm, la humedad atmosférica oscila entre 80 a 90 % y la temperatura media anual es 15 °C. El valle muestra gran diversidad de hábitats y altitudes, siendo los principales el «bosque húmedo templado» o «bosque montano» sobre los 2 600 m, el «bosque húmedo subtropical» o «bosque premontano» sobre los 2 100 m, y los pastos naturales usados para ganadería extensiva (sujetos a las variaciones del nivel del agua de la laguna de Huamanpata) a 2 100 m. En altitud, el valle de Huamanpata llega a exceder los 3 400 m (Carta Nacional del Perú 1: 100.000).

2.2 Sectores evaluados

El inventario comprendió seis sectores de muestreo (Tabla 1), incluyendo ambientes característicos de cada sector. Todos los sectores incluyeron «bosque húmedo subtropical premontano», con excepción de El Corazón que comprende «bosque húmedo templado» o «bosque montano». Otros ambientes evaluados fueron caminos de herradura, pastos de ganadería extensiva, chacras en bordes de bosque, playas de quebradas y del río Huamanpata, y ocasionalmente los alrededores de casas de pobladores de la zona, usadas durante la permanencia en cada sector.

Tabla 1. Ubicación, hábitats y variación altitudinal de los sectores evaluados

Sector evaluado	Ubicación	Hábitat	Tiempo (días) de colecta	Variación altitudinal (m)
Lejía y Yuracrume	18 M 227909 E. UTM 9299681 N	(1) Bosque premontano (arbustivo, de pendientes colinosas y buen drenaje), (2) pastos, (3) centro piscícola	3	2100–2137
Tragadero	18 M 232195 E. UTM 9296601 N	(1) Bosque premontano (pendientes colinosas muy marcadas, con roca calcárea en la superficie del suelo, buen drenaje), (2) pastos, (3) orillas de cuerpos de agua	2	2100–2111
El Arenal	18 M 224793 E. UTM 9304232 N	(1) Bosque premontano (de terrazas ribereñas altas y bajas, mal drenados, vegetación arbustiva a manera de varillas, con abundantes palmeras y helechos arbóreos), (2) pastos, (3) orillas de cuerpos de agua, (4) chacras	1	2156
Pambavado	18 M 230240 E. UTM 9304146 N	(1) Pastos, (2) bosque premontano, mal drenado, con roca calcárea en la superficie del suelo	1	2300
Iglesia Monte	18 M 224793 E. UTM 9304232 N	(1) Playa, (2) camino de herradura (bosque premontano, mal drenado)	2	2100–2200
El Corazón	18 M 230477 E. UTM 9304472 N	(1) Bosque montano (arbustivo, con roca calcárea en la superficie del suelo, pendiente bastante marcada, mal drenaje), (2) pastos	1	2520–2626

2.3 Protocolos de muestreo

Las recolecciones se efectuaron del 22 al 31 octubre de 2005. Los protocolos de muestreo siguieron dos sistemas: uno, que incluyó la captura de las mariposas en ambientes característicos de cada sector evaluado, sin tener en cuenta ningún eje de muestreo previamente establecido (caminos de herradura, pastos, chacras, playas); y otro, que consistió en la utilización de trampas cebadas colocadas a lo largo de transectos lineales o ejes de colecta previamente establecidos dentro del bosque; tales transectos variaron de 200 a 1 000 m de longitud (bosque premontano y montano), dependiendo del tiempo de permanencia y el tamaño de bosque presente en el área.

Cada transecto lineal ubicado en áreas boscosas cerradas (bosque premontano y montano) fue dividido en cuatro segmentos iguales. Se usaron redes entomológicas, trampas aéreas y cuatro tipos de cebos (uno por cada segmento del transecto): rodajas de *Musa* sp. fermentadas con masato (bebida fermentada, elaborada con yuca *Manihot esculenta*), rodajas de *Musa* sp. fermentadas con jugo de caña, pescado en proceso de descomposición, y sangre de res.

Las trampas aéreas fueron colgadas solo en el sotobosque del bosque premontano en el sector Lejía y Yuracrume, en cada segmento del primer transecto, y cebadas con cada tipo de cebo, depositado sobre una cama de hojas dentro de la trampa. Las trampas fueron suspendidas de las ramas bajas de un arbusto o árbol, a una altura de 1.7-2 m sobre el suelo, para facilitar el examen de los especímenes capturados y permitir el vaciado rápido de las trampas, evitando así maltratar a las mariposas. Se revisó las trampas cada hora; al final del día, todas las trampas fueron recogidas y los cebos retirados. Los cebos (trozos de pescado en descomposición y rodajas fermentadas de *Musa* sp.) también fueron fijados a ramas finas de arbustos (0.8-1.2 m de longitud), previamente cortadas y

ubicadas cada 5 m, a ambos lados del transecto. La sangre de res fue colocada sobre una cama de hojas y, al igual que los otros cebos, ubicada cada 5 m a ambos lados del transecto.

Los cebos fueron mantenidos el tiempo de permanencia en el sector evaluado, durante 9 h/día. En este período se recorrió el transecto y se recolectó con redes entomológicas todas las mariposas atraídas a los cebos. Uno de nosotros (Lilia Campos) trabajó cada día de muestreo durante seis horas, de 10:00 a.m. a 4:00 p.m. en promedio. Las recolecciones en el transecto fueron únicamente interrumpidas por la presencia de lluvias. La metodología empleada fue adaptada de Lamas (1981); Robbins *et al.* (1996); Lamas *et al.* (1999) y DeVries & Walla (2001).

Las mariposas recolectadas fueron rotuladas con un código individual y colocadas en sobres de papel glassine marcados con los datos de colecta. El reconocimiento e identificación de las muestras se efectuó en el Departamento de Entomología, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), Lima, donde está depositado todo el material.

2.4 Análisis de datos

Para el análisis de la diversidad de especies en el área de estudio se registró el número de especies y la abundancia relativa de estas en cada sector de muestreo evaluado. Además, se elaboró un cuadro comparativo de especies, donde se contrasta la riqueza de especies del área con otras zonas evaluadas en el Perú (Pakitza, Tambopata, Alto Río Napo, Machu Picchu, Cordillera de Vilcabamba y Cordillera del Cóndor).

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Diversidad de especies

En los seis sectores de muestreo se registró 109 especies con 432 individuos (401 machos y 31 hembras), de seis familias, 18 subfamilias y 60 géneros diferentes. La distribución de especies entre familias fue: Nymphalidae (63), Hesperidae (27), Pieridae (15), Papilionidae (2), Lycaenidae (1) y Riodinidae (1) (Anexo 1), siendo Nymphalidae y Hesperidae las familias con el mayor número de especies (57.8 y 24.8 % del total, respectivamente). Las familias y subfamilias con mayor número de especies son, en general, las que más individuos tienen, aunque hay algunas excepciones a esta regla. La más notable fue Pieridae, que presentó un número elevado de individuos por especie. Por otro lado, Hesperidae estuvo representada por pocos individuos, a pesar de ser una familia rica en especies. Las subfamilias con alto número de individuos por especie fueron: Biblidinae, Heliconiinae y Limenitidinae, contrastando con Pyrginae, una subfamilia rica en especies, pero representada por pocos individuos (Tabla 2).

Tabla 2. Número y porcentaje de especies e individuos por familia y subfamilia de mariposas recolectadas en Huamanpata. En la columna de número de especies se indica, entre paréntesis, el promedio de individuos por especie.

FAMILIA/Subfamilia	Nº de Sp. (Ind. por Sp.)	Nº de Ind.	% de Sp.	% de Ind.
HESPERIIDAE	27 (0.54)	50	24.8	11.6
Hesperiinae	9(0.43)	21	8.3	4.9
Heteropterinae	9(0.53)	17	8.3	3.9
Pyrginae	9(0.75)	12	8.3	2.8
LYCAENIDAE	1 (1.0)	1	0.9	0.2
Theclinae	1 (1.0)	1	0.9	0.2
NYPHALIDAE	63 (0.2)	320	57.8	74.1
Biblidinae	11 (0.12)	90	10.1	20.8
Charaxinae	2(0.67)	3	1.8	0.7
Danainae	1 (1.0)	1	0.9	0.2
Heliconiinae	6(0.13)	45	5.5	10.4
Ithomiinae	2(1.0)	2	1.8	0.5
Limnitiidinae	3(0.18)	17	2.8	3.9
Morphinae	1 (1.0)	1	0.9	0.2
Nymphalinae	8(0.3)	27	7.3	6.3
Satyrinae	29(0.22)	134	26.6	31.0
PAPILIONIDAE	2 (0.5)	4	1.8	0.9
Papilioninae	2(0.5)	4	1.8	0.9
PIERIDAE	15 (0.27)	56	13.8	13.0
Coliadinae	2(0.25)	8	1.8	1.9
Dismorphiinae	1 (1.0)	1	0.9	0.2
Pierinae	12(0.26)	47	11.0	10.9
RIODINIDAE	1 (1.0)	1	0.9	0.2
Riodininae	1 (1.0)	1	0.9	0.2
TOTAL	109 (0.25)	432	100	100

Los sectores con mayor riqueza de especies fueron Lejía y Yuracume y Tragadero (con 43 y 35 especies, respectivamente). Los lugares con mayor y menor riqueza de especies fueron Lejía y Yuracume, con 43 especies y El Corazón, con 24. Es difícil comparar la diversidad de especies, pues tanto el número de especies como el número de individuos encontrados varió entre los sectores. El número promedio de individuos por especie varió de 1.43 a 3.26 entre los sectores (Tabla 3). Los sectores que más se diferenciaron en cuanto a riqueza de especies fueron El Arenal (25 especies) y El Corazón (24 especies), donde el número de especies fue menor al de otras zonas.

Tabla 3. Sectores de colecta, número de individuos, número de especies y número promedio de individuos por especie.

Sector de colecta	Nº de ind.	Nº de Sp.	Nº ind.por Sp.
Lejía y Yuracume	140	43	3.26
Tragadero	89	35	2.54
Arenal	42	25	1.68
Iglesia Monte	40	28	1.43
Pambavado	58	30	1.93
Corazón	63	24	2.63
TOTAL	432	109	3.96

La riqueza de especies mostró notables diferencias entre los hábitats evaluados, por ejemplo, aquellos con la mayor y menor riqueza de especies: pastizales con 58 especies y bosque montano con 8. Es difícil comparar la riqueza de especies entre los hábitats, pues tanto el número de especies como de individuos varió entre los lugares. El número promedio de individuos por especie varió de 1.44 a 2.73 entre los lugares. Los hábitats que más se diferenciaron en cuanto a riqueza de especies fueron bosque montano (8 especies) y alrededores del centro piscícola, chacras, y colectas ocasionales alrededor de estaciones biológicas usadas durante cada campamento (que en conjunto sumaron 24 especies), donde el número de especies fue menor que en los otros ambientes evaluados. La mayor parte de las especies fue encontrada en los «pastizales de ganadería extensiva» (58 especies) y la más baja en el «bosque montano» (8 especies) (Tabla 4).

Tabla 4. Hábitats evaluados, número de individuos, número de especies y número promedio de individuos por especie.

Hábitat	Nº de ind.	Nº de Sp.	Nº ind.por Sp.
Premontano	112	41	2,73
Montano	13	8	1,63
Pastos	207	58	3,57
Orillas cuerpo agua	39	27	1,44
Otros hábitats	61	24	2,54
TOTAL	432	109	3,96

La diferencia en cuanto a riqueza específica, tanto en los sectores como en los hábitats evaluados, podría deberse a varios factores: Primero, los protocolos de muestreo (esfuerzo de colecta, métodos de muestreo y tiempo de colecta empleados) variaron significativamente entre los lugares. Por ejemplo, el tiempo de colecta fue menor para El Arenal y El Corazón, y para el bosque montano (en caso de hábitats), presentando baja riqueza de especies. Lo contrario sucede con los «pastos», donde el tiempo de colecta fue mayor, presentando alta riqueza de especies. En cuanto a métodos de muestreo, las trampas cebadas alternaron entre los lugares; por ejemplo, el pescado en descomposición, por ser rápidamente degradable, dejó de ser usado en el bosque montano de El Corazón.

Segundo, las desfavorables condiciones climáticas (exceso de nubosidad y presencia de lluvias) dificultaron los muestreos en los hábitats y sectores evaluados. Tercero, el tamaño y/o longitud de los ejes de muestreo acondicionados en las áreas boscosas cerradas, estuvieron determinados por el tamaño del bosque y el tiempo de permanencia en las zonas de colecta. Cuarto, los tipos de hábitats evaluados por cada sector estuvieron sujetos a la permanencia en el lugar y a la accesibilidad de estos desde los campamentos establecidos. Por ejemplo, en El Corazón los esfuerzos de colecta estuvieron focalizados solo a dos tipos de hábitat (pastos y bosque montano) lo que pudo influir en la baja riqueza específica encontrada. Quinto, es probable que el bosque montano con baja riqueza de especies haya sido afectado más que otros hábitats, por la constante destrucción del hábitat ocasionada por actividades antrópicas, tales como extracción selectiva de madera, cosecha de productos no maderables, acelerada deforestación, y otras. Por ejemplo, la deforestación local busca desarrollar la ganadería extensiva, y muchos ambientes (como el bosque montano de El Corazón) son utilizados como zonas de paso, de descanso o de pastoreo de ganado que se realiza en los pastos aledaños al borde del bosque.

3.2 Patrones de distribución de las especies representativas de cada sector y hábitats evaluados

Las especies más frecuentes (11, representando 43 % del total de individuos) fueron observadas en más del 50 % de los sectores. La única especie encontrada en todos los sectores fue *Adelpha alala negra* (Nymphalidae, Limenitidinae), representando 2 % del total de individuos (Tabla 5). Más de la mitad de las especies (66–60,6 % del total) fueron registradas solamente en un sector. El número de especies exclusivas es mayor para Lejía y Yuracume (14) que para Tragadero (8), Arenal (8), Iglesia Monte (13), Pambavado (7) y El Corazón (3). Lejía y Yuracume comparte mayor cantidad de especies exclusivas con «Tragadero» (5), debido probablemente a la altitud y distancia geográfica, pues ambos (2100–2137 m) presentan altitudes inferiores a otros sectores y además son relativamente cercanos entre sí. Este patrón se manifiesta nuevamente entre Pambavado y El Corazón, que comparten mayor cantidad de especies exclusivas (5); son contiguas entre sí y probablemente la altitud y distancia geográfica influyen en la distribución de las especies.

Tabla 5.- Número y porcentaje de individuos de las 10 especies más frecuentes (registradas en más de 50 % de los sectores de muestreo).

Familia	Subfamilia	Especie	Frecuencia	N° ind.	% ind.
Nymphalidae	Limenitidinae	<i>Adelpha alala negra</i> (C. Felder & R. Felder, 1862)	6	9	2.08
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Dynamine setabis agnes</i> Röber, 1915	5	44	10.19
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Lasiophila orbifera orbifera</i> Butler, 1868	5	11	2.55
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Hermeuptychia cucullina</i> (Weymer, 1911)	4	42	9.72
Pieridae	Pierinae	<i>Leptophobia eleone luca</i> Fruhstorfer, 1907	4	20	4.63
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Cybdelis mnasyllus thrasylla</i> C. Felder & R. Felder, 1859	4	19	4.40
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Perisama oppelii viridinota</i> Butler, 1873	4	10	2.31
Nymphalidae	Heliconiinae	<i>Heliconius telesiphe telesiphe</i> Doubleday, 1847	4	9	2.08
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Perisama bomplandii albipennis</i> Butler, 1873	4	7	1.62
Nymphalidae	Limenitidinae	<i>Adelpha saundersii saundersii</i> (Hewitson, 1867)	4	7	1.62
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Forsterinaria guanilo</i> Peña & Lamas, 2005	4	8	1.85

Las especies más frecuentes (14–51 % del total) fueron observadas en más del 50 % de los hábitats. Ninguna fue encontrada en todos los hábitats (Tabla 5). No obstante, *Dynamine setabis agnes* (Nymphalidae, Biblidinae), *Perisama oppelii viridinota* (Nymphalidae, Biblidinae) y *Adelpha alala negra* (Nymphalidae, Limenitidinae), fueron registradas en al menos cuatro de los cinco tipos de hábitats. Más de la mitad de las especies (76–70 % del total) fueron registradas solamente en un tipo de hábitat. El número de especies exclusivas es mayor para el «bosque premontano» y «pastos» (18 en cada hábitat) que para «bosque montano» (1), en «orillas de cuerpos de agua» (11), y en otros lugares como chacras, el centro piscícola y los alrededores de los campamentos (5 especies).

Tabla 6. Número y porcentaje de individuos de las 15 especies más frecuentes (registradas en más de 50 % de los hábitats)

Familia	Subfamilia	Especie	Frecuencia hábitat	Abundancia	% ind.
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Dynamine setabis agnes</i> Röber, 1915	4	44	10.19
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Perisama oppelii viridinota</i> Butler, 1873	4	10	2.31
Nymphalidae	Limenitidinae	<i>Adelpha alala negra</i> (C. Felder & R. Felder, 1862)	4	9	2.08
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Forsterinaria guanilo</i> Peña & Lamas, 2005	4	8	1.85
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Hermeuptychia cucullina</i> (Weyer, 1911)	3	42	9.72
Nymphalidae	Heliconiinae	<i>Altinote dicaeus callianira</i> (Geyer, 1837)	3	28	6.48
Pieridae	Pierinae	<i>Leptophobia eleone luca</i> Fruhstorfer, 1907	3	20	4.63
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Cybdelis mnasylyus thrasylla</i> C. Felder & R. Felder, 1859	3	19	4.40
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Lasiophila orbifera orbifera</i> Butler, 1868	3	11	2.55
Nymphalidae	Heliconiinae	<i>Heliconius telesiphe telesiphe</i> Doubleday, 1847	3	9	2.08
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Perisama bomplandii albipennis</i> Butler, 1873	3	7	1.62
Nymphalidae	Limenitidinae	<i>Adelpha saundersii saundersii</i> (Hewitson, 1867)	3	7	1.62
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Lymanopoda obsoleta</i> (Westwood, 1851)	3	7	1.62
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Manerebia haywardi</i> Pyrcz, 2004	3	5	1.16
Pieridae	Pierinae	<i>Pereute callinice numbalensis</i> Joicey & Talbot, 1928	3	4	0.93

Entre las doce especies más abundantes (52 % de todos los individuos), las mejores representadas fueron *Dynamine setabis agnes*, *Hermeuptychia cucullina*, *Altinote dicaeus callianira*, *Leptophobia eleone luca* y *Cybdelis mnasylyus thrasylla*, con más de 19 individuos cada una (>2 % del total de individuos) (Tabla 7). Las 53 especies menos abundantes, representadas por un solo individuo cada una, representaron 48.6 % de todas las especies y 12.3 % de todos los individuos. Es notable que tanto en términos de frecuencias como de abundancia haya varias especies de las subfamilias Satyrinae y Biblidinae (Nymphalidae) que presentan cifras elevadas.

Tabla 7. Número y porcentaje de individuos de las especies más abundantes (>2 % del total de individuos registrados en área evaluada).

Familia	Subfamilia	Especie	Abundancia	% ind.
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Dynamine setabis agnes</i> Röber, 1915	44	10.19
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Hermeuptychia cucullina</i> (Weyer, 1911)	42	9.72
Nymphalidae	Heliconiinae	<i>Altinote dicaeus callianira</i> (Geyer, 1837)	28	6.48
Pieridae	Pierinae	<i>Leptophobia eleone luca</i> Fruhstorfer, 1907	20	4.63
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Cybdelis mnasylyus thrasylla</i> C. Felder & R. Felder, 1859	19	4.40
Nymphalidae	Nymphalinae	<i>Junonia evarete huacapistana</i> Forbes, [1929]	12	2.78
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Panyapedaliodes drymaea</i> (Hewitson, 1858)	12	2.78
Nymphalidae	Satyrinae	<i>Lasiophila orbifera orbifera</i> Butler, 1868	11	2.55
Nymphalidae	Biblidinae	<i>Perisama oppelii viridinota</i> Butler, 1873	10	2.31
Nymphalidae	Limenitidinae	<i>Adelpha alala negra</i> (C. Felder & R. Felder, 1862)	9	2.08
Hesperiidae	Hesperiinae	<i>Vehilius inca</i> (Scudder, 1872)	9	2.08
Nymphalidae	Heliconiinae	<i>Heliconius telesiphe telesiphe</i> Doubleday, 1847	9	2.08

Las especies más frecuentes en los sectores de colecta fueron las más frecuentes en los hábitats evaluados (Tablas 5-6). Sin embargo, hay algunas excepciones a esta regla. Las más notables son: *Lymanopoda obsoleta* (Nymphalidae, Satyrinae), *Manerebia haywardi* (Nymphalidae, Satyrinae) y *Pereute callinice numbalensis* (Pieridae, Pierinae), que a pesar de no haber sido muy frecuentes en más del 50 % de los sectores, fueron encontradas en la mayoría de los hábitats estudiados.

En general, las especies más frecuentes, tanto para los sectores como para los hábitats, son las que más individuos tienen, aunque hay algunas excepciones. Las principales son: *Panyapedaliodes drymaea* (Nymphalidae, Satyrinae) y *Vehilius inca* (Hesperiidae, Hesperinae), que a pesar de ser dos de las especies más abundantes, solo fueron recolectadas en El Corazón. Estas serían dos especies típicas de El Corazón, pues no las había en otros sectores y fueron abundantes durante la evaluación. El mismo patrón de comportamiento presentó *Junonia evarete huacapistana* (Nymphalidae, Nymphalinae), que a pesar de ser una de las especies más abundantes, solo fue reportada para Lejía y Yuracume, y El Tragadero, áreas contiguas entre sí y con la misma variación altitudinal. Ésta es una especie típica de hábitats abiertos, pues ha sido recolectada solo en pastos adenaños a la laguna de Huamanpata. Tales pastos, sujetos a variación del nivel de agua de la laguna, son usados como zonas de pastoreo para la ganadería extensiva del lugar. Caso contrario sucede con *Forsterinaria guanilo* (Nymphalidae, Satyrinae), *Lymanopoda obsoleta* (Nymphalidae, Satyrinae), *Manerebia haywardi* (Nymphalidae, Satyrinae) y *Pereute callinice numbalensis* (Pieridae, Pierinae), que no obstante ser especies poco abundantes, fueron registradas en más del 50 % de los hábitats.

Finalmente, otra excepción es *Adelpha alala negra* (Nymphalidae, Limenitidinae), ya que a pesar de ser la única encontrada en todos los sectores, solo representó 2 % del total de individuos para el área. Es una especie generalista, por encontrarse en la misma proporción en todos los sectores y haber sido reportada en más del 50 % de los hábitats.

3.3 Comparación de la diversidad del área a escala local

El número de especies registrado para el área es bajo en comparación con la riqueza local en otros lugares documentados para el Perú (Tabla 8). No obstante, la diversidad observada es comparable con los resultados de inventarios locales efectuados en Tumbes y en la evaluación biológica rápida de la Cordillera de Vilcabamba, donde se registró 121 y 47 especies, respectivamente (Lamas, 1976) (Lamas & Grados, 2001).

Con excepción de Hesperiidae y Nymphalidae, cuyos totales de especies son superiores a los de la Cordillera de Vilcabamba, el resto de familias y subfamilias (particularmente Lycaenidae y Riodinidae) presentan valores muy inferiores a los de otras áreas (Tabla 8), excepto Pieridae, cuya riqueza de especies es comparable con la RNAM. Estas diferencias entre riquezas específicas, sin duda se deben a que en las demás áreas el esfuerzo de colecta ha sido notablemente mayor y los inventarios han sido efectuados no solo en distintas estaciones del año, sino también a lo largo de varios años (Campos & Ramírez, 2005) (Lamas, 1976; 1994; 1997; 2003) (Lamas & Grados, 1996; 2001) (Lamas *et al.* 1996; 1999) (Robbins *et al.* 1996).

Tabla 8. Riqueza de mariposas de algunos lugares en Perú. Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana – RNAM (Campos & Ramírez, 2005); Alto Río Napo (Lamas *et al.* 1996); Reserva Nacional Tambopata (Lamas, 1994); Pakitza, Parque Nacional del Manu (Robbins *et al.* 1996); Cordillera de Vilcabamba (Lamas & Grados, 2001); Cordillera del Cóndor (Lamas, 1997) y Huamanpata.

Taxones	RNAM		Napo		Pakitza		Tambopata		Machu Picchu		Vilcabamba		Cord. Cóndor		Huamanpata	
	Spp.	(%)	Spp.	(%)	Spp.	(%)	Spp.	(%)	Spp.	(%)	Spp.	(%)	Spp.	(%)	Spp.	(%)
HESPERIIDAE	108	20.8	165	24.5	448	34.5	437	35.4	105	27.85	6	12.77	105	22.15	27	24.77
Hesperinae	23		68		225		220		52		4		30		9	
Heteropterinae	0		0		0		0		8		0		0		9	
Pyrginae	82		93		197		191		38		1		57		9	
Pyrrhopyginae	3		4		26		26		7		1		18		0	
LYCAENIDAE	45	8.69	68	10.1	179	13.8	170	13.8	35	9.28	2	4.26	21	4.43	1	0.92
Polyommatainae	1		2		0		1		7						0	
Theclinae	44		66		179		169		28						1	
NYMPHALIDAE	168	32.4	238	35.4	369	28.4	337	27.3	174	46.15	31	65.96	222	46.84	63	57.8
Apaturinae	1		4		6		6		1		0		5		0	
Biblidinae	52		66		89		89		17		1		0		11	
Charaxinae	17		10		28		27		5		0		20		2	
Danainae	1		1		4		3		3		0		0		1	
Heliconiinae	7		17		24		25		17		2		19		6	
Ithomiinae	24		52		62		42		29		1		31		2	
Libytheinae	0		0		1		1		19		0		0		0	
Limnitiidinae	0		0		0		0		6		0		66		1	
Morphinae	23		16		32		34		6		0		10		1	
Nymphalinae	6		21		21		28		18		2		16		8	
Satyrinae	37		51		102		82		53		25		55		29	
PAPILIONIDAE	6	1.16	26	3.86	25	1.92	25	2.03	5	1.33	0	0	15	3.16	2	1.83
PIERIDAE	13	2.51	23	3.42	31	2.38	26	2.11	45	11.94	8	17.02	37	7.81	15	13.76
Coliadinae	8		10		15		13		11						2	
Dismorphiinae	2		4		7		4		3						1	
Pierinae	3		9		9		9		31						12	
RIODINIDAE	178	34.4	153	22.7	248	19.1	239	19.4	13	3.45	0	0	74	15.61	1	0.92
Euselasiinae	35		33		34		49		3						0	
Riodinidae	143		120		214		190		10						1	
TOTAL	518		673		1300		1234		377		47		474		109	

Es posible que la riqueza de especies de Huamanpata sea muy similar a la de la Cordillera de Vilcabamba, como consecuencia de que en ambas áreas el esfuerzo y tiempo de colecta han sido inferiores a los de las demás áreas reportadas. Otra posible causa del bajo número de especies en Huamanpata es que el muestreo fue restringido a solo cuatro tipos de ambiente (orillas de cuerpos de agua, pastos, bosque premontano y bosque montano), mientras en otros lugares las colectas fueron más completas, pues se realizaron en casi todos los tipos de ambientes, con excepción de la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, donde los esfuerzos de colecta estuvieron focalizados a tres tipos de bosque primario: «varillal húmedo», «varillal seco» y «yarinal» (Campos & Ramírez, 2005). Sin embargo, es difícil comparar la diversidad entre lugares, ya que tanto el esfuerzo de colecta como los métodos de muestreo variaron de acuerdo al criterio del investigador y al tipo de investigación; por ende, los registros de especies tratan áreas de diferentes tamaños y están basados en diferentes intensidades de muestreo.

3.4 Especies de interés para la conservación

Las especies de interés para la conservación no solo incluyen las locales protegidas en el área, sino que los ambientes característicos de Huamanpata albergan varias especies poco conocidas, geográficamente restringidas, incluyendo siete taxones probablemente nuevos para la ciencia y otros que han sido nominados hace poco. Esto indica que el área es especial en términos de biodiversidad, por lo que debería ser considerada como prioritaria dentro de las políticas de conservación y planes de manejo a escalas local, regional y nacional.

Las especies locales, muchas de ellas, frecuentes y/o abundantes en los sectores y hábitats evaluados (de implicancia en el mantenimiento de procesos ecológicos), de amplia distribución y bien conocidas, como *Adelpha alala*, *Dynamine setabis*, *Heliconius telesiphe* y *Pereute callinice*, podrían fácilmente ser incorporadas en los planes de manejo y en las actividades productivas de la zona, como son la exportación de tales especies, implementación de salas de vuelo para exhibición y la venta de guías de campo de mariposas para promover el turismo en la zona.

Los taxones probablemente nuevos para la ciencia y que han sido registrados durante este inventario biológico rápido son: *Cybdelis boliviana* ssp. n. (conocida de otras localidades en Amazonas), *Actinote* sp. (n.?) (idem), *Napeogenes harbona* ssp. n. (conocida de Amazonas y San Martín), *Lymanopoda* sp. (n.?) (idem), *Oxeoschistus* sp. (n.?) (conocida solo de Cuzco), *Leptophobia olympia* ssp. n. (conocida de Amazonas) y *Symmachia* sp. n. (solo hallada antes en Junín).

En los últimos dos años (Peña & Lamas, 2005; Pyrcz, 2004) han sido descritas como nuevas *Eretris apuleina*, *E. mendoza*, *Forsterinaria guanilo*, *F. falcata*, *Lymanopoda magna*, *Manerebia haywardi*, *Mygonia poeania magalyae*, *Oxeoschistus iphigenia*, *Pedaliodes petri maasseni*, *P. phrasiela rufa*, y *P. sophismata* (todas *Nymphalidae*, *Satyrinae*), lo que revela que la zona de Huamanpata alberga un numeroso grupo de taxones, previamente muy poco conocidos, muchos de los cuales pueden ser endémicos de la región. Esto indica con claridad que el área es biológicamente rica y única, y merece ser conservada efectivamente.

4. CONCLUSIONES

La baja riqueza de especies registrada en el área en comparación con otras evaluaciones desarrolladas en el Perú, sin duda se debe a que el esfuerzo de colecta en otras áreas ha sido significativamente mayor (con excepción de la Cordillera de Vilcabamba, donde el esfuerzo de colecta fue similar al de Huamanpata), a que los inventarios se efectuaron en distintas estaciones del año y a lo largo de varios años y que, a diferencia de otras zonas estudiadas, donde los muestreos se efectuaron en diversos tipos de ambientes (con excepción de la RNAM, donde las colectas se restringieron a tres tipos de bosque primario), en Huamanpata comprendieron solo cuatro hábitats. Sumado a esto, las condiciones climáticas dificultaron el muestreo, debido principalmente al exceso de nubosidad y la presencia de lluvias durante las evaluaciones. No obstante, el área es biológicamente rica y única, y merece ser conservada, debido a que protege especies raras, geográficamente restringidas, incluyendo siete taxones probablemente nuevos para la ciencia y otros que han sido dados a conocer en años recientes. Ampliar el esfuerzo de colecta y las evaluaciones a otros sectores y tipos de hábitats, seguramente incrementará significativamente el número de especies registradas para el área, cuya diversidad de mariposas solo ahora se ha empezado a documentar y entender, pero que no sería inferior a 400 especies.

5. RECOMENDACIONES

La información sobre la magnitud y distribución de la diversidad de mariposas diurnas de Huamanpata es aún escasa, debido a que el inventario del área es todavía insuficiente y quedan numerosos lugares por explorar. Por tanto, recomendamos intensificar el muestreo en el área de estudio. Ya que su fauna es poco conocida, dichos esfuerzos deben «producir» un notable incremento en el número de especies.

El inventario biológico rápido efectuado, demuestra que Huamanpata es un área biológicamente rica y especial, con gran potencial paisajístico y turístico, que merece ser protegida. Nuestros resultados apoyan la propuesta del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) de establecer un área de conservación regional. Sugerimos que la preservación de las especies y demás recursos naturales del valle de Huamanpata sea una prioridad en las agendas ambientales, local y regional, del departamento de Amazonas.

6. AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), y a Pepe Álvarez, por invitarnos a participar en la expedición. A los guías locales, por su apoyo durante los trabajos de campo, y a todas las personas involucradas en la logística de la expedición.

7. BIBLIOGRAFÍA

- BECCALONI, G. W. & GASTON K. J. 1994. Predicting the species richness of Neotropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) as indicators. *Biological Conservation* 71: 77-86.
- BROWN, K. S. & FREITAS A. V. L. 2000. Atlantic forest butterflies: Indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32: 934-956.
- CAMPOS, L. & RAMÍREZ J. 2005. Diversidad, patrones de distribución y estructura de comunidades de las mariposas de la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, Loreto, Perú. Tesis para optar el título de biólogo. Iquitos, Universidad Nacional de la Amazonía Peruana. 90 pp.
- DEVRIES, P. J. & WALLA T. R. 2001. Species diversity and community structure in Neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 1-15.
- GODFRAY, H. C. J., LEWIS O. T. & MEMMOT J. 1999. Studying insect diversity in the tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*: 1811-1824.
- LAMAS, G. 1976. Notas sobre mariposas peruanas (Lepidoptera) III. Sobre una colección efectuada en el Departamento de Tumbes. *Revista Peruana de Entomología* 19: 8-12.
- LAMAS, G. 1981. La fauna de mariposas de la Reserva de Tambopata, Madre de Dios, Perú. (Lepidoptera, Papilionoidea y Hesperioidea). *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología* 6: 23-40.
- LAMAS, G. 1994. Butterflies of the Explorer's Inn reserve. En: R. B. Foster, J. L. Carr & A. B. Forsyth (Eds.). *The Tambopata Candamo Reserved Zone of Southeastern Perú: A Biological Assessment*. RAP Working Papers 6: 62-63, 162-177.
- LAMAS, G. 1997. Lepidoptera of the Cordillera del Condor. En: T. S. Schulenberg & K. Awbrey (Eds.). *The Cordillera del Condor Region of Ecuador and Peru: A Biological Assessment*. RAP Working Papers 7: 90-96.
- LAMAS, G. 2003. Las mariposas de Machu Picchu. Guía ilustrada de las mariposas del Santuario Histórico de Machu Picchu. Lima, PROFONANPE. 221 pp.
- LAMAS, G. & GRADOS J. 1996. Mariposas de la Cordillera del Sira, Perú (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea). *Revista Peruana de Entomología* 39: 55-61.
- LAMAS, G. & GRADOS J. 2001. Lepidoptera collected at two sites in the Northern Cordillera de Vilcabamba, Peru. En: L. E. Alonso, A. Alonso, T. S. Schulenberg & F. Dallmeier (Eds.). *Biological and social assessments of the Cordillera de Vilcabamba, Peru*. RAP Working Papers 12: 147-148.

- LAMAS, G., ROBBINS R. & HARVEY D. 1996. Mariposas del alto Río Napo, Loreto, Perú (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperoidea). *Revista Peruana de Entomología* 39: 63-74.
- LAMAS, G., GRADOS J. & VALENCIA G. 1999. Las mariposas de Machu Picchu, Cusco, Perú: Un inventario preliminar (Lepidoptera: Rhopalocera). *Revista Peruana de Entomología* 41: 1-8.
- OSBORN, F., GOITIA W., CABRERA M. & JAFFÉ K. 1999. Ants, plants and butterflies as diversity indicators: Comparisons between strata at six forest sites in Venezuela. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 34: 59-64.
- PEÑA, C. & LAMAS G. 2005. Revision of the butterfly genus *Forsterinaria* Gray, 1973 (Lepidoptera: Nymphalidae, Satyrinae). *Revista Peruana de Biología* 12(1): 5-48.
- PYRCZ, T. W. 2004. Pronophiline butterflies of the highlands of Chachapoyas in northern Peru: faunal survey, diversity and distribution patterns (Lepidoptera, Nymphalidae, Satyrinae). *Genus* 15(4): 455-622.
- ROBBINS, R. K., LAMAS G., MIELKE O.H., HARVEY D.J. & CASAGRANDE M.M. 1996. Taxonomic composition and ecological structure of the species-rich butterfly community at Pakitza, Parque Nacional del Manu, Perú. En: D. E. Wilson & A. Sandoval (Eds.). *The biodiversity of Pakitza, Manu National Park, Perú*. Washington, D.C., Smithsonian Institution, pp. 201-236.
- SPARROW, H., SISK T. D., EHRLICH P. R. & MURPHY D. D. 1994. Techniques and guidelines for monitoring Neotropical butterflies. *Conservation Biology* 8: 800-809.
- STORK, N. E. 1995. Measuring and inventorying arthropod diversity in Temperate and Tropical forest. En T. J. B. Boyle & B. Boontawee (Eds.). *Proceedings of an IUFRO Symposium held at Chiang Mai, Thailand, 1994*. CIFOR, Malaysia, pp. 256-270.
- TUOMISTO, H. & RUOKOLAINEN K. 1998. Uso de especies indicadoras para determinar características del bosque y de la tierra. En: R. Kalliola & S. Flores (Eds.). *Geoecología y desarrollo Amazónico: Estudio integrado en la zona de Iquitos, Perú*. *Annales Universitatis Turkuensis (A.2)* 114: 481-491.

ANEXO. LISTA DE LAS MARIPOSAS (LEPIDOPTERA: RHOPALOCERA) DE HUAMANPATA, AMAZONAS, PERÚ

Las especies y subespecies están ordenadas alfabéticamente dentro de cada familia y subfamilia. Las colocadas entre paréntesis () requieren de un mayor estudio morfológico para su identificación precisa. Los taxones con solo asteriscos (*), son probablemente nuevos para la ciencia. Los taxones con dos asterisco (**) fueron descritos en los dos últimos años.

Hesperiidae

Hesperiinae

- (1) *Hesperiinae* sp. 1)
- (2) *Hesperiinae* sp. 2)
- (3) *Hesperiinae* sp. 3)
- (4) *Hesperiinae* sp. 4)
- 5 *Hylephila phyleus taxus* Evans, 1955
- 6 *Serdis viridicans edith* Evans, 1955
- 7 *Thespis opigena* (Hewitson, 1866)
- 8 *Vehilius inca* (Scudder, 1872)
- 9 *Vettius coryna coryna* (Hewitson, 1866)

Heteropterinae

- 10 *Dalla agathocles lanna* Evans, 1955
- 11 *Dalla dimidiatus pucer* Evans, 1955
- 12 *Dalla epiphaneus poya* Evans, 1955
- 13 *Dalla grovius floxa* Evans, 1955
- 14 *Dalla ibhara* (Butler, 1870)
- 15 *Dalla scylla* (Mabille, 1898)
- (16 *Dalla* sp. 1)
- (17 *Dalla* sp. 2)
- (18 *Dalla* sp. 3)

Pyrginae

- 19 *Antigonus mutilatus* (Hopffer, 1874)
- 20 *Astrartes fulgurator azul* (Reakirt, [1867])
- 21 *Campopleura termon* (Hopffer, 1874)
- 22 *Noctuana haematospila* (C. Felder & R. Felder, 1867)
- 23 *Potamanaxas laoma violacea* (Dognin, 1888)
- 24 *Potamanaxas latrea tyndarus* Evans, 1953
- 25 *Pythonides parallelus* Mabille, 1898
- 26 *Ridens harpagus* (C. Felder & R. Felder, 1867)
- 27 *Theagenes albiplaga* (C. Felder & R. Felder, 1867)

Lycaenidae

Theclinae

- 28 *Camissecla pactya* (Hewitson, 1874)

Nymphalidae

Biblidinae

- 29 *Catonephele chromis* (Doubleday, [1848])
- 30 *Cybdelis boliviana* ssp. n.*
- 31 *Cybdelis mnasyllus thrasylla* C. Felder & R. Felder, 1859
- 32 *Dynamine setabis agnes* Röber, 1915
- 33 *Orophila diotima cecidas* (Hewitson, 1869)
- 34 *Perisama bomplandii albipennis* Butler, 1873
- 35 *Perisama humboldtii tringa* (Guenée, 1872)
- 36 *Perisama lanice latimargo* Oberthür, 1916

- 37 *Perisama oppelii viridinota* Butler, 1873
- 38 *Perisama philinus descimoni* Mast, 1995
- 39 *Perisama vitringa vitringa* (Hewitson, 1858)

Charaxinae

- 40 *Memphis alberta* (Druce, 1876)
- 41 *Memphis mora montana* (Röber, 1916)

Danainae

- 42 *Danaus plexippus nigrippus* (Haensch, 1909)

Heliconiinae

- 43 *Actinote* sp. (n.?)*
- 44 *Altinote dicaeus callianira* (Geyer, 1837)
- 45 *Altinote negra negra* (C. Felder & R. Felder, 1862)
- 46 *Altinote neleus neleus* (Latreille, [1813])
- 47 *Dione glycera* (C. Felder & R. Felder, 1861)
- 48 *Heliconius telesiphe telesiphe* Doubleday, 1847

Ithomiinae

- 49 *Napeogenes harbona* ssp. n.*
- 50 *Pteronymia teresita denticulata* Haensch, 1905

Limnitiidae

- 51 *Adelpha alala negra* (C. Felder & R. Felder, 1862)
- 52 *Adelpha irmina tumida* (Butler, 1873)
- 53 *Adelpha saundersii saundersii* (Hewitson, 1867)

Morphinae

- 54 *Eryphanis zolvizora zolvizora* (Hewitson, 1877)

Nymphalinae

- 55 *Anartia jatrophae jatrophae* (Linnaeus, 1763)
- 56 *Eresia letitia ocellata* (Röber, 1913)
- 57 *Hypanartia christophori* Jasinski, 1998
- 58 *Hypanartia cinderella* Lamas, Willmott & Hall, 2001
- 59 *Hypanartia dione dione* (Latreille, 1813)
- 60 *Hypanartia kefersteini* (Doubleday, [1847])
- 61 *Junonia evarete huacapistana* Forbes, [1929]
- 62 *Vanessa braziliensis* (Moore, 1883)

Satyriinae

- 63 *Corades enyo almo* Thieme, 1907
- 64 *Corades medeba medeba* Hewitson, 1850
- 65 *Corades ulema mirianae* Lamas, [1997]
- 66 *Eretris apuleina* Pyrcz, 2004**
- 67 *Eretris mendoza* Pyrcz, 2004**
- 68 *Forsterinaria guanilo* Peña & Lamas, 2005**
- 69 *Forsterinaria falcata* Peña & Lamas, 2005**
- 70 *Hermeuptychia cucullina* (Weymer, 1911)
- 71 *Lasiophila cirta cirta* C. Felder & R. Felder, 1859
- 72 *Lasiophila orbifera orbifera* Butler, 1868

- 73 *Lymanopoda magna* Pyrcz, 2004**
- 74 *Lymanopoda obsoleta* (Westwood, 1851)
- 75 *Lymanopoda* sp. (n.?)*
- 76 *Manerebia haywardi* Pyrcz, 2004**
- 77 *Mygonia poeania magalyae* Pyrcz, 2004**
- 78 *Oxeoschistus iphigenia* Pyrcz, 2004**
- 79 *Oxeoschistus* sp. (n.?)*
- 80 *Panyapedaliodes drymaea* (Hewitson, 1858)
- 81 *Pedaliodes exanima* (Erschoff, 1875)
- 82 *Pedaliodes ferratilis* Butler, 1873
- 83 *Pedaliodes petri maasseni* Pyrcz, 2004**
- 84 *Pedaliodes phrasicla rufa* Pyrcz, 2004**
- 85 *Pedaliodes poesias* (Hewitson, 1862)
- 86 *Pedaliodes sophismata* Pyrcz, 2004**
- 87 *Pedaliodes tucca tucca* Thieme, 1905
- 88 *Pronophila cordillera colocasia* Thieme, 1907
- 89 *Pronophila orcus nepete* Thieme, 1907
- 90 *Steroma bega andensis* C. Felder & Felder, 1867
- 91 *Steroma superba* Butler, 1868

Papilionidae

Papilioninae

- 92 *Battus madyes plinius* (Weymer, 1890)
- 93 *Mimoides xeniades inaus* (Rothschild & Jordan, 1906)

Pieridae

Coliadinae

- 94 *Colias lesbia dinora* Kirby, 1881
- 95 *Eurema reticulata* (Butler, 1871)

Dismorphiinae

- 96 *Dismorphia teresa* (Hewitson, 1869)

Pierinae

- 97 *Ascia monuste automate* (Burmeister, 1878)
- 98 *Catasticta ctemene zebrella* Fruhstorfer, 1912
- 99 *Catasticta pieris pieris* (Hopffer, 1874)
- 100 *Catasticta reducta boliviana* Butler, 1896
- 101 *Catasticta scurra* Röber, 1924
- 102 *Catasticta susiana acomayo* Reissinger, 1972
- 103 *Hesperocharis marchalii* (Guérin-Méneville, [1844])
- 104 *Leptophobia eleone luca* Fruhstorfer, 1907
- 105 *Leptophobia eleusis mollitica* Fruhstorfer, 1908
- 106 *Leptophobia olympia* ssp. n.*
- 107 *Pereute callinice numbalensis* Joicey & Talbot, 1928
- 108 *Tatochila mercedis macrodice* Staudinger, 1899

Riodinidae

Riodininae

- 109 *Symmachia* sp. n.*

LA FAUNA SILVESTRE DE LA AMAZONÍA PERUANA, UN POTENCIAL RESERVORIO DE *Campylobacter jejuni* subsp. *jejuni* Y *Campylobacter coli*

THE PERUVIAN AMAZON REGION WILD FAUNA AS A POTENTIAL RESERVOIR OF *Campylobacter jejuni* subsp. *jejuni* AND *Campylobacter coli*.

Álvaro Tresierra-Ayala¹, Freddy Espinoza¹, María E. Bendayán¹, Marjorie Donayre¹ y Heriberto Fernández²

RESUMEN

La presencia de las especies termotolerantes de *Campylobacter* en el tracto intestinal de animales domésticos y silvestres, permitiría considerar a estos como potenciales reservorios y posibles fuentes de gastroenteritis en humanos.

Con el propósito de determinar el nivel de importancia de los animales silvestres de la Amazonía Peruana como reservorios naturales de *Campylobacter jejuni* subsp. *jejuni* y *Campylobacter coli*, se obtuvieron muestras fecales a partir de 100 mamíferos y 100 aves e inmediatamente se colocaron en un medio de enriquecimiento semisólido. Estas fueron sembradas en Agar Skirrow modificado. Los resultados mostraron que 22 animales (11%) contenían estas bacterias, siendo 5.5% la tasa de aislamiento de cada una de estas especies. La prevalencia más alta fue encontrada en animales del orden galliformes (25%) y primates (20.5%).

Se concluye que los galliformes y primates silvestres constituyen las más importantes fuentes potenciales de contaminación de estos agentes enteropatógenos.

Palabras clave: *Campylobacter*, reservorios, fauna silvestre, gastroenteritis.

ABSTRACT

The presence of thermotolerant *Campylobacter* species in the intestinal tract of domestic and wild animals, would considering them as potential reservoirs and possible gastroenteritis sources in humans.

In order to know the importance level of wild fauna from the Peruvian Amazon region as natural reservoirs of *Campylobacter jejuni* subsp. *jejuni* and *Campylobacter coli*, faeces samples were obtained from 100 mammals and 100 birds and immediately placed into a semisolid enrichment medium, these were streaked on modified Skirrow Agar. The results indicated that 22 (11%) of the animals contained these bacteria. The isolation rate of each species was 5.5%. The highest prevalence was found in galliformes (25%) and primates (20.5%).

The study concludes that wild galliformes and primates are the most important potential contamination sources and infection of these enteropathogenic agents in this region.

Keywords: *Campylobacter*, reservoirs, wild fauna, gastroenteritis.

1 Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, Departamento de Microbiología.
Correo electrónico: atresierraayala@hotmail.com

2 Universidad Austral de Chile, Instituto de Microbiología Clínica. Casilla Postal 567. Valdivia-Chile.

1. INTRODUCCIÓN

Campylobacter jejuni subsp. *jejuni* y *Campylobacter coli* son organismos zoonóticos de amplia distribución en la naturaleza y son reconocidos como importantes agentes causantes de cuadros diarreicos en humanos (1)(6). Estos microorganismos han sido aislados de cuerpos de aguas (8) y de una gran variedad de animales domésticos y silvestres, especialmente gatos, perros, vacunos, ovinos, porcinos y aves, en los cuales se pueden encontrar en calidad de comensales o patógenos y comportarse como fuente de contaminación para el ser humano (2)(4)(13). Tal como ocurre con otras zoonosis, las personas que mantienen estrecho contacto con animales o sus productos, serían las más expuestas a adquirir la infección (16).

En Iquitos, ciudad ubicada en la región amazónica peruana, la frecuencia de enfermedades diarreicas a nivel del ser humano es muy considerable. Estudios previos han demostrado que *Campylobacter* es una importante causa de enteritis en la población infantil, en especial la periurbana (11)(18).

Por otro lado, la existencia de una abundante y variada fauna silvestre podría contribuir de algún modo a elevar el riesgo de infección de la población por estas bacterias, puesto que diversos estudios han demostrado que muchos animales de vida libre se comportan como reservorios de estos agentes bacterianos (7)(10)(14)(19), más aun si se considera que en nuestra región se tiene como costumbre popular criarlos como mascotas.

Por consiguiente, el conocimiento que se tenga respecto de la existencia de reservorios silvestres de estas bacterias en la región amazónica, permitiría de algún modo contribuir a las acciones de prevención y control de esta zoonosis.

2. MATERIAL Y MÉTODO

Muestras fecales de 200 animales silvestres (100 mamíferos y 100 aves) capturados al azar (utilizando trampas o redes de neblina) en zonas peri-urbanas de la ciudad de Iquitos (Perú) (latitud sur 03°45'05"; longitud oeste 73°14'40"), fueron obtenidas mediante la técnica del hisopado rectal o cloacal y fueron colocadas en el medio de Transporte y Enriquecimiento para *Campylobacter* (T.E.C) (5), para su posterior análisis en el laboratorio.

Las muestras fueron repicadas en placas de Agar Skirrow modificado (3) e incubadas a 42°C bajo condiciones de microaerofilia durante 48 h. Posteriormente, las placas se examinaron y las colonias sospechosas de pertenecer al género *Campylobacter* fueron identificadas de manera presuntiva y luego en forma confirmativa, para ulteriormente realizar el proceso de biotipificación.

Para la identificación presuntiva se examinaron las placas, y a las colonias puntiformes con apariencia de gotas de agua o tendientes a invadir las estrías del sembrado, se les hizo una coloración mediante la técnica de Gram, utilizando como colorante de contraste a la fucsina carbolada de Ziehl. Aquellos microorganismos curvo-espiralados y Gram negativos, fueron repicados en Agar Sangre-FBP, a fin de obtener cultivos puros. Estas placas también se incubaron a 42°C por 48 h, en microaerofilia; y a los cultivos se les determinó su capacidad de síntesis de catalasa y oxidasa. Todas las cepas que mostraron reacción positiva en ambas pruebas fueron identificadas presuntivamente como *Campylobacter* spp.

Aquellas cepas identificadas presuntivamente como *Campylobacter* spp. fueron sometidas a un proceso de identificación confirmativa a través del esquema propuesto, en 1984, por Lior (12). Este esquema permite establecer, además, los diferentes biovares de las especies aisladas.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados muestran que 22 (11%) de los animales silvestres estudiados resultaron ser portadores de las bacterias termotolerantes de *Campylobacter*. La mayor tasa de aislamiento fue encontrada en galliformes (25%), secundada por los primates (20.5%). Por otro lado, estas bacterias no se aislaron a partir de carnívoros, edentados y de la mayoría de aves estudiadas. *C. jejuni* subsp. *jejuni* y *C. coli* fueron aisladas con una

frecuencia de 5.5%, en ambos casos. En cuanto a la distribución por biovares, *C. coli* biovar II y *C. jejuni* subsp. *jejuni* biovar I fueron aislados con mayor frecuencia (5% y 4.5% del total de cepas, respectivamente). Por otro lado, los biovares III y IV de *C. jejuni* subsp. *jejuni* no fueron aislados en ninguno de los animales silvestres estudiados.

Las Tablas 1 y 2 muestran la prevalencia de las especies bacterianas en estudio y las de sus biovares, respectivamente, a nivel de la población animal analizada.

Tabla 1. Frecuencia de aislamiento de *C. jejuni* subsp. *jejuni* y *C. coli*, a partir de animales silvestres de la Amazonía Peruana.

CLASE	ORDEN	n	<i>C. jejuni</i> subsp. <i>jejuni</i>		<i>C. coli</i>		TOTAL	
			N°	%	N°	%	N°	%
Mamíferos								
	Primates	44	2	4.6	7	15.9	9	20.5
	Roedores	19	1	5.3	2	10.5	3	15.8
	Carnívoros	13	0	0.0	0	0.0	0	0.0
	Marsupiales	12	1	8.3	1	8.3	2	16.7
	Perisodáctilos	9	0	0.0	1	11.1	1	11.1
	Edentados	3	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Sub-total		100	4	4.0	11	11.0	15	15.0
Aves								
	Psitaciformes	73	6	8.2	0	0.0	6	8.2
	Paseriformes	8	0	0.0	0	0.0	0	0.0
	Caradriformes	5	0	0.0	0	0.0	0	0.0
	Galliformes	4	1	25.0	0	0.0	1	25.0
	Pisciformes	3	0	0.0	0	0.0	0	0.0
	Columbiformes	2	0	0.0	0	0.0	0	0.0
	Gruiformes	2	0	0.0	0	0.0	0	0.0
	Falconiformes	1	0	0.0	0	0.0	0	0.0
	Estrigiformes	1	0	0.0	0	0.0	0	0.0
	Anseriformes	1	0	0.0	0	0.0	0	0.0
Sub-total		100	7	7.0	0	0.0	7	7.0
TOTAL		200	11	5.5	11	5.5	22	11.0

La tasa de portación de *Campylobacter* spp. encontrada en la población animal estudiada (11%) resultó ser menor que la reportada por Tresierra *et al.* (1995) para animales domésticos de la zona (26.5%), lo cual era de esperarse puesto que este último grupo de animales mantiene constante contacto con las actividades humanas; en consecuencia, el riesgo de infectarse con estas bacterias y, por ende, ser portadoras de las mismas, se vería incrementado.

En la Tabla 1 se puede apreciar que la tasa de aislamiento a nivel de primates resulta ser relativamente elevada (20.5%), valor superior al reportado por Luechtefeld *et al.* (1981) en EEUU (9.3%) y similar al obtenido por Fernández *et al.* (1987) en Brasil (19%).

El alto porcentaje encontrado puede deberse, probablemente, a que en nuestro medio existen condiciones ambientales favorables para la propagación de estas bacterias como: alta temperatura y elevada humedad. Asimismo, puede deberse a la carencia de medidas sanitarias, especialmente en zonas periurbanas, donde estos mamíferos, al igual que los roedores y marsupiales, podrían haber tenido contacto con la civilización en busca de

Tabla 2. Distribución de biovares de *C. jejuni* subsp. *jejuni* y *C. coli*, aislados de animales silvestres.

Animal estudiado	<i>C. jejuni</i> subsp. <i>jejuni</i>			<i>C. coli</i>		TOTAL
	n	I	II	I	II	
Mamíferos						
Primates	44	2(4.5)	1(2.3)	1(2.3)	5(11.4)	9(20.5)
Roedores	19	2(7.0)	0(0.0)	0(0.0)	1(3.5)	3(15.8)
Carnívoros	13	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
Marsupiales	12	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	2(16.7)	2(16.7)
Perisod ctilos	9	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	1(11.1)	1(11.1)
Edentados	3	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
Aves						
Psitaciformes	73	4(5.4)	1(1.4)	0(0.0)	1(1.4)	6(8.2)
Paseriformes	8	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
Caradriformes	5	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
Galliformes	4	1(25.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	1(25.0)
Pisciformes	3	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
Columbiformes	2	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
Gruiformes	2	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
Falconiformes	1	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
Estrigiformes	1	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
Anseriformes	1	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)	0(0.0)
TOTAL	200	9(4.5)	2(1.0)	1(0.5)	10(5.0)	22(11.0)

() = %

alimento, más aun si se tiene en cuenta que la mayoría de marsupiales estudiados (*Didelphis* sp.) tienen por costumbre alimentarse de huevos, los cuales pueden proceder de aves infectadas y, como se sabe, existen estudios en los que se ha determinado la presencia de estas bacterias en dichos productos avícolas (9).

Se desconoce la existencia de estudios relacionados con la prevalencia de estas bacterias en palomas silvestres; sin embargo, pese a que la población columbiforme estudiada fue muy escasa, razón por la que probablemente nuestra tasa de aislamiento fue negativa, se considera conveniente anotar que Tresierra *et al.* (17) al estudiar palomas domésticas de la zona, reportó una tasa de aislamiento de 16%, mientras que Weber *et al.* (20) en Alemania, una tasa de 54.9%, al estudiar la presencia de estas bacterias en palomas mensajeras.

Con relación a loros, estas aves presentaron una tasa de aislamiento de 8.2%, valor muy similar al reportado por Tresierra *et al.* (17) (8%) al investigar a este tipo de aves, pero que eran criadas como mascotas, lo cual hace suponer que podrían ser fuentes de contaminación, pero de menor importancia con respecto a las aves del grupo de los galliformes y mamíferos detectados como reservorios.

En cuanto a las especies termotolerantes del género *Campylobacter* y sus respectivos biovares, podemos señalar que *C. jejuni* subsp. *jejuni* y *C. coli* fueron aisladas mayormente en mamíferos, con una frecuencia del 5.5% para ambas especies microbianas, siendo *C. coli* biovar II y *C. jejuni* subsp. *jejuni* biovar I aisladas con mayor frecuencia (5% y 4.5% del total de cepas, respectivamente), lo cual concuerda con Fernández (3), Lior (12) y Tresierra *et al.* (18), quienes afirman que dichos biovares son aislados de manera m s continua a nivel mundial. Con respecto a los biovares III y IV de *C. jejuni* subsp. *jejuni* y el biovar I de *C. Coli*, no fueron aislados a partir de ninguno de los animales estudiados, los cuales son poco comunes (6).

En los primates, *C. coli* biovar II fue la bacteria más frecuentemente aislada (11.4%), lo cual corrobora a lo reportado previamente por Gozalo *et al.* (10) y Russell *et al.* (15), ya que ellos concluyeron que *C. coli* era el organismo más frecuente a nivel de primates.

4. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La investigación realizada constituye una aproximación útil para conocer los aspectos relativos a la distribución en nuestro medio, de las clásicas bacterias termotolerantes del género *Campylobacter*. El importante nivel de portación de *Campylobacter* spp. por parte de los animales detectados como reservorios y el carácter zoonótico de la enfermedad producida por estas bacterias, pone de manifiesto la importancia de estos mamíferos y aves como reservorios y vehículos de transmisión de estos agentes bacterianos, responsables de infecciones entéricas humanas; lo cual hace necesario que su diagnóstico sea incorporado en forma rutinaria en los laboratorios de microbiología.

5. BIBLIOGRAFÍA

- (1) BLASER M, BERKOWITZ I, LA FORCE F, *et al.* 1979. *Campylobacter* enteritis: Clinical and epidemiological features. Ann. Intern. Med. 91:179-185.
- (2) BLASER M, LA FORCE M, WILSON N, *et al.* 1980. Reservoirs for human campylobacteriosis. J. Infect. Dis. 141:665-669.
- (3) FERNÁNDEZ H. 1983. Especies Termófilas de *Campylobacter*: Aspectos bacteriológicos, epidemiológicos y patogénicos. Tesis de Doctorado. Escola Paulista de Medicina, Brasil. 54 pp.
- (4) FERNÁNDEZ H. 1988. Species and biotypes distribution of thermolerant campylobacters in animal reservoirs in southern Chile. Rev. Inst. Met. Trop. Sao Paulo 30: 357-360.
- (5) FERNÁNDEZ H. 1992. Increase of *Campylobacter* isolation rates using an enrichment medium. Rev. Microbiol. Sao Paulo. Brasil. 23: 5-7.
- (6) FERNÁNDEZ H. 1992. Thermotolerant *Campylobacter* species associated with human diarrhoea in Latin America. J. Braz. Ass. Adv. Sci. 44 : 39-43.
- (7) FERNÁNDEZ H, ROCHA MB, TRABULSI LR. 1987. Ocorrencia de *Campylobacter jejuni* em animais do zoológico. Rev.Fac.Med.Vet.Zootec. Univ.S.Paulo, 24:239-241.
- (8) FERNÁNDEZ H, OTTH L, WILSON M. 2003. Isolation of thermotolerant species of *Campylobacter* from river water using two collection methods. Arch. Med. Vet. 35:25-27.
- (9) FIGUEROA G, SOTO V, HIDALGO H, *et al.* 1983. Aislamiento de *Campylobacter jejuni* de c scaras y membranas de huevos. Bol.Inst.Salud Publ.Chile, 24:75-80.
- (10) GOZALOA, BLOCK K, MONTOYAE, *et al.* 1991. A survey for *Campylobacter* in feral and captive tamarins. Elsev. Sc. Publ., B.V. 675-676.
- (11) GRADOS O, BRAVO N, BLACK N, *et al.* 1988. Paediatric *Campylobacter* diarrhoea from household exposure to live chickens in Lima, Peru. Boll. WHO. 66:369-374.
- (12) LIOR H. 1984. New extended biotyping scheme for *Campylobacter jejuni*, *Campylobacter coli* and «*Campylobacter laridis*». J. Clin. Microbiol. 20: 636-640.
- (13) LÓPEZ C, GIACOBONI G, AGOSTINIA, *et al.* 2002. Thermotolerant *Campylobacters* in domestic animals in a defined population in Buenos Aires, Argentina. Preventive Veterinary Medicine 55: 193-200.
- (14) LUECHTEFELD W & WANG WLL. 1981. Isolation of *Campylobacter fetus* subsp *jejuni* from zoo animals. J.A.V.M. A. 179: 1119-1122.

- (15) RUSSELL RG, KRUGNER L, TSAI C, *et al.* 1988. Prevalence of *Campylobacter* in infant, juvenile and adult laboratory primates. *Lab. Animal Sc.*, 38:711-714.
- (16) SMIBERT R. 1984. Genus *Campylobacter*. En: KRIEG, N. & HOLT, J. (eds.). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. 9a. ed. Williams & Wilkins. Baltimore. 111-117.
- (17) TRESIERRA-AYALAA, BENDAYÁN M, BERNUY A, *et al.* 1995. Carriage of the classical thermotolerant campylobacters in healthy domestic animals from eastern Peru. *Rev.Inst.Med.Trop.Sao Paulo*, 37:537-539.
- (18) TRESIERRA-AYALA A, BENDAYÁN M, LÁPEZ J, *et al.* 1995. Aspectos ecológicos de las especies termotolerantes de *Campylobacter* y su relación con la diarrea humana. Informe técnico final. UNAP. 36 pp.
- (19) TRESIERRA-AYALAA, ESPINOZA F, BENDAYÁN M, *et al.* 1996. Wild Primates, Natural Reservoirs of Thermotolerant Campylobacters in Eastern Peru. *Neotropical Primates* 4:57-58.
- (20) WEBER A, LEMBKE C & KETTNER A. 1981. Nachweis von *Campylobacter jejuni* in kotproben von klinisch gesunden Brief fauben. Berlin. Munich. *Tierarztl. Wschr.* 94: 449-451.

MÉTODO PARA DETERMINAR LA APTITUD PISCÍCOLA DEL TERRITORIO EN LA AMAZONÍA PERUANA

METHOD TO DETERMINE PISCICULTURE APTITUDE IN THE PERUVIAN AMAZONIA TERRITORY

José Maco¹, Roger Escobedo¹, Fernando Rodríguez¹, Filomeno Encarnación¹, Francisco Reátegui¹, Walter Castro¹, Juan Ramírez¹, Percy Martínez¹, Luis Limachi¹ y Wagner Guzmán¹

RESUMEN

La Amazonía reúne condiciones favorables para el desarrollo de la piscicultura, existe abundante tierra, agua, gran diversidad de especies de peces, tecnologías de crianza desarrolladas y gran interés por parte de la población. Para desarrollar la piscicultura con especies nativas, surge la necesidad de conocer las áreas con mayor vocación para el desarrollo de esta actividad y plasmarlas en un Mapa de Aptitud Piscícola, que sirva como instrumento orientador de las políticas de desarrollo piscícolas regionales y nacionales. En el presente trabajo se propone una metodología para la elaboración del Mapa de Aptitud Piscícola, teniendo en cuenta criterios relacionados con Hidrografía, Fisiografía (pendiente y las limitaciones por inundación), características del suelo, del clima; así como la oferta de agua de adecuada calidad y cantidad. El Mapa de Aptitud Piscícola tiene cinco niveles de importancia para el desarrollo de la piscicultura. Para el cultivo comercial, se identifican los de nivel muy alto y alto; mientras que para el cultivo de subsistencia se consideran los de nivel medio y bajo, siendo el nivel muy bajo, no apto para la práctica de la piscicultura.

Palabras clave: Piscicultura, Hidrografía, Fisiografía, Suelos, Clima, Amazonía, Perú.

ABSTRACT

The Peruvian Amazon presents adequate conditions for the development of fish farming, since there are abundant land, water, great diversity of fishes, developed technologies and great interest from local population. To develop fish farming with native species is necessary to know which areas are most adequate for this activity development. Georeferencing the areas resulting in a Fish Farming Aptitude map can serve as an instrument to orientate regional and national policies related to fish farming. This paper proposes a new methodology for elaborating the Fish Farming Aptitude Map, considering criteria related to hydrography, physiography (slope and the limitations for flood), soil characteristics, climate, as well as, the offer of a suitable water quality and quantity. Fish Farming Aptitude Map has five levels of importance for the development of fish farming. For development of commercial fish farming, two levels were identified: Very High and High; whereas the areas to develop fish farming for human subsistence two levels were considered: Medium and Low. A Very Low level indicated not suitable for fish farming activities.

Keywords: Fish farming, Hydrography, Physiography, Soils, Climate, Amazonia, Perú.

1. INTRODUCCIÓN

Es evidente que las poblaciones de peces que sustentan las pesquerías en ambientes naturales de la Amazonía peruana se vienen agotando (Tello & Bayley, 2001) (PRODUCE 2002; 2003; 2004; 2005). A pesar de realizar un mayor esfuerzo pesquero, los niveles de producción de la pesca se mantienen igual, o en muchos casos, menor

1 Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, Programa de Ordenamiento Ambiental.
Correos electrónicos: jmaco@iiap.org.pe; rescobedo@iiap.org.pe; frodriguez@iiap.org.pe

que hace algunos años (Tello & Bayley, 2001) (Barthem & Goulding, 1997). En este contexto, la piscicultura surge como una alternativa eficaz para producir alimentos destinados a la población y como una alternativa de negocio lucrativo, puesto que el interés por los productos pesqueros es cada vez mayor en el mundo (IIAP et al. 2005).

La Amazonía reúne condiciones biofísicas para el desarrollo acuícola con especies tropicales. Se cuenta con abundante agua y tierra, gran diversidad de especies, tecnologías de crianza desarrolladas y gran interés por parte de la población.

Entidades como el Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP), los gobiernos regionales, los gobiernos municipales y las ONG vienen apostando por la piscicultura como una de las fuentes de alimentos, de trabajo y divisas para la región amazónica. Por lo que, actualmente, se siguen investigando nuevas tecnologías de cultivo en los centros de investigación y laboratorios del IIAP (Padilla et al. 2001) (Deza et al. 2002) (Ismiño & Araujo-Lima, 2002; Rebaza et al. 2002), así como en las propias instalaciones de los piscicultores locales, con la finalidad de dar mayor rentabilidad a la actividad piscícola.

Sin embargo, no existen aún los mecanismos para impulsar el desarrollo acuícola en la región amazónica, especialmente una política de dirección para el crecimiento de esta actividad. Con la finalidad de fomentar la acuicultura es necesario implementar un Plan Integral de Desarrollo Acuícola con bases técnicas y científicas rigurosas, que permita orientar el avance de esta actividad hacia resultados satisfactorios y efectivos.

En este contexto, surge la gran interrogante ¿Dónde realizar la actividad piscícola en la Amazonía peruana?

Para dar respuesta a esa interrogante se ha puesto en práctica un método que tiene como producto final un Mapa de Aptitud Piscícola de la zona estudiada, donde se identifican las áreas con mayor vocación para el desarrollo de las actividades piscícolas con especies tropicales. El producto desarrollado puede ser usado como instrumento orientador de las políticas de desarrollo piscícolas regionales y nacionales; así como puede orientar los recursos financieros de las instituciones gubernamentales y del empresariado privado, interesados en la práctica de la piscicultura con base técnica y científica en la región amazónica.

2. MATERIAL Y MÉTODO

2.1 Materiales

- a. Mapas topográficos o cartas nacionales levantados por el Instituto Geográfico Nacional (IGN), a escala 1:100 000, imágenes de satélite Landsat TM5, TM7 y radar Jers-1 SAR.

2.2 Método

Criterios para determinar áreas con aptitud piscícola

Para identificar las áreas con mayor potencialidad para el desarrollo de la piscicultura, se tuvieron en cuenta algunos criterios relacionados principalmente con Fisiografía (pendiente y las limitaciones por inundación), características del suelo y del clima; así como la oferta de agua de adecuada calidad y cantidad.

Para tal caso se realiza la recopilación y el análisis de la información bibliográfica y cartográfica sobre las características fisiográficas, edafológicas, climáticas e hidrológicas de la zona de estudio.

Elaboración del Mapa Base Hidrográfico

Con el programa SIG ARC VIEW®, las imágenes de satélite, debidamente georreferenciadas, se sobreponen las cartas nacionales para el afinamiento de la red hidrográfica, generándose un Mapa Base con la red hidrográfica, la red vial y principales poblados de la zona de estudio. El nivel de la escala de trabajo está relacionado con el área de estudio, ya sea a nivel de toda la Amazonía o a nivel de pequeñas áreas, como los distritos u otros, de acuerdo a la exigencia del estudio.

Elaboración del Mapa Fisiográfico

El conocimiento de la fisiografía del terreno es fundamental para definir la dimensión de la infraestructura piscícola. Se determinan las unidades fisiográficas del terreno que reúnan las mejores condiciones para el desarrollo de la infraestructura piscícola. Los lugares que están ubicados en terrenos con pendiente suave comprendidas entre 2% y 5%, son considerados como los de mayor potencialidad, antes que los de pendiente menor a 2% ó mayor a 5% que determinan altos costos en la construcción de la infraestructura. Asimismo, se identifican aquellas unidades fisiográficas que no presentan inundación periódica debido al régimen de creciente y vaciante de los ríos. Por otro lado, unidades fisiográficas con relieve muy accidentado o fuertemente disectadas o periódicamente inundadas van a tener muy bajas condiciones para el desarrollo de la actividad piscícola.

Para determinar las características fisiográficas se construye una versión preliminar del Mapa Fisiográfico, donde se conjugan el Mapa Base y los estudios fisiográficos existentes de la zona de estudio. Mediante el empleo del programa SIG ARC VIEW®, se sobrepone el Mapa Fisiográfico preliminar sobre las imágenes de satélite y de radar. Se realiza la verificación de la información existente y se procede a delimitar las diferentes unidades fisiográficas (Zinck, 1987) (Villota, 1991) (Ministerio de Agricultura, Perú, 1975). Este método se basa en la delimitación y separación de unidades naturales fisiográficas teniendo en cuenta los elementos fotoidentificables, a través de la visión de la pantalla del computador; tales como: relieve, patrones de drenaje, formas y grados de pendiente, formas de erosión, de disección, etc. Con esta información se construye un segundo Mapa Fisiográfico preliminar para las respectivas verificaciones de campo. Con la información obtenida en el campo se procede a realizar las correcciones respectivas para obtener la versión final del Mapa Fisiográfico.

Elaboración del Mapa de Suelos

El conocimiento de la calidad de los suelos también es fundamental para identificar los mejores terrenos para el desarrollo de la piscicultura. Con relación al suelo se van a determinar áreas que proporcionen mayor o menor permeabilidad al estanque, es decir, que presenten mayor retención de agua y menor tasa de infiltración. Los suelos que presentan mayor permeabilidad al agua, como los suelos arcillosos y arcilloso-arenosos son los mejores para la piscicultura que aquellos con alta porosidad, como los arenosos que permiten la filtración del agua de los estanques. En este último caso se requiere una mayor inversión para dar permeabilidad al estanque.

Para la determinar las características edafológicas se construye una versión preliminar del Mapa de Suelos, donde se conjugan el Mapa Base, el segundo Mapa Fisiográfico preliminar y los estudios de suelos existentes en la zona de estudio. Con el apoyo del programa SIG ARC VIEW®, se sobrepone el Mapa de Suelos preliminar sobre las imágenes de satélite y de radar. Se realiza la verificación de la información existente y se procede a delimitar las diferentes unidades de suelos a base del método de análisis fisiográfico (Zinck 1987) (Villota, 1991) (Ministerio de Agricultura, Perú, 1975), fundamentado en la estrecha relación que existe entre las formas de paisaje y las características de suelo que lo involucran (Zinck, 1987) (FAO, 1990) (Villota 1991) (INRENA, 1996) (Ministerio de Agricultura, Perú, 1975). Este método se basa en la delimitación y separación de unidades naturales de suelos con base en los elementos identificables a través de la visión, tales como: relieve, patrones de drenaje, formas y grados de pendiente, formas de erosión, de disección, etc. Con esta información se construye un segundo mapa preliminar de suelos para las respectivas verificaciones de campo. Para la verificación de las unidades de suelos en el campo se hizo la verificación y/o correlación de las unidades edáficas establecidas tentativamente en gabinete, con las respectivas unidades fisiográficas.

En cada unidad de suelos identificada se realizan calicatas, cuyo número depende del nivel del estudio y son debidamente georreferenciadas. En las calicatas, las capas u horizontes se describen cuidadosamente, anotando su espesor, color, textura, estructura, permeabilidad, consistencia, reacción o pH, y presencia de otros atributos, tales como: proporción de gravas, moteaduras y manchas, películas de arcilla, distribución de raíces, etc. Las anotaciones incluyen también aspectos del paisaje, describiendo el drenaje externo, relieve topográfico, erosión, pedregosidad superficial, inundaciones, etc. De igual manera, se anotan datos relativos al uso de la tierra y manejo de los suelos. Con la información obtenida en el campo y el Mapa Fisiográfico final, antes descrito, se procede a realizar las correcciones respectivas para obtener el Mapa de Suelos final.

Elaboración del Mapa de Clima

Con relación a la variable clima, es fundamental el conocimiento de las áreas que presentan exceso o déficit de agua para la sostenibilidad de la actividad piscícola en el tiempo, debido a su incidencia en la construcción de la infraestructura necesaria para el abastecimiento de agua.

El componente clima se desarrolla a partir de los criterios del Sistema de Clasificación de Climas, de Thornthwaite (1984), que está inspirado en las necesidades hidrológicas y agrícolas antes que en consideraciones puramente climatológicas. La elaboración del Mapa Climático preliminar tiene como base cartográfica el segundo Mapa Fisiográfico antes descrito. Con el apoyo de las imágenes de satélite y la información meteorológica recopilada de la zona de estudio, se procede a delimitar los tipos climáticos (Thornthwaite, 1984) (SENAMHI, 2000). Paralelamente, se seleccionan las áreas que deben ser verificadas con visitas de campo, teniendo en consideración la información meteorológica y observando el relieve y vegetación de su entorno. La información obtenida en el campo y el Mapa Fisiográfico final antes descrito, permiten definir con mayor precisión las características y límites de las unidades climáticas representadas en el Mapa Climático definitivo.

Determinación de la Calidad y Cantidad de Agua

El desarrollo de la piscicultura requiere áreas con cuerpos de agua que se encuentren exentas de contaminación o alguna amenaza que ponga en riesgo la cantidad y calidad del agua. Esta variable interviene como calificadora de las áreas con potencial piscícola.

Para determinar la calidad y cantidad de las aguas se eligen puntos de muestreo en los principales cuerpos de agua del Mapa Base, que son debidamente georeferenciados. Se realiza *in situ* el análisis del agua con relación a su temperatura, pH, oxígeno disuelto, sólidos totales disueltos, conductividad eléctrica y salinidad. También se colectan dos litros de agua, uno conservado con un mililitro de ácido nítrico concentrado, para el análisis de metales pesados, y el segundo, se refrigera para los análisis de nutrientes. Estos análisis se realizan en laboratorios especializados. Adicionalmente, se procede a realizar las mediciones de ancho, profundidad y velocidad de corriente del curso de agua, para finalmente efectuar los cálculos de su caudal. También se toma información relacionada con los periodos de creciente y vaciante del curso de agua, área inundable y material del lecho, entre otros.

Elaboración del Mapa de Aptitud Piscícola

Como la información cartográfica elaborada tiene como base la variable Fisiografía, se procede a identificar unidades homogéneas del territorio que tienen la misma unidad cartográfica desde el punto de vista fisiográfico, de suelos y de clima (Tabla 1). Para cada unidad cartográfica se elabora una tabla de valores numéricos (del 1 al 3). Los valores más altos son para aquellas unidades cartográficas que proporcionan las mejores condiciones para el desarrollo de la piscicultura y los valores más bajos son para aquellas unidades cartográficas que proporcionan las peores condiciones para el desarrollo de la piscicultura (Tabla 1).

Los valores de cada una de los atributos de las variables son sumados y, posteriormente, divididos entre tres para establecer diferentes niveles de importancia con relación a la aptitud piscícola, de acuerdo a los siguientes criterios:

MUY ALTA: Puntaje entre 2.7 a 3.0

ALTA: Puntaje entre 2.3 a 2.6

MEDIA: Puntaje entre 1.8 a 2.2

BAJA: Puntaje entre 1.4 a 1.7

MUY BAJA: Puntaje entre 1.0 a 1.3

Tabla 1: VARIABLE: FISIOGRAFÍA

GRADO DE APTITUD PISCÍCOLA	VALOR PISCÍCOLA	UNIDAD CARTOGRÁFICA DEL TEMA: FISIOGRAFÍA	UNIDAD CARTOGRÁFICA DEL TEMA: SUELOS	UNIDAD CARTOGRÁFICA DEL TEMA: CLIMA
MUY ALTO	3.0	Unidades fisiográficas que proporcionan las mayores condiciones para el desarrollo de la piscicultura (p.e. las terrazas medias y altas con 2 a 5% de pendiente)	Unidades de suelos que proporcionan las mayores condiciones para el desarrollo de la piscicultura (p.e. los suelos arcillosos o franco arcillosos)	Unidades de clima que proporcionan las mejores condiciones para el desarrollo de la piscicultura (p.e. climas húmedos y cálidos)
	2.9			
ALTO	2.8			
	2.7			
	2.6			
	2.5			
	2.4			
MEDIO	2.3			
	2.2			
	2.1			
	2.0			
	1.9			
BAJO	1.8			
	1.7			
	1.6			
	1.5			
	1.4			
MUY BAJO	1.3			
	1.2			
	1.1			
	1.0	Unidades fisiográficas que proporcionan las peores condiciones para el desarrollo de la piscicultura (p.e. las terrazas bajas inundables)	Unidades de suelos que proporcionan las peores condiciones para el desarrollo de la piscicultura (p.e. los suelos arenosos)	Unidades de clima que proporcionan las peores condiciones para el desarrollo de la piscicultura (p.e. climas muy secos y muy fríos)

Finalmente, se identifican las áreas que presentan cuerpos de agua contaminados o con alguna amenaza de contaminación, con la finalidad de resaltar esta limitante para dicha área.

3. RESULTADOS

El producto fundamental del presente trabajo es el desarrollo del método para la determinación de las aptitudes piscícolas del territorio amazónico, el cual depende mucho de la exigencia del nivel del estudio. Para estudios a una escala macro, el mapa generado tiene una escala superior a 1:250,000, y se aplica para orientar las políticas de desarrollo piscícola; para estudios a una escala intermedia o meso escala, el mapa generado tiene una escala que puede variar entre 1:100,000 a 1:250,000 y se aplica para definir los planes y programas de desarrollo piscícola; y, para estudios a micro escala, el mapa generado tiene una escala inferior a 1:100,000 y se aplica para la implementación de proyectos de desarrollo piscícola.

El método desarrollado permite determinar las áreas más adecuadas para el fomento de la piscicultura a nivel comercial, identificadas con el nivel muy alto y alto; mientras que las áreas para desarrollar la piscicultura a nivel de subsistencia se consideran son las de nivel medio y bajo. Las áreas que no presentan vocación piscícola son aquellas que presentan nivel muy bajo. Posteriormente, entre las áreas con niveles muy alta y alta aptitud piscícola se determinan las áreas que tienen prioridad en el desarrollo de la actividad piscícola. Para determinar la prioridad se tienen en cuenta los siguientes criterios: áreas que tienen acceso mediante una carretera o río y cercanos a un centro poblado, que faciliten el transporte y comercialización del producto.

4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Los estudios sobre la aptitud piscícola de una determinada región se basan fundamentalmente en la presencia de ambientes acuáticos y en la calidad de las aguas, las cuales proporcionan información de cuánto de espejo de agua existe y qué calidad ambiental presentan los cuerpos de agua para el desarrollo de la vida acuática (REMOC, 2002) (González, 2003) (PRODUCE, 2004) (Beamonte et al. s/f). Para nuestro caso, además de determinar esos parámetros, adicionamos la oferta de territorio que existe para la construcción de estaciones piscícolas, con la finalidad de impulsar el desarrollo de la piscicultura a nivel comercial, como lo determinan Kapetsky & Nath (1997). A través del desarrollo de la presente metodología se proporciona un instrumento de planificación, puesto que se ofrece un mayor conocimiento del potencial y limitaciones del territorio con relación al desarrollo de la piscicultura. Esta metodología va a formar parte de una propuesta de Zonificación Ecológica Económica y del proceso de Ordenamiento Territorial, instrumentos básicos para una adecuada gestión del desarrollo sostenible de la Amazonía. Estos instrumentos permitirán un mejor uso de los recursos naturales, puesto que harán posible determinar las zonas que poseen mayor potencialidad para llevar a cabo proyectos de desarrollo piscícola, pretendiendo mejorar las condiciones de vida de la población y tratando de evitar, o corregir, problemas ambientales (IIAP-CTAR & Loreto-AECI, 2002).

5. BIBLIOGRAFÍA

- BARTHEM, R. & GOULDING, M. 1997. Os bagres balizadores: Ecología, Migração e Conservação de peixes amazônicos. Sociedade Civil Mamirauá. MCT – CNPq.
- BEAMONTE, E.; BERMÚDEZ, J.; CASINO, A. y VERES, E. s/f. Medición de la calidad del agua. Un índice estocástico aplicado al caso del agua piscícola del río Turia (Valencia). Generalitat Valenciana con cargo al proyecto GV04B- 221. 12 p. <http://www.uv.es/sestio/TechRep/tr09-04.pdf>
- DEZA, S.; QUIROZ, S.; REBAZA, M. & REBAZA, C. 2002. Efecto de la densidad de siembra en el crecimiento de *Piaractus brachipomus* (Cuvier, 1818) «Paco» en estanques seminaturales de Pucallpa. Folia Amazónica, vol. 13(1-2): 49-62.
- FAO. 1990. Mapa Mundial de Suelos. Versión en Español preparada por: Carballas, T, Macías, F; Díaz-Fieros, F.; Carballa, M.; Fernández- Urrutia, J. Santiago de Compostela (España) Sociedad Española de Ciencia del Suelo 142 p.
- GONZÁLEZ, M.R. 2003. Desenvolupament d'un analitzador automatic per a la monitorització d'ió fosfat en aigües superficials. Memòria presentada per optar el grau de doctor en Química. Universitat Autònoma de Barcelona. Bellaterra, España. 81 p.
- IIAP-CTAR & LORETO-AECI. 2002. Iquitos - Nauta: Zonificación Ecológica Económica para el desarrollo sostenible. Iquitos, Perú. 102 p.
- IIAP-IICA-PROCITRÓPICOS. 2005. Taller Internacional para el Desarrollo de la Acuicultura Continental en la Amazonía. CD. Del 3 al 5 de octubre del 2005. Iquitos, Perú.
- INRENA (Instituto Nacional de Recursos Naturales) . 1996. Mapa de Suelos del Perú. Lima. 61 p.
- ISMIÑO, R. & ARAUJO-LIMA, C. 2002. Efecto del amoníaco sobre el crecimiento de la gamitana *Colossoma macropomum* (Cuvier 1818). Folia Amazónica, vol. 13(1-2): 41-48.
- KAPETSKY, J.M.; & NATH, S.S. 1997. Una evaluación estratégica de la potencialidad para piscicultura dulceacuícola en América Latina. *COPESCAL Documento Técnico*. No. 10. Roma, FAO. 1997. 125p.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA. 1975. Reglamento de Clasificación de Tierras. Decreto Supremo N° 0062/75-AG Perú, Lima.
- PADILLA, P.P.P.; ALCÁNTARA, B.F. & ISMIÑO, R. O. 2001. Reproducción inducida de la Doncella *Pseudoplatystoma fasciatum* y desarrollo embrionario larval. Folia Amazónica, vol. 12 (1-2): 141-155.
- PRODUCE (Ministerio de la Producción). 2002. Memoria anual 2001. Iquitos, Perú. 69 p.
- PRODUCE (Ministerio de la Producción). 2003. Memoria anual 2002. Iquitos, Perú. 75 p.
- PRODUCE (Ministerio de la Producción). 2004. Memoria anual 2003. Iquitos, Perú. 61 p.
- PRODUCE (Ministerio de la Producción). 2005. Memoria anual 2004. Iquitos, Perú. 81 p.
- PRODUCE (Ministerio de la Producción). 2004. Mapa de las potencialidades en Acuicultura. 5 p. Lima.
- REBAZA, C.; VILLAFANA, E.; REBAZA, M. & DESA, S. 2002. Influencia de tres densidades de siembra en el crecimiento de *Piaractus brachipomus* «paco» en segunda fase de alevinaje en estanques seminaturales. Folia Amazónica, vol 13 /1-2): 121-134.

REMOC (Red Mediterránea de Organismos de Cuenca). 2002. Diagnóstico de la calidad de las aguas. Año Hidrológico 2002. Cuenca Piloto del Júcar. <http://www.chj.es/cgi-bin/calidad2002.asp>

SENAMHI. 2000. Mapa de clasificación Climática del Perú. Lima.

TELLO, S. & BAYLEY, P. 2001. La Pesquería Comercial en Loreto con Énfasis en el Análisis de la Relación entre Captura y Esfuerzo Pesquero de la Flota Comercial de Iquitos, Cuenca Amazónica, Perú. *Folia Amazónica*, vol. 12 (1-2): 123-140.

THORNTHWAITE. 1984. Instructivo para la Clasificación de Climas. Segundo Sistema. Ing. César Fajardo. Lima. IPAAM. 130 p.

VILLOTA, H. 1991. Geomorfología Aplicada a Levantamientos Edafológicos y Zonificación Física de las Tierras. IGAC-Bogotá. 212 p.

ZINCK, A. 1987. Aplicación de la Geomorfología al Levantamiento de Suelos en Zonas Aluviales. Bogotá D.E., 178 p.

TIPOS DE AMBIENTES ACUÁTICOS DE LA AMAZONÍA PERUANA

THE AQUATIC ENVIRONMENT TYPES OF THE PERUVIAN AMAZONIA

José Maco García¹

RESUMEN

La Amazonía peruana está conformada por una compleja red hidrográfica donde resaltan ambientes lóticos y lénticos con características peculiares, que son necesarios estudiarlas con la finalidad de tipificarlas. Con la información existente sobre las características físicas y químicas y con el apoyo de la lectura de los cuerpos de agua en imágenes de satélite Landsat, se ha establecido una propuesta de clasificación de los ambientes acuáticos para la Amazonía peruana. Para los ambientes lóticos (ríos) se ha tomado como referencia la clasificación de los ríos de la Amazonía brasileña, el origen de los ríos, el material en suspensión y las principales características químicas de sus aguas. Para los ambientes lénticos (lagunas) se ha considerado el origen de los mismos y las características químicas de sus aguas.

En general, los cuerpos de agua de la Amazonía peruana presentan características químicas que los hacen de mayor productividad que las aguas brasileñas, debido a la cercanía de los Andes, de donde arrastran sustancias nutritivas a través de los sedimentos en suspensión.

Palabras clave: Clasificación de ambientes acuáticos, ambientes lénticos, ambientes lóticos, ríos, lagunas, características físicas y químicas, Amazonía peruana.

ABSTRACT

The Peruvian Amazonia is comprised by a complex hydrographic network, where lotics and lentic environments with peculiar characteristics stand out, making it necessary to study them to establish a classification for these aquatic environments. With the existing information about physical and chemical characteristics and with support of Landsat imagery interpretation, a proposal of classification of the aquatic environments for the Peruvian Amazonia has been established. The classification of the rivers of the Brazilian Amazonian has been the reference for the lotics environments (rivers), their origin, the material in suspension and the principal chemical characteristics of their waters. For the lentic environments (lagoons), their origin and chemical characteristics of their waters, was considered.

In general, the water bodies of the Peruvian Amazonia are more productive than the Brazilian waters, due to the nearness of the Andes from where they drag mineral substances across the sediments in suspension.

Keywords: Classification of aquatic environments, lentic environments, lotics environments, rivers, lagoons, physical and chemical characteristics, Peruvian Amazonia.

1 Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana - IIAP. Programa de Ordenamiento Ambiental. Correo Electrónico: jmaco@iiap.org.pe

1. INTRODUCCIÓN

La llanura amazónica presenta una gran red hidrográfica de innumerables cuerpos de agua que modelan los diferentes espacios de la Amazonía. Esta red hidrográfica es clave para el mantenimiento de los procesos bioecológicos que sustentan la existencia de la Amazonía.

Los cuerpos de agua presentan características peculiares y una gran diversidad de formas que pueden tener diferentes orígenes. Existen ambientes lóticos o cursos de agua con grandes caudales de agua y otros con escasos caudales de agua; algunos son torrentosos y otros con velocidad de corriente muy lenta. Adyacentes a estos cuerpos de agua existen lagunas de diversos tipos y formas; algunas son de origen tectónico y otras de origen fluvial; algunas son altamente productivas y otras no lo son (IIAP & WWF, 1999a; 1999b; 1999c).

Esos ambientes acuáticos albergan una rica y variada fauna hidrobiológica que sirve de sustento económico y alimenticio a los pueblos de la Amazonía (Hanek, 1982). En el llano amazónico los ríos son usados como vías de transporte para el traslado de carga y pasajeros.

La diversidad de ambientes acuáticos que existe en el llano amazónico reviste importancia en la existencia de la Amazonía y en el desarrollo de las diferentes actividades socioeconómicas de la región; sin embargo, existe poca información sobre las características físicas, químicas y biológicas de esos ambientes. De allí que en el presente trabajo se pretende proporcionar una clasificación de los ambientes acuáticos amazónicos peruanos, que sirva de base para futuros trabajos con relación al uso y conservación de estos recursos acuáticos.

2. MATERIAL Y MÉTODO

2.1 Materiales

Se utilizó la información existente sobre las características físicas y químicas de los cuerpos de agua de la Amazonía peruana, que fue tomada por diferentes instituciones; entre las principales se citan al Instituto del Mar del Perú (IMARPE), al Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) y al Instituto Nacional de Desarrollo (INADE).

2.2 Métodos

Se realizó la recopilación de la información existente sobre las características físicas y químicas de los principales ríos y lagunas distribuidas en la llanura amazónica y Selva Alta.

Con la información obtenida se realizó la clasificación de los diferentes tipos de agua. Para los ríos amazónicos, se tomaron como referencia los parámetros básicos utilizados en la clasificación de Sioli (1968) que posteriormente fueron modificados por Geisler *et al.* (1973) para las aguas brasileñas, que se reportan en la Tabla 1. Esta información fue adicionada al análisis visual que se realizó de los ambientes lóticos que se observan en un mosaico de imágenes de satélite (IIAP, 2002a; 2002b) (IIAP & PETROPERU, 2001). El análisis consistió en determinar el origen de los cursos de agua, ya sea andino o amazónico.

Tabla 1. Tipos de agua y sus características limnológicas para aguas amazónicas brasileñas (Sioli, 1968; modificado por Geisler *et al.* 1973).

Ríos: Tipo de Agua	Aguas Blancas	Aguas Claras	Aguas Negras
Color	Lodoso turbio amarillento	Amarillento a verde oliva, clara – transparente	Oliva oscuro, marrón rojizo, café oscuro
Transparencia cm	10-60	60-400 a más	100-200
Materia en suspensión mg/l	± 300 materia seca	Libre	Muy poca
PH	6.7-7.2	± 6.5 (a veces 5.2 a 5.8)	4.5-4.8 (a veces 3.7)
Conductividad eléctrica μ mhos/cm	30-60	5-15	10-20
Ejemplos	Ríos Solimões-Amazonas, Madeira, Purús, Branco	Ríos Tapajós y Xingú	Ríos Negro, Curunú

Para la clasificación de las lagunas se efectuó el análisis visual de las imágenes de satélite del mosaico, elaborado por el IIAP en el año 2006. Se observó la forma de las cubetas y la forma del cuerpo de agua. Esta información fue adicionada a la información de las características físicas y químicas recopiladas para las diferentes tipos de lagunas (Maco, 2004a; 2004b) (Maco & Misajel, 2005).

3. RESULTADOS

En la Amazonía peruana los ambientes acuáticos se pueden dividir en ambientes lóticos (ríos y quebradas) y ambientes lénticos (lagunas, que regionalmente son denominadas como «cochas» y tipishcas) (IIAP, 1994) (IIAP & WWF 1999a; 1999b).

3.1 Ambientes lóticos

Las características físicas y químicas consideradas para clasificar los diferentes tipos de ríos están descritas en la Tabla 2.

3.1.1 Ríos de agua blanca

Los ríos que presentan este tipo de agua tienen origen en la Cordillera de los Andes. Generalmente, tienen un extenso recorrido a través de un amplio territorio de los Andes y del llano amazónico. Presentan aguas lodosas, turbias, debido al alto contenido de arena, arcilla y limo en suspensión, que proporcionan una coloración marrón claro a sus aguas. Asimismo, el alto contenido de material en suspensión (150 a 1 900 mg/l de materia fresca) hace que los niveles de transparencia sean bajos (5 a 60 cm) con altos valores de turbidez, presentándose una pobre penetración lumínica que dificulta el desarrollo del fitoplancton. La turbidez se incrementa durante el período de creciente debido a las fuertes precipitaciones y a los procesos de erosión que caracterizan a este período. Contrariamente, durante el período de vaciante, la carga de material en suspensión disminuye gracias a la reducción de los niveles de precipitación y a los procesos de sedimentación, ocasionando que los niveles de transparencia sean mayores.

Los ríos de agua blanca presentan alto valor de conductividad (106-384 mmhos/cm), producto del alto grado de mineralización de sus aguas, por lo que estos ambientes acuáticos reúnen mejores condiciones potenciales para la producción biológica (Arrignon, 1979). La alta conductividad de estos cuerpos de agua se debe a los sólidos en suspensión que acarrearán, los cuales generan gran cantidad de iones que se disuelven en el agua. Los niveles de pH van de ligeramente ácidos a alcalinos (5 a 9.5), dependiendo del ciclo hidrológico del curso de agua (Tabla 2) (Hanek, 1982) (Guerra et al. 1999) (IIAP & Madre de Dios, 2000) (IIAP & WWF, 2002a; 2002b) (IIAP & CTAR Ucayali, 2000).

Entre los representantes de este tipo de agua se encuentran los ríos Amazonas, Ucayali, Marañón, Napo, Pastaza, Huallaga y Putumayo, entre otros.

3.1.2 Ríos de agua negra

Están representados por tributarios que se originan dentro del bosque húmedo. Sus aguas son de color café oscuro, que al decir de Sioli (1968) la coloración de las aguas negras es debida a que presentan alto contenido de sustancias húmicas y ácidos fúlvicos.

Presentan poco material en suspensión, compuesto mayormente por material orgánico y detritus que permiten que estos cuerpos de agua presenten transparencia que oscila entre 23 y 118 cm. Los niveles de pH varían entre ácido a ligeramente ácido (3.5 a 6.9), con moderados valores de conductividad. Estos cuerpos de agua apenas superan los 100 mmhos/cm de conductividad eléctrica, lo cual indica que son pobres con relación al contenido de electrolitos y nutrientes (Tabla 2) (IIAP & PETROPERU, 1997) (IIAP et al. 2001a; 2001b) (IIAP & BIODAMAZ, 2002) (Comisión Técnica Multisectorial, 2002) (IIAP, 2003) (IIAP & WWF, 2003) (Maco et al. 2005).

Los principales ríos de aguas negras son: Nanay, Samiria, Chambira, Cuinínico, Nucuray, Aypena, Tapiche e Itaya.

3.1.3 Ríos de agua intermedia o mixta

Son ríos que tienen características tanto de aguas blancas como de aguas negras. Los ríos de aguas mixtas tienen una coloración marrón clara a verde amarillenta, proporcionados por el tipo de sólidos en suspensión, de niveles bajos (30 a 250 mg/l de materia fresca), los cuales proporcionan bajos niveles de transparencia (20 a 60 cm). De acuerdo a estas características, las aguas intermedias serían semejantes a las de aguas blancas. Sin embargo, los bajos niveles de conductividad (19 a 180 mmhos/cm) y, pH ácido a ligeramente ácido (4.1 a 6.9) son semejantes a las características de aguas negras (Tabla 2).

Pertencen a la cuenca del río Tigre y sus principales tributarios, los ríos Macusari y Corrientes (Hanek, 1982). Estos tienen su origen en el piedemonte amazónico de los Andes ecuatorianos; otros nacen en sistemas de colinas adyacentes al piedemonte andino.

3.1.4 Ríos de agua clara

Son ríos que tienen aguas cristalinas, con muy escaso material en suspensión, lo que permite una total transparencia y la observación clara del fondo del cauce. Generalmente, nacen entre cerros que presentan material geológico bastante consolidado. Muchos de ellos tienen de moderado a alto contenido de electrolitos que se refleja en los valores de conductividad eléctrica de moderada a excesivamente alta (35-9,9900 mmhos/cm). Los niveles de pH varían de ligeramente ácido a básico (6.2 a 8.8). Es característico en estos ríos observar que sus aguas se vuelven turbias después de la caída de lluvias, proceso que tiene un espacio temporal bastante corto. Estos ríos, por lo común se localizan en selva alta peruana y son tributarios de los ríos de agua blanca (Tabla 2) (Maco, 2004a; 2004b) (Maco & Misajel, 2005).

Entre los ríos que representan este tipo de agua están: Chontayacu, Tocache, Mishollo, Challuayacu, Cañuto, Aspuzana, Uchiza, Pólvora, Cachiyacu de Lupuna y Huaynabe.

Tabla 2. Tipos de agua presentes en la Amazonía peruana.

Tipos de Ríos Características	Aguas Claras	Aguas Blancas	Aguas Intermedias o Mixtas	Aguas Negras
Color	Cristalina a verde clara	Lodoso turbio, marrón amarillento	Marrón claro, verde amarillento	Marrón rojizo, café oscuro
Transparencia (cm)	Total	5-60	20-60	40-240
Materia en suspensión (mg/l)	Muy escasa	150 a 1900 materia fresca	30-250 materia fresca	Poca
pH	6.2-8.8	5.0-9.5	4.1-6.9	3.5-6.9
Conductividad eléctrica (µmhos/cm)	35-9,900	106-450	19-180	23-118
Calcio (mg/l)	3.1-6.0	13.6-40-0	0.8-5.6	0.8-16.0
Alcalinidad total (mg/l)	20-42	42-142	7-50	10-50
Ejemplos	Ríos Tocache, Challuayacu, Uchiza, Cachiyacu de Santa Ana, Huaynabe.	Ríos Amazonas, Marañón, Napo, Pastaza, Tónchima, Mayo.	Ríos Tigre, Macusari, Corrientes.	Ríos Samiria, Chambira, Cuininico, Nucuray, Nanay, Itaya, Tapiche.

3.2 Ambientes lénticos

3.2.1 Lagunas de origen tectónico

Estas lagunas fueron formadas en depresiones originadas debido a los procesos de hundimiento y levantamiento del suelo. En la Amazonía, generalmente se presentan en la Selva Alta. Algunas se caracterizan por ser pequeñas y de formas más o menos redondeadas. Como ejemplos de estas lagunas tenemos el complejo de lagunas ubicadas en la Cadena Oriental de los Andes, en el sector oeste de la provincia de Tocache, que dan origen a los pequeños afluentes formadores de los ríos Chontayacu, Tocache y Mishollo (Maco & Misajel, 2005).

Otras lagunas de origen tectónico en la Selva Alta son de gran dimensión y presentan formas irregulares, como el caso del lago Sauce (Maco, 2004a) en la Región San Martín, y de las lagunas Burlan y Pomacochas en la Región Amazonas (Maco, 2006 –en preparación–).

En el llano amazónico también existen algunos ejemplos de lagunas y lagos que se han formado por el hundimiento del terreno, como los casos de la laguna Imiria en la Región Ucayali y el lago Rimachi en la Región Loreto.

3.2.2 Lagunas de origen fluvial

Son formadas como consecuencia de la migración lateral de los cursos de agua. Durante este proceso un meandro del río puede ser aislado del cauce principal a través del fenómeno llamado regionalmente «rompeo». De esta forma se origina un tipo diferente de cuerpo de agua, denominado «tipishca», y la porción de tierra rodeada por este nuevo cuerpo de agua pasa a la categoría de isla. A medida que se desarrollan los procesos de sedimentación las tipishcas se van cerrando en uno de sus extremos para convertirse en una laguna típica que tiene la forma semilunar o de herradura, denominada localmente «cocha» (IIAP & WWF, 1999c). Dependiendo de su localización y de la influencia del río principal, se pueden clasificar en lagunas de várzea y en lagunas de agua negra.

3.2.2.1 Lagunas de várzea

Son lagunas adyacentes a los cuerpos de agua blanca, de los cuales reciben fuerte influencia en los períodos de creciente de los ríos. Durante los períodos de creciente los niveles de transparencia son bajos en gran parte de estos cuerpos de agua, debido al alto contenido de material en suspensión que introduce el río de agua blanca al cual están conectados. En este período se produce un aumento del nivel del agua, que va acompañado con una alta tasa de renovación de sustancias nutritivas. Conforme van sedimentando el material en suspensión, las aguas se tornan más transparentes. Paralelamente a ello, ocurre una alta proliferación de organismos planctónicos que solamente permiten una moderada penetración lumínica. En ese sentido, los niveles de transparencia (15 a 160 cm) y de material en suspensión (10 a 800 mg/l de materia fresca) son muy variables (Tabla 3) (IIAP & WWF, 1999c).

Por otro lado, los niveles de pH oscilan entre ligeramente ácidos a alcalinos (5.4 a 10.0). Los niveles de pH más ácidos se presentan durante los períodos de media creciente y media vaciante, períodos en que las áreas inundables son lavadas por las aguas de lluvias, las que al final se van a concentrar en la laguna.

Asimismo, presentan altos niveles de conductividad eléctrica (119 a 472 mmhos/cm). Los niveles menores se presentan en los meses de creciente, período en que hay una invasión de los ríos de agua blanca; y los niveles mayores ocurren durante los meses de vaciante, después de los procesos de dilución y decantación del material en suspensión, lo que genera una alta tasa de renovación de nutrientes. Estos factores permiten que estas lagunas presentan elevada productividad potencial (Arrignon, 1979).

Como representantes de estos cuerpos de agua existen en la cuenca del Ucayali las lagunas Sahuá, Supay, Carocurahuyte, Bolívar, Tipishca San Antonio, y en la cuenca del Marañón las lagunas San Pablo Tipishca, Aguajal, Cuyocuyote, Arirama, entre otras.

3.2.2.2 Lagunas de agua negra

Generalmente, son adyacentes a los cursos de aguas negras, de los cuales reciben influencia durante el período de creciente. Algunas veces están cercanas a los cursos de agua blanca, pero sin recibir influencia de éstos durante los períodos de creciente (como la laguna Yarinacocha cercana al río Ucayali). Este hecho permite que estos cuerpos de agua tengan menor tasa de renovación de sustancias nutritivas con relación a las lagunas de várzea.

El color de las aguas de estas lagunas es el café oscuro; sin embargo, hay lagunas de agua negra en las que, durante los períodos de media vaciante a vaciante, ocurre una proliferación del fitoplancton, que confiere a las aguas una coloración verdosa (Tabla 3) (IIAP & WWF, 1999c). El escaso material en suspensión (20 a 100 mg/l de materia fresca) permite que los niveles de transparencia (35 a 225 cm) sean mayores que en las lagunas de várzea, aunque aquí también, en estos parámetros, hay una fuerte dependencia del nivel de las aguas de los ríos.

Por otro lado, los valores de pH oscilan entre ácidos a alcalinos (4.2 a 8.6), con niveles de conductividad eléctrica de 49 a 203 mmhos/cm. En este sentido, las variaciones espaciales y temporales del pH y la conductividad se presentan por los mismos motivos manifestados para las lagunas de várzea.

Por las razones expuestas, las lagunas de agua negra presentan menor productividad potencial con relación a las lagunas de várzea.

Como ejemplos se encuentran en la cuenca del Samiria las lagunas Tipishca del Samiria, Huistococha, Atuncocha, Pastococha, y en la cuenca del Chambira, la laguna Tipishca del Chambira; en la cuenca del Nanay, las lagunas Moronacocha (adyacente a Iquitos), Zungarococha, Rumococha, Cashococha, Sunicocha, Llanchama, Shiriara y Yarinacocha, entre otras.

Tabla 3. Tipos de lagunas presentes en la Amazonía Baja peruana.

Tipo de Lagunas	Lagunas de Origen Tectónico	Lagunas de Origen Fluvial	
		Lagunas de várzea	Lagunas de agua negra
Color	Claro, verde	Verde, negruzco	Café oscuro, verde oscuro
Transparencia (cm)	205	15-160	34-225
Materia en suspensión (mg/l)		10 a 800 materia fresca	20-100 materia fresca
pH	6.0-8.7	5.4-10.0	4.2-8.6
Conductividad eléctrica (µmhos/cm)	223-892	119-472	49-203
Calcio (mg/l)		14.0-36.4	2.4-30.0
Alcalinidad total (mg/l)	23-54	40-170	20-135
Ejemplos	Lago Sauce, Pomacochas, Burlan, Rimachi, Imiria.	San Pablo, Tipishca, Carocurahuayte, Bolívar, Aguajal, Arirama, etc.	Atun Cocha, Yarinacocha, Yanayacu, Pastococha, Tipishca del Samiria, Huistococha, Tipishca del Chambira.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los ríos de la Amazonía peruana presentan mayores valores de electrolitos disueltos, que se ven reflejados en los valores de conductividad eléctrica (Tabla 2), con respecto a los ríos del territorio brasileño (Tabla 1). Estas diferencias se deben a las características geológicas y a la cercanía de los sistemas de drenaje provenientes de la Cordillera de los Andes (IIAP & WWF, 1999c). Cuando ocurren las lluvias, los innumerables afluentes de los ríos de agua blanca, especialmente en las zonas de Selva Alta, se saturan completamente con altos contenidos de material en suspensión (material areno arcilloso), pasan pocas horas después de las lluvias y los ríos retornan a su estado «normal», es decir, estos ríos se vuelven transparentes, con muy escaso contenido de material en suspensión (Maco, 2004a; 2004b) (Maco & Misajel, 2005). Estas características proporcionan mayor material en suspensión a los ríos de agua blanca, que son muy ricas en sustancias nutritivas, las que son arrancadas de las laderas de los cerros andinos y transportadas como material en suspensión.

Los ríos de aguas negras son llamados así por el color de sus aguas, producto del alto contenido de materia orgánica en descomposición (Sioli, 1968). El contenido de electrolitos que poseen es mayor que los ríos de agua negra del territorio brasileño (Tablas 1 y 2) por las razones antes expuestas.

Con relación a los ríos de agua clara, los altos niveles de conductividad son proporcionados por el material mineral que trasladan de las formaciones geológicas con yacimientos salinos, especialmente de la Cordillera surandina. Esta característica permite que los niveles de conductividad eléctrica sean muy altos para algunos ríos de agua clara de la Amazonía peruana (Maco, 2004a; 2004b) (Maco & Misajel, 2005) con relación a las aguas claras de los ríos brasileños, que tienen como origen formaciones geológicas muy antiguas como el Macizo Central Brasileño.

Por las características físicas y químicas se han separado algunos ríos, como los ríos principales de la cuenca del río Tigre, que presentan características físicas semejantes a las de los ríos de agua blanca (con alto contenido de material en suspensión, color marrón, con alta turbidez) y características químicas semejantes a las de los ríos de aguas negras (bajo contenido de electrolitos y pH ácido a ligeramente ácido). Por tales razones estos ríos son considerados como ríos de aguas intermedias o mixtas (Hanek, 1982) (IIAP & WWF, 1999c).

Entre los ambientes lénticos destacan las lagunas de origen tectónico, que se caracterizan por haberse formado en depresiones del terreno (Maco, 2004a) (Maco & Misajel, 2005). Generalmente, se ubican en la región de Selva Alta, en la Cordillera Oriental y la Cordillera Surandina. La mayoría de estas lagunas son pequeñas y redondeadas, algunas son de mayor dimensión y de forma irregular y dan origen a las pequeñas quebradas formadoras de los ríos afluentes de los ríos de agua blanca en la mencionada región. En el llano amazónico también existen lagunas de origen tectónico, pero son muy escasas. Mayormente, en esta región predominan las lagunas de origen fluvial; estas lagunas pueden ser lagunas de várzea o lagunas de agua negra (Hanek, 1982) (IIAP & WWF, 1999c). Las primeras, por estar influenciadas por las aguas de los ríos de aguas blancas, son mucho más productivas que las segundas, que reciben influencia de los ríos de aguas negras.

5. BIBLIOGRAFÍA

- ARRIGNON, J. 1979. Ecología y Piscicultura de aguas dulces. Madrid: Ediciones Mundi-Prensa, 365 p.
- COMISIÓN TÉCNICA MULTISECTORIAL. 2002. Evaluación ambiental de los impactos producidos por las actividades auríferas en la cuenca del río Nanay (Informe interno). 27 p.
- GEISLER, R.; KOPPEL, H.A.; SIOLI, H. 1973. The ecology of freshwater fishers in Amazonia: Present status and future task for research. *Applied Sciences and Development* (2): 144-62.
- GUERRA F. H.; ORTEAGA T. H.; MACO G. J.; LIMACHI H. L.; SÁNCHEZ R. H.; Ismiño O. R. y García V. A. 1999. Informe del Estudio: Evaluación del impacto de la introducción de especies exóticas en la cuenca del río Huallaga. Convenio Ministerio de Pesquería – Instituto de investigaciones de la Amazonía Peruana. Iquitos, Perú. 74 p.
- HANEK, G. 1982 La pesquería en la Amazonía Peruana: Presente y Futuro. Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma. 86 p.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana). 1994. Evaluación de la capacidad de la tierra y de los recursos naturales de la Reserva Nacional Pacaya-Samiria. Informe Final. Iquitos. 118 p.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana). 2002a. Propuesta de Zonificación Ecológica Económica de la Cuenca del Río Nanay. Vol. II. Medio Físico. Convenio IIAP – Banco Mundial, Proyecto Conservación de la Biodiversidad y Manejo Comunitario de los recursos naturales de la Cuenca del Río Nanay. 115 p + mapas.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana). 2002b. Iquitos – Nauta: Zonificación Ecológica Económica para el desarrollo sostenible. Vol. II. Medio Físico. Convenio IIAP – Proyecto Araucaria Amazonas Nauta. 136 p + mapas.
- IIAP. (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) 2003. Propuesta Preliminar de Macrozonificación Ecológico-Económica de la Cuenca del Pucacuro. Proyecto Conservación y Manejo de la Biodiversidad de la Cuenca del Pucacuro. 113 p + mapas.

- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) – BIODAMAZ (Proyecto Diversidad Biológica de la Amazonía Peruana). 2002. Características Biofísicas y Zonificación Zona Reservada Allpahuayo Mishana. 111 p + mapas.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) – CTAR Madre de Dios. 2000. Zonificación Ecológico – Económica de la Región Madre de Dios. IIAP – CTAR Madre de Dios. Puerto Maldonado. 161 p + mapas.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) – CTAR Ucayali. 2000. Zonificación Ecológica Económica de la Cuenca del Río Aguaytía. Gobierno Regional de Ucayali – IIAP. Iquitos 121 p + mapas.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) y PETROPERU (Petróleos del Perú). 1997. Mapa de sensibilidad de los tramos comprendido entre los Km 175 al 178 del ONP. Iquitos. 69 p.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) y PETROPERU (Petróleos del Perú). 2001. Mapa de sensibilidad a nivel macroespacial del Oleoducto Nor-peruano – Ramal Principal y Ramal Norte. Iquitos. 173 p.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana); Proyecto Araucaria Nauta; AECI y CTAR Loreto. 2001a. Iquitos Nauta: Zonificación ecológico-económica para el desarrollo sostenible. Versión en CD.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana); Proyecto Araucaria Nauta; AECI y CTAR Loreto. 2001b. Características Biofísicas de la Reserva Nacional Pacaya Samiria. IIAP. Versión en CD.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) y WWF (World Wildlife Fund.) 1999a. Informe del Trabajo de Campo en la zona del «Abanico del Pastaza». Anexo 5 del Proyecto Ecorregión de Bosques Inundables y Ecosistemas Acuáticos de Várzea e Igapó – División Perú. IIAP – WWP. Iquitos.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) y WWF (World Wildlife Fund). 1999b. Proyecto Ecorregión de Bosques Inundables y Ecosistemas Acuáticos de Várzea e Igapó - División Perú. Informe Final, Volumen I: Visión y Estrategia para la Conservación de la Biodiversidad. 87 pág.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) y WWF (World Wildlife Fund). 1999c. Proyecto Ecorregión de Bosques Inundables y Ecosistemas Acuáticos de Várzea e Igapó - División Perú. Informe Final, Volumen II: Anexos. 183 pág.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) y WWF (World Wildlife Fund). 2002a. Propuesta preliminar de macrozonificación ecológica económica del Abanico del Pastaza. Iquitos.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) y WWF (World Wildlife Fund) 2002b. Caracterización biológica y socioeconómica del Abanico del Pastaza. Informe final. Iquitos. 69 p.
- IIAP (Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana) y WWF (World Wildlife Fund). 2003. Diagnóstico del Medio Físico y Biológico de la Zona Reservada de Gueppí (Informe Final). Proyecto Planificación de las Áreas Naturales Protegidas en el Perú. 129 p + mapas.
- MACO G. J. 2004a. Hidrografía. Zonificación Ecológica Económica de la Región San Martín. Convenio IIAP – Gobierno Regional de San Martín. 43 p + mapas.
- MACO G. J. 2004b. Hidrografía. Zonificación Ecológica Económica del Alto Mayo. Convenio IIAP-PEAM. 27 p. + mapas.

- MACO, G. J.; FERREIRA, V. F.; AMAZIFUEN, G. C.; SUÁREZ, C. J. & MACO L. G. 2005. Diagnóstico situacional de los impactos de las actividades petroleras en la Reserva Nacional Pacaya Samiria. Jefatura de la Reserva Nacional Pacaya Samiria. Iquitos. 83 p. + mapas.
- MACO, G.J. & MISAJEL, S.J. J. 2005. Hidrografía. Serie: Estudios temáticos para la Zonificación Ecológico-Económica de Tocache. Convenio de Cooperación entre IIAP, PREODATU y Municipalidad Provincial de Tocache. 38 p + mapas. Autor.
- SIOLI, H. 1968. Hydrochemistry and Geology. In the Brazilian Amazon region. *Rev. Amazoniana* 1(3): 267-277.

**VARIACIÓN TEMPORAL DE LA DIETA DE «SARDINA»
Triportheus angulatus (Characiformes, Characidae) EN UNA LAGUNA
DE INUNDACIÓN DE LA SELVA AMAZÓNICA PERUANA**

**TEMPORAL VARIATION IN THE DIET FOR «SARDINE» *Triportheus angulatus* (Characiformes,
Characidae) IN A FLOODPLAIN LAGOON OF THE PERUVIAN AMAZON FOREST**

Giulio Marín Erausquín¹ y Alejandro Aron Neumann²

RESUMEN

Este estudio muestra la variación temporal del régimen alimentario de la «Sardina» *Triportheus angulatus*, con respecto a los ciclos de inundación y vaciado del sistema fluvial que afectan estacionalmente una laguna donde habita.

Se analizaron los contenidos estomacales de ejemplares adultos de esta especie a lo largo de un ciclo anual, usando métodos tradicionales de análisis estomacal, cuyos resultados se globalizaron en un Índice de Importancia Relativa (IIR), y los datos de los contenidos estomacales interpretados desde un punto de vista tanto ecológico como taxonómico.

Material terrestre y arbóreo originado en el bosque constituyó la fuente principal de alimentación, independiente del ciclo del río, mas su calidad varió significativamente entre origen animal y vegetal, de acuerdo al progreso del régimen de inundación.

El Índice de Importancia Relativa caracterizó a *T. angulatus* como predominantemente herbívoro durante todo el año, mostrando una tendencia a carnivoría durante la época de inundación.

Palabras clave: *Triportheus angulatus*, variación temporal, dieta, sardina.

ABSTRACT

This study indicates the temporal variation of the diet regime for sardine *Triportheus angulatus*, according to the flood pulse of the river system that seasonally floods the lagoon they inhabit.

Stomach contents analysis were conducted on adult specimens of this species throughout an annual river cycle, using traditional methods of this type of analysis, their results were globalized in an Index of Relative Importance (IRI) and stomach content data interpreted from both, ecological and taxonomical approach.

Terrestrial and arboreal material originated in the forest constituted their main feeding source, aside from the river cycle, although, its quality varied significantly between animal and plant origin, according to the progress of the flood regime.

The Index of Relative Importance characterized *T. angulatus* as predominantly herbivore all year long, showing a tendency towards carnivorism during the flood season.

Keywords: diet, *Triportheus angulatus*, temporal variation, diet, sardine

1 Universidad Católica del Norte, Facultad de Ciencias del Mar, Larrondo 1281, Casilla 117, Coquimbo, IV Región, Chile. Correo electrónico: giuliomarin@hotmail.com Dirección de Correspondencia: Av. Las Flores 255 Dpto. 1301, San Isidro, Lima 27, Perú.

2 Universidad Católica del Norte, Facultad de Ciencias del Mar, Larrondo 1281, Casilla 117, Coquimbo, IV Región, Chile.

1. INTRODUCCIÓN

El ascenso y descenso anual del caudal de los ríos amazónicos configuran pulsos ecosistémicos, que de acuerdo al ritmo de las precipitaciones, abarcan vastas áreas de drenaje de casi 6.000.000 de km² (Goulding, 1980). Las diferencias en el tiempo y en la cantidad de agua acarreada y almacenada por los ríos y lagunas de la hoya hidrográfica amazónica, determinan fases tanto ecológicas como hidrológicas para los cuerpos de agua que discurren en ésta (Villarejo, 1988). En el ciclo hidrológico de los ríos amazónicos se pueden definir dos fases principales: la vaciante (época de estiaje) y la creciente (época de precipitación alta) (Villarejo, 1988). Adicionalmente es posible diferenciar dos fases intermedias, la media vaciante (descenso gradual del caudal de los ríos) y la media creciente (el ascenso gradual de los mismos) (UNAP & Pluspetrol, 1997). En la vaciante y media vaciante, los caudales disminuyen sensiblemente, y en las fases alternativas, los cauces son insuficientes para contener el aumento del caudal, siendo frecuentes los desbordamientos que ocasionan la inundación de las áreas planas aledañas, es decir el bosque (Galvis *et al.* 1989).

Estas expansiones y contracciones periódicas del ambiente acuático ocurren cada año con sorprendente regularidad, y constituyen el factor principal que rige la existencia de los peces tropicales continentales (Goulding, 1980). En general, estos organismos han tenido que adaptarse a las fluctuaciones hídricas (Goulding, 1981) (Galvis *et al.* 1989), de manera que sus poblaciones, marginadas en la época seca a vivir en el canal principal, quebradas adyacentes y lagunas, en la época de creciente se adentran en los hábitats boscosos nuevos, buscando protección y alimento (Goulding, 1981).

Los peces tienden a ser animales plásticos con relación a sus demandas alimenticias y energéticas, pudiendo adaptarse a la variabilidad ambiental (Nikolsky, 1963) (Gerking, 1994). Goulding (1980) encontró que las fluctuaciones en el nivel de las aguas de ríos y lagunas de desborde, constituyen el factor principal que influye sobre el comportamiento alimentario de los peces amazónicos, ya que provocan variabilidad en la disponibilidad del alimento y en su organización espacial. Ello implica una situación de abastecimiento de sustento inestable, pero al mismo tiempo recurrente, pues el fenómeno ocurre todos los años. La presión selectiva que esto implica, ha redundado en que una gran cantidad de peces amazónicos exhiban un nicho alimentario eurífago, explotando fuentes variadas de alimento (Nikolsky, 1963). La eurifagia de los peces amazónicos está también condicionada por una pobreza global de nutrientes en las cuencas que habitan (Russell-Hunter, 1970) (Edmondson & Winberg, 1971), la que se explica por una tasa alta de ciclaje de nutrientes, y por una estructura limitada de las tramas tróficas, basadas principalmente en el fitoplancton y las macrófitas (Goulding, 1981).

Considerando estas situaciones, la biomasa alóctona a los cuerpos de agua cobra mucha importancia; los peces se han adaptado para incorporar frutas, semillas, hojas y artrópodos en su dieta, los que caen de los árboles durante las crecientes (Goulding, 1981) (Welcomme, 1985) (Wootton, 1992) (Junk *et al.* 1997).

Aun cuando se han estudiado varios aspectos de la alimentación de los peces tropicales dulceacuícolas en asociación con la variabilidad estacional de los caudales, tales como la competencia por el alimento (Zaret & Rand, 1971), la intensidad del forrajeo (Lowe-McConnell, 1987), la dieta general (Knoppel, 1970; 1972) (Goulding, 1980) (Goulding *et al.* 1988) (Galvis *et al.* 1989) y la bioecología (Tello *et al.* 1992) (López, 1998), no abundan trabajos que, empleando metodologías tradicionales para la descripción de la dieta, presenten una base cuantitativa comparable y estándar, para relacionarla con la variabilidad del hábitat. Es en tales términos, que en este trabajo se examina la dieta de *Tripurtheus angulatus* con respecto a la variación más importante observable en su ambiente, la de los caudales.

2. MATERIAL Y MÉTODO

El hábitat estudiado se localiza en el distrito de Trompeteros, provincia y departamento de Loreto, Perú; en las cercanías del pueblo de Pavayacu (03°31'S; 75°26'W). La zona se caracteriza por ser lluviosa todo el año, con precipitaciones mayores en abril y junio (UNAP & Pluspetrol, 1997). Se trata de una laguna de inundación con un área de aproximadamente cuatro hectáreas, rodeada por vegetación densa de tipo bosque húmedo de llanura meándrica - bosque húmedo de colinas bajas (INRENA, 1999) - con aguas mixtas de coloración verde claro, que alcanzan profundidades de hasta siete metros en la época húmeda (UNAP & Pluspetrol, 1997). Esta laguna se originó en forma natural por el cierre de un meandro del río Corrientes, un río de aguas blancas, que estacionalmente la inunda, y que ha quedado prácticamente aislada de él, producto de la erosión fluvial y la sedimentación (Villarejo, 1988), aunque mantiene una conexión directa con el río durante gran parte del año.

Se colectó información durante un ciclo hidrológico completo (de vaciante a vaciante), entre principios de enero y mediados de octubre de 2001, por medio de ocho salidas mensuales a terreno, dos por estación hidrológica; donde cada muestreo duró una semana.

Se colectaron especímenes mediante tres redes agalleras de 50 m de largo por 3 m de alto, con 2 pulgadas de abertura de malla cada una. Fueron colectados y examinados un total de 223 ejemplares adultos (sexualmente maduros), entre 14 y 20 cm de longitud estándar (LS). Los calados de red fueron realizados durante el día, entre 7:00 a.m. y 5:00 p.m. En el laboratorio los peces fueron disecados, con remoción de los estómagos y preservación en solución de formol diluido al 10%, y almacenados para su posterior análisis.

En cada estación hidrológica se determinó un tamaño mínimo muestral, confeccionándose curvas de número acumulado de ítems presa, de acuerdo a la metodología descrita por Cortés (1997).

Al análisis de los contenidos estomacales siguieron las metodologías empleadas por Pinkas *et al.* (1971) y Berg (1979), discutidas posteriormente por Hyslop (1980), quienes definen tres métodos básicos de frecuencia: i) ocurrencia, ii) numérica y iii) gravimétrica, los que son de uso común para la determinación cualitativa y cuantitativa de la dieta en los peces.

Los tres métodos de análisis dietario fueron expresados como porcentaje respecto al total correspondiente a cada uno. Debido a que cada método presenta desventajas para reflejar un valor relativo real, se aplicó el Índice de Importancia Relativa (IIR) desarrollado por Pinkas *et al.* (1971), para minimizar los efectos adversos de la interpretación de resultados por separado.

Los contenidos estomacales fueron analizados, primero ecológica y luego taxonómicamente. Por lo tanto, la composición dietaria se determinó por su origen geográfico, sea ésta alóctona al cuerpo de agua (proveniente principalmente del bosque, como frutos, semillas e insectos), o autóctona (proveniente de la misma columna de agua), considerando al mismo tiempo su procedencia biológica (material de origen animal o vegetal), sin búsqueda de diferencias taxonómicas entre los alimentos. Se eligió este proceder, porque representa mejor los requerimientos ambientales específicos bajo los cuales viven estos peces.

Los datos fueron analizados separadamente por muestreo y estación hidrológica. Los ítems fueron sistemáticamente identificados hasta el taxón más preciso posible, y desde el punto de vista del análisis dietario, fueron agrupados en cinco categorías tróficas (Tabla 1), según una modificación de lo propuesto por Galvis *et al.* (1989).

Tabla 1: Categorías alimentarias asignadas a los ítems alimentarios encontrados en estómagos de *T. angulatus*.

Descripción	Abreviatura
Material vegetal alóctono	MVAL
Material vegetal autóctono	MVAU
Material animal alóctono	MAAL
Material animal autóctono	MAAU
Material digerido	MDIG

Se analizó la independencia de las categorías tróficas con respecto a las estaciones hidrológicas, empleando un análisis de tablas de contingencia de acuerdo a las metodologías propuestas por Crow (1979; 1982) y Cortés (1997), para determinar si existieron cambios significativos en la calidad del alimento consumido durante el periodo de muestreo. Para esto se emplearon los valores de contenido estomacal expresados como ocurrencia, agrupándose los dos muestreos correspondientes a cada estación hidrológica, con el fin de facilitar tanto la interpretación, como el cumplimiento de los supuestos del test aplicado. Los resultados son explicados usando el estadístico G, dada su mejor propiedad de aditividad sobre el chi-cuadrado (Crow, 1982) (Sokal & Rohlf, 1995). Pruebas post-hoc fueron luego elaboradas al encontrar interacciones significativas.

3. RESULTADOS

Del total de 223 estómagos de *T. angulatus* analizados; 169 (83.4%) presentaron algún tipo de contenido en su interior. El tamaño mínimo de estómagos que se deben analizar por estación hidrológica se presenta en la Figura 1.

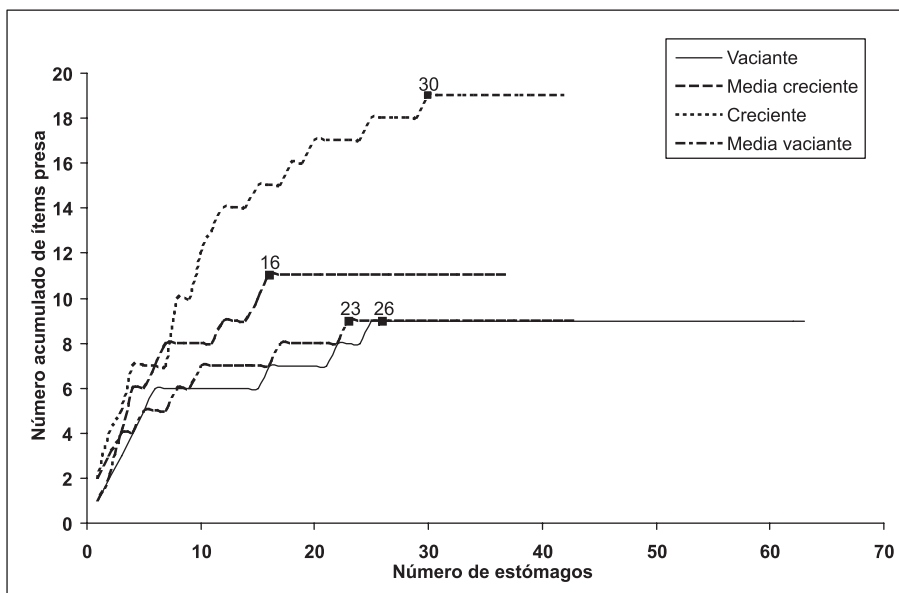


Figura 1: Tamaño mínimo de estómagos de *T. angulatus* que se debe analizar por estación hidrológica. Puntos indican tamaño de muestreo adecuado.

La Tabla 2 muestra el %IIR de los ítems alimentarios encontrados en los estómagos, tanto a nivel ecológico como taxonómico. La Figura 2 muestra gráficamente la variación por muestreo del % IIR de las categorías alimentarias, con respecto al nivel del río.

Los vegetales procedentes de las áreas inundadas (MVAL) constituyeron la fracción más importante de la dieta de *T. angulatus* (%IIR mayor a 60% en todos los muestreos), indiferente de la estación hidrológica. La importancia de este ítem solo fue ligeramente menor durante la creciente, en beneficio del MAAL (Figura 2). Los frutos y las inflorescencias de la palmácea *Bactris* sp. fueron muy importantes; los primeros antes, durante y después de la época de inundación, mientras que las flores tuvieron importancia relativa alta desde la vaciante hasta la media creciente. Se encontraron otros frutos pertenecientes a las familias Rubiaceae, Annonaceae, Anacardiaceae (con *Spondias* sp., que solo tuvo una importancia relativa considerable durante la primera vaciante), Quiinaceae y otras no determinadas, los que en general tuvieron baja importancia. El ítem «material vegetal», que considera hojas, tallos, y demás material reconocible como de dicho origen, fue importante durante los muestreos anteriores y posteriores a la máxima inundación (Tabla 2).

Tabla 2: Porcentaje del índice de importancia relativa (%IIR) de los ítems presa por salida / estación de *Triportheus angulatus*.

Estación Salida	VACIANTE		MEDIA CRECIENTE		CRECIENTE		MEDIA VACIANTE		VACIANTE
	Salida 1	Salida 2	Salida 3	Salida 4	Salida 5	Salida 6	Salida 7	Salida 8	
Ítem-presa									
Material vegetal alóctono									
Palmae: <i>Bactris</i> sp. (fruto)	-	-	10.52	69.24	64.27	50.79	34.5	-	-
Palmae: <i>Bactris</i> sp. (flor)	12.95	93.73	31.63	-	-	-	-	-	-
Rubiaceae: <i>Psychotria</i> sp. (fruto)	-	-	-	0.48	0.27	-	-	-	-
Annonaceae: <i>Pseudoxandra</i> sp. (fruto)	-	-	-	4.43	1.03	13.65	-	-	-
Anacardiaceae: <i>Spondias</i> sp. (fruto)	24.47	-	-	-	-	-	-	-	-
Quinaceae: <i>Quiina</i> sp. (semilla)	-	-	-	0.57	2.65	-	-	-	-
Frutos indeterminados	1.29	-	4.25	-	1.35	1.1	2.03	0.91	-
Material vegetal	27.61	0.67	33.43	-	-	4.33	31.91	91.83	
Material animal alóctono									
Insecta: Coleoptera	-	-	1.4	-	0.27	1.62	0.81	-	-
Insecta: Orthoptera	-	-	0.52	0.07	-	-	-	-	-
Insecta: Lepidoptera	-	-	-	0.12	-	-	-	-	-
Insecta: Odonata	-	-	-	0.22	0.09	-	-	-	-
Insecta: Isopoda	-	-	-	0.3	0.76	-	-	-	-
Insecta: Formicoidea	-	-	5.54	23.24	20.53	0.72	1.97	-	-
Insecta: Hymenoptera	-	-	-	0.36	1.65	-	-	-	-
Insecta: Indeterminado	8.87	2.24	-	0.58	5.81	11.42	5.08	2.17	-
Arachnida: Arachnidae	-	-	-	0.07	0.08	-	-	-	-
Annelida: Annelidae	-	-	-	0.01	-	-	-	-	-
Reptilia: Sauria	-	-	-	0.17	-	-	-	-	-
Material vegetal autóctono									
Detritus	6.21	-	-	-	-	-	-	-	-
Material animal autóctono									
Insecta: Capsulas / huevos	-	-	-	-	-	-	-	-	1.11
Arachnida: Arachnidae	-	0.09	-	-	-	-	-	-	-
Osteichthyes: Escamas	1.64	1.53	1.77	0.08	0.59	8.03	15.55	2.55	-
Material Digerido	16.97	1.74	10.94	0.06	0.65	8.34	8.14	1.42	

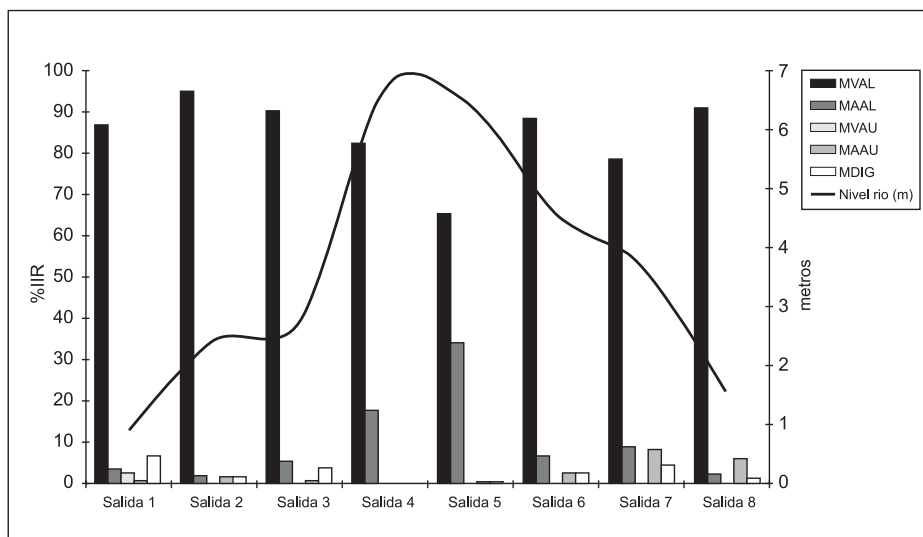


Figura 2: Porcentaje de IIR de las categorías alimentarias encontradas en estómagos de *T. angulatus* con respecto al nivel del río Corrientes.

Los vegetales procedentes de la columna de agua (MVAU) estuvieron representados únicamente por detritus orgánico, que correspondió a material foliar en descomposición del fondo de la laguna. Su consumo se limitó solo a la primera vaciante (Tabla 2).

Los insectos terrestres (MAAL) consumidos por *T. angulatus* correspondieron en su mayoría a ejemplares adultos. Se aprecia un aumento en la diversidad de organismos de este tipo en los estómagos analizados durante la creciente (Tabla 2), observándose que adquieren un % IIR considerable con respecto al MVAL a medida que aumenta el nivel del río, alcanzando su máxima expresión durante el quinto muestreo, para luego descender en importancia relativa. Específicamente, el ítem hormigas (Formicoidea) fue el que contribuyó en mayor parte a la importancia de esta categoría en la dieta. Otros tipos de insectos manifestaron bajo % IIR, entre ellos Coleoptera, Orthoptera, Lepidoptera, Odonata, Isopoda, Hymenoptera y restos de insectos no identificados. Otros ítems de menor importancia fueron: arañas (Arachnida), lombrices (Annelida) y lagartijas (Sauria) (Tabla 2).

Tanto el material animal de origen acuático (MAAU) como el material digerido (MDIG), estuvieron pobremente representados en la dieta (Figura 2).

Existe una relación de interdependencia entre las categorías alimentarias y las fases hidrológicas del río. Los estadísticos χ^2 y G revelan que las relaciones son altamente significativas, usando las ocurrencias de los ítems (Tabla 3). La mayor variación entre columnas proviene de la estación de creciente. Entre filas, se observa que la variación proviene del material animal alóctono (MAAL).

Análisis post-hoc (Tabla 4) revelan que la eliminación, sea de la estación de creciente o la de categoría MAAL, rinde un G no significativo. Reexaminando la Tabla 3, se encuentra que la disparidad en la alimentación fue producto de una frecuencia menor a la esperada de material animal alóctono en la vaciante, y una frecuencia mayor a la esperada de este mismo ítem en la creciente.

Tabla 3: Análisis de tabla de contingencia de la variación estacional de las categorías alimentarias, usando la frecuencia de ocurrencia de los ítems encontrados en estómagos de *T. Angulatus*.

Ítem	Vaciante	Media creciente	Creciente	Media vaciante	Ni	Xi2	Gi
MVAL	44 (39)	20 (21)	38 (37)	22 (22)	124	3.23	1.25
MAAL	14 (21)	10 (11)	28 (20)	13 (14)	65	18.58	6.94
MAAU	8 (6)	2 (3)	3 (6)	7 (4)	20	6.35	4.46
MDIG	11 (11)	9 (6)	4 (10)	9 (7)	33	10.15	5.74
Nj	77	41	73	51	242		
Xj2	10.73	3.94	19.83	3.82		17376**	
Gj	3.35	2.57	9.67	2.81			18394**

Nota: Valores son números observados, con valores esperados en paréntesis, los estadísticos χ^2 y G son altamente significativos (**, $p=0,038$).

Tabla 4: Resultados de analisis post-hoc de tablas de contingencia de la variación estacional de las categorías de alimentación, encontradas en estómagos de *T. angulatus* luego de eliminar selectas filas y/o columnas, usando frecuencias de ocurrencia.

Fila(s) o columna(s) eliminadas	Significancia de estadístico χ^2 o G
MAAL	n.s.
Creciente	n.s.

4. DISCUSIÓN

La llanura amazónica es uno de los pocos lugares en el mundo donde el bosque y los peces interactúan tan íntimamente. Tal interacción surge cuando ésta se inunda anualmente (Gerking, 1994).

El análisis de los datos obtenidos en el estudio demostró un espectro alimentario bastante rico y diversificado en cuanto al origen y tipo de las presas, constituido por un alto número de ítems alimentarios. *T. angulatus* se ha adaptado para incluir en su dieta material originado a partir de los bosques laterales a las masas de agua, el que se le hace disponible en gran cantidad durante las crecidas, que caracterizan a casi todos los ríos y lagunas de la llanura hidrográfica amazónica.

La dieta de varias especies de teleósteos pertenecientes a la familia Characidae incluyen plantas como partes dominantes (Gerking, 1994). Goulding (1980) clasificó a los adultos de *T. angulatus* como peces principalmente vegetarianos, que incluyen cantidades significativas de alimentos animales en su dieta. Los resultados de este estudio indican que tal clasificación, solo es aplicable a ciertas estaciones del año (i.e. la creciente), no siendo posible describir ecológicamente bajo un único término los hábitos alimentarios de esta especie, aun cuando se examinaron solo especímenes adultos, con lo que factores ontogenéticos no afectarían la interpretación de los resultados. Aun en adultos de *T. angulatus* es posible encontrar cambios de hábito profundos. La especie podría ser descrita como un generalista, dado el amplio espectro de ítems presa que explota y la heterogeneidad de los hábitats donde estas presas se encuentran, pero durante las crecidas de los ríos se comporta como un oportunista, tomando ventaja de fuentes alimentarias que ocurren de manera estacional.

La dieta de *T. angulatus* comprende casi exclusivamente alimentos de origen alóctono, pero la cantidad y calidad biológica de estos varía con las estaciones. Dentro de los ítems de origen vegetal, se observa una tendencia a consumir alimentos de tipo frutal hacia la creciente, mientras que durante las estaciones de vaciante, el material vegetal alóctono predominante es de naturaleza foliar y/o reproductiva, tales como hojas y flores. La alta ocurrencia de frutos puede estar relacionada con la inhibición del crecimiento para un número alto de especies arbóreas durante las inundaciones, lo que promueve la dehiscencia y la defoliación (Nebel *et al.* 2000). También está ligada a que los tiempos de infrutescencia de gran cantidad de árboles frutales, suelen coincidir con las épocas de creciente (Junk *et al.* 1997) (Wright *et al.* 1999). Al principio de la época de inundación, *T. angulatus* se alimentó en gran parte de las flores de *Bactris* sp. lo que, al igual que en el caso anterior, es un efecto de la coincidencia de su florecimiento con el inicio de la creciente. Durante la vaciante también la consumió, pero en cantidad menor, probablemente debido a que la mayor parte de las flores cayeron sobre tierra. Adicionalmente, con respecto a este mismo ítem presa, durante el segundo muestreo de la estación de media creciente se observó una disminución de su importancia relativa, coincidente con la presencia en la dieta de los primeros indicios de la fruta de *Bactris* sp. La alta ingesta de este tipo de alimento es dada por la biomasa, por la abundancia y por el contenido nutritivo y energético de las cosechas de estas especies vegetales (Goulding, 1980). Las palmas de *Bactris* sp. son muy abundantes en la zona de estudio y rinden cosechas relativamente grandes, pero su contenido energético es desconocido. Waldhoff *et al.* (1994), analizó el valor nutricional de frutas y semillas de varias especies vegetales, concluyendo que estas eran una fuente de alimento satisfactoria para los peces. Sería lógico pensar que durante la corta creciente, los peces deben escoger aquellas frutas y semillas de mayor calidad, dentro de los límites de competencia y partición de recursos, con otra taxa de peces que consumen el mismo alimento (Goulding, 1980).

De esto puede deducirse que *T. angulatus* desarrolla una preferencia sobre cada tipo de alimento. Por ende, de los alimentos disponibles en un tiempo dado, explotaría el alimento más «rentable» en términos de abundancia hasta que lo agota, el alimento desaparezca, o, como probablemente en este caso, aparezca(n) otro(s) que ofrezca(n) mayor ventaja (Goulding, 1980) (Gerking, 1994). Así durante la creciente *T. angulatus* se inclinó por consumir insectos, en especial hormigas que caen al agua desde el dosel verde. Opuestamente, durante la vaciante estas se tornaron ausentes, concorde a la ausencia de su hábitat preferido. Su contribución relativamente baja durante la inundación (aproximadamente la quinta parte de la dieta), puede explicarse por el peso o el tamaño de este ítem. Goulding (1980) explica que presuntamente tales invertebrados no están en cantidad suficiente para llenar los estómagos, al contrario de las frutas o las semillas. López (1998) reportó un mayor espectro trófico para *T. angulatus* muestreados solo durante la vaciante, pero tal estudio comprendió un rango de tallas más amplio,

donde la mayoría de los especímenes correspondieron a individuos juveniles (bajo los 14 cm LS). López (1998) y Almeida (1984) muestran una especie omnívora que se alimenta en gran parte de vegetales terrestres e insectos, a medida que alcanza tallas más grandes (sobre los 15 cm LS). Este último autor encontró que durante la creciente se produce un aumento considerable en el consumo tanto de material vegetal como animal del bosque inundado, en particular frutos de *Cecropia* sp. (Moraceae) e insectos de la familia Hymenoptera, principalmente hormigas, atribuyendo la aparición de estas últimas a la caída de ramas, troncos y frutos de los árboles, sobre los cuales forman «colonias flotantes». Durante la vaciante, Almeida (1984) indica alto consumo de material autóctono (ninfas de Ephemeroptera, peces, algas y gramíneas acuáticas), atribuyéndolo a la elevada producción primaria y secundaria que se daba en la laguna donde efectuó su estudio. Goulding (1980) encontró, al igual que en este estudio, que la mayor parte de la dieta, tanto en la creciente como en la vaciante, estaba constituida por material vegetal autóctono, y además encontró la misma tendencia de consumo de alimentos del tipo frutal en la creciente, acompañado de un mayor consumo en número y diversidad de insectos (principalmente coleópteros). Contrariamente, durante la vaciante, su estudio demostró mayor consumo de material vegetal del tipo foliar o floral.

Se puede deducir que la oferta de alimento, si bien fue muy variable cualitativamente hablando, estuvo siempre disponible, manifestado por el hecho de que estas especies continuaron alimentándose durante la época de sequía. Ítems alimentarios tanto de la superficie como del fondo fueron en ocasiones encontrados simultáneamente en los estómagos, por lo que aparentemente, con respecto al alimento, la especie no estaría ligada exclusivamente a un tipo de hábitat dentro de la laguna. Tal flexibilidad en la selección del alimento y alta movilidad, son necesarias en el cambiante ambiente ribereño y de llanura inundable, para así garantizar la explotación óptima de los recursos disponibles en ésta (Goulding, 1980).

En conclusión, la dieta de los adultos de *Triportheus angulatus* la componen en su mayor parte alimentos originados a partir de fuentes exógenas al sistema acuático que habitan, existiendo alta variabilidad con respecto a las especies vegetales que consumen, demostrando ser principalmente herbívoros autóctonos durante todo el año. No obstante, la crecida de los ríos amazónicos les permite aprovechar de una oferta ampliada de alimentos, en la que es posible apreciar una tendencia al consumo de presas de origen animal, convirtiéndolos en carnívoros autóctonos.

5. AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la cooperación desinteresada del Departamento de Asuntos Ambientales y Seguridad Industrial de Pluspetrol Perú Corporation, que entregó todo el apoyo logístico para la realización del presente estudio. También desean agradecer en forma especial a los pescadores del pueblo de Pavayacu, por su invaluable ayuda en las tareas de muestreo.

6. BIBLIOGRAFÍA

- ALMEIDA, R. G. 1984. Biología alimentar de tres especies de *Triportheus* (Pisces: Characoidei: Characidae) do lago do Castanho, Amazonas. *Acta Amazónica* 14 (1-2): 48-76.
- BERG, J. 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology* 50: 263-273.
- CORTÉS, E. 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 726-738.
- CROW, M. E. 1979. Multivariate statistical analysis of stomach contents. pp: 87-96. In: *Fish food habit studies: Proceedings of the second pacific northwest technical workshop*. S.J. LIPOVSKY & C. A. SIMENSTAD Editors. Washington Sea Grant publication, Washington Sea Grant Program. University of Washington, Seattle, Washington.

- CROW, M. E. 1982. Some statistical techniques for analyzing the stomach contents of fish. pp: 8-15. *In: Fish food habit studies: Proceedings of the third pacific northwest technical workshop*. G. M. Cailliet & C. A. Simenstad Editors. Washington Sea Grant publication, Washington Sea Grant Program. University of Washington, Seattle, Washington.
- EDMONDSON, W. T. & WINBERG G. G. 1971. *A manual of methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. IBP Handbook N° 17. Blackwell Scientific Publications. Oxford and Edinburgh. 320p.
- GALVIS, G., J. I. MOJÍA, & RODRÍGUEZ F. 1989. *Estudio ecológico de una laguna de desborde del Río Metica*. Fondo FEN Colombia; Universidad Nacional de Colombia. 164p.
- GERKING, S. D. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic Press. 416p.
- GOULDING, M. 1980. *The fishes and the forest: Explorations in amazonian natural history*. University of California Press. 280p.
- GOULDING, M. 1981. *Man and fisheries on an amazon frontier*. Developments in hydrobiology 4. Dr. W. Junk Publishers. The Hague-Boston-London. 137p.
- GOULDING, M., CARVALHO M. L. & FERREIRA E. G. 1988. *Rio Negro: rich life in poor water*. SPB Academic publishing. 200p.
- HYSLOP, E. J. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- INRENA, 1999. Mapa Forestal del Perú, escala 1:1000000, Instituto Nacional de Recursos Naturales, Lima – Perú.
- JUNK, W. J., SOARES G. M., & SAINT PAUL U. 1997. The Fish. p. 385-408. *En: Junk, W.J. (ed): The Central Amazonian floodplain: Ecology of a pulsing system*. Ecological Studies, Vol. 126, Springer Verlag Berlin.
- KNOPPEL, H. A. 1970. Food of central amazonian fishes: contribution to the nutrient ecology of amazonian rainforest streams. *Amazoniana* 2 (3): 257-352.
- KNOPPEL, H. A. 1972. Zur nahrung tropischer Süßwasserfische aus Südamerika. *Amazoniana* 3 (2): 231-246.
- LÓPEZ, E. N. 1998. *Biología alimentaria de Triportheus angulatus (Spix, 1829) (Pisces: Characidae) «Sardina» en Yarinacocha-Ucayali durante la época de vaciante*. Tesis de Licenciatura en Biología, Universidad Nacional Federico Villarreal, Lima, Perú. 84p.
- LOWE-McCONNEL, J. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, London. 382p.
- NEBEL, G., GRADSTED J. & VEGAA. S. 2000. Depósito de detrito, biomasa y producción primaria neta en los bosques de la llanura aluvial inundable de la amazonía peruana. *Folia Amazónica* 11(2): 41-63.
- NIKOLSKY, G. V. 1963. *The ecology of fishes*. Academic Press London-New York. 352p.
- PINKAS, L., OLIPHANT M. S. & IVERSON L. K. 1971. Food Habits of Albacore, Bluefin Tuna, and Bonito in California waters. *California fish and game, Fish Bulletin* 152: 1-82.
- RUSSELL-HUNTER, W.D. 1970. *Productividad Acuática*. Editorial Acribia. Zaragoza, España. 330p.

- SOKAL, R. S. & ROHLF F. J. 1995. *Biometry*. Third edition, W.H. Freeman and Company. 887p.
- TELLO, J. S., MONTREUIL V. H., MACO J. T., ISMIÑO R. A., & SÁNCHEZ H. 1992 Bioecología de peces de importancia económica de la parte inferior de los ríos Ucayali y Marañón – Perú. *Folia Amazónica* 4 (2): 75-88.
- UNAP-PLUSPETROL. 1997. *Estudio hidrobiológico del Río Corrientes: Informe final*. Convenio Universidad Nacional de la Amazonía Peruana - Pluspetrol. 61p.
- VILLAREJO, A. 1988. *Así es la selva*. Centro de Estudios Teológicos de la Amazonía (CETA) 330p.
- WALDHOFF, D., SAINT-PAUL U. & FURCH B. 1994. Value of fruits and seeds from the floodplain forests of Central Amazonia as food resource for fish. *Ecotropica* 2: 143-156.
- WELCOMME, R. L. 1985. River fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper* (262): 330 pp.
- WOOTTON, R. J. 1992. *Fish ecology*. Chapman and Hall. 203p.
- WRIGHT, J. S., CARRASCO C., CALDERÓN O. & PATON Y. S. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology*, 80 (5): 1632-1647.
- ZARET, T. & RAND A. S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52 (2): 336-342.

NOTA TÉCNICA

TRANSPORTE DE LARVAS Y POSTLARVAS DE «GAMITANA»

Colossoma macropomum (CUVIER, 1818), «BOQUICHICO» *Prochilodus nigricans* (AGASSIZ, 1829) Y EL HÍBRIDO «PACOTANA»
(*P. brachypomus* ♀ x *C. macropomum* ♂)

LARVAE AND POST LARVAE TRANSPORTATION OF «GAMITANA» *Colossoma macropomum* (CUVIER, 1818), «BOQUICHICO» *Prochilodus nigricans* (AGASSIZ, 1829) AND THE HYBRID «PACOTANA» (*P. brachypomus* ♀ x *C. macropomum* ♂)

Gilberto Ubaldo Ascón Dionicio¹ y Carlos Álvarez Janampa²

RESUMEN

El presente trabajo describe un novedoso procedimiento para el transporte de larvas y post-larvas de las especies «gamitana» *Colossoma macropomum*, «boquichico» *Prochilodus nigricans* y el híbrido «pacotana» (*P. Brachypomus* ♀ x *C. macropomum* ♂), realizado en el laboratorio del IIAP-San Martín, durante los años 2003 y 2004.

El transporte se hizo utilizando bolsas de polietileno de 50 cm x 74 cm, colocadas dentro de baldes de material plástico de 18 litros. A estos recipientes se les agregó entre 6 a 8 litros de agua y el espacio restante fue llenado con oxígeno; cada envase contenía 3000 larvas/litro y entre 1000 a 1500 postlarvas/litro, los tiempos de transporte fueron de 4 h para las larvas y entre 7 h a 53 h para las postlarvas, enviadas a diferentes lugares del país.

Los resultados nos muestran que el mayor porcentaje de mortalidad fue de 20% y se presentó cuando se transportaron 1,500 postlarvas/litro con un tiempo de duración de 53 h. El menor porcentaje de mortalidad en postlarvas fue del 2%, y para el caso de las larvas no hubo mortalidad.

Palabras Clave: Laboratorio, larvas y post-larvas, San Martín, *Colossoma marocpomum*, *Prochilodus nigricans*, pacotana, híbrido.

ABSTRACT

The present work describes a innovative procedure for larvae and postlarvae transportation of the species gamitana *Colossoma macropomum*, boquichico *Prochilodus nigricans* and the hybrid «pacotana» (*P. Brachypomus* ♀ x *C. macropomum* ♂), realized at IIAP San Martín laboratory, during the years 2003 and 2004.

Transportation was done using double polyethylene bags of 50 cm x 74 cm placed in plastic buckets of 18 litres, filled with between 6 to 8 litres of water and the rest of space filled with oxygen. Each bucket contained 3000 larvae/litre and 1000 to 1500 postlarvae/litre. The shipment was sent to different parts of the country and transportation time was: 4 h for larvae and 7 h to 53 h for postlarvae.

1 Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruan, IIAP-San Martín. Correo electrónico: iiapsm@iiap.org.pe; ascondionicio@yahoo.com

2 Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruan, IIAP-Tingo María. Correo electrónico: carlos_alvarezjanampa@yahoo.es

Results indicated that the higher mortality percentage was 20% for the shipment of 1500 postlarvas/litre and 53 h transportation time. The lower mortality percentage was 2% for postlarvae there was no mortality for larvae.

Keywords: Laboratory, larvae and postlarvae, San Martín, transport, *Colossoma macropomum*, *Prochilodus nigricans*, pacotana, hybrid

1. INTRODUCCIÓN

En la piscicultura, el transporte de peces juega un papel importante y trascendente. Por lo tanto se debe orientar todos los cuidados posibles en el transporte de larvas, postlarvas y alevinos, teniendo en cuenta que el éxito en el transporte de estos organismos depende de la forma como hayan sido preparados.

Para el transporte de los peces se debe tener en consideración los factores que influyen directa e indirectamente en la fisiología del pez, como temperatura del agua, oxígeno, amoníaco, tamaño de los peces, tiempo de transporte y manipuleo. Siendo de exigencia principal el oxígeno y la temperatura.

Se conoce que el contenido y la capacidad de disolución del oxígeno en el agua es mayor cuanto menor sea la temperatura. Asimismo, la exigencia y consumo de oxígeno de los peces son significativamente mayores en agua caliente que en agua fría; por este motivo es más delicado transportar peces en aguas calientes (Woynarovich & Horvath, 1981).

Por su parte, Ono & Kubitz (1997) manifiestan que el transporte de peces dentro y fuera de las piscigranjas es una rutina que implica un costo considerable a los propietarios y transportadores de peces; por lo tanto, es necesario conocer los diferentes parámetros físicos y químicos del agua, así como los aspectos fisiológicos del pez que se debe transportar; indicando, por ejemplo que por cada elevación de 2°C de temperatura por encima de 25°C la carga o densidad/litro para especies tropicales debe ser disminuida en un 15%.

Teniendo en cuenta la implicancia de los diferentes factores en el transporte de peces, el presente trabajo pretende contribuir con una tecnología novedosa sobre transporte de larvas y postlarvas de las especies «gamitana», «boquichico» y el híbrido «pacotana».

2. MATERIAL Y MÉTODO

Las larvas y postlarvas utilizadas en el estudio procedieron del Laboratorio de Reproducción Artificial del IIAP-SM, ubicado en la Piscigranja Cacatachi de la UNSM, y los eventos de transporte fueron realizados en el primer y cuarto trimestre de los años 2003 y 2004, respectivamente.

Las larvas y postlarvas de las especies «gamitana» *Colossoma macropomum*, «pacotana» (*Piaractus brachipomus* hembra x *Colossoma macropomum* macho) y «boquichico» *Prochilodus nigricans*, fueron transportadas, de 2 ó 3 días de nacidas, y de 8 a 10 días de vida, respectivamente, a los siguientes lugares: Tocache, Pucallpa, Iquitos, Santa María de Nieva, Puerto Maldonado, Bellavista y Yurimaguas; por vía terrestre y aérea.

Tanto larvas como postlarvas fueron retiradas directamente de las incubadoras o artesas a baldes colectores mediante sifón; luego, previo conteo, fueron colocadas en doble bolsa de polietileno de 50cm x 74cm, dentro de baldes de material plástico de 18 litros de capacidad; a estos recipientes se colocó entre 6 a 8 litros de agua y el espacio restante fue llenado con oxígeno, para luego amarrar la boca de las bolsas con ligas. Finalmente, los baldes eran apilados uno sobre otro previamente tapados.

Dos horas previas al transporte, las postlarvas fueron alimentadas ad libitum con nauplios de *Artemia* o zooplankton a base de cladóceros y rotíferos producidos en estanques de tierra.

Cuadro N° 1. Transporte de larvas y postlarvas durante los años 2003 y 2004.

Destino	Tipo de Transporte	Especie	Total de larvas o postlarvas	Tiempo (horas)	N° de larvas postlarvas/litro	Sobrevivencia (%)	Mortalidad (%)
Sta. María Nieva	Terrestre	gamitana	400000	22	1000 postlarvas	98	2
Tocache	Terrestre	gamitana	25000	12	1500 postlarvas	95	5
Puerto Maldonado	Aéreo	gamitana	330000	53	1500 postlarvas	80	20
Iquitos	Aéreo	pacotana	250000	5	1000 postlarvas	100	0
Pucallpa	Aéreo	gamitana	360000	4	3000 larvas	100	0
Bellavista	Terrestre	gamitana	310000	4	3000 larvas	100	0
Yurimaguas	Terrestre	gamitana	300000	7	1500 postlarvas	90	10
		pacotana	250000	7	1500 postlarvas	95	5
Bellavista	Terrestre	boquich.	35000	5	1000 postlarvas	90	10

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En este trabajo se muestran los resultados del transporte de larvas y postlarvas de gamitana, pacotana y boquichico.

Los resultados de los diferentes envíos nos muestran que el mayor porcentaje de mortalidad (20%) se presentó cuando se enviaron 1,500 postlarvas/litro de agua con destino a Puerto Maldonado; esto se debió al prolongado tiempo de transporte al que fueron sometidas dichas postlarvas. Las mortalidades de 10% registrados para Yurimaguas y Bellavista, podrían haber sido producto del manipuleo, principalmente de «boquichico», que es una especie más sensible que «gamitana» y «pacotana» (Ascón, 1992). Sin embargo, se considera que estos porcentajes de mortalidad, excepto el de 20%, están dentro del límite permisible en el transporte de larvas y postlarvas.

Los peces al estado de larvas y postlarvas son muy delicados, por esta razón se debe realizar el menor manipuleo posible antes de ser embalados, durante el transporte y en el momento de la recepción o desembarque (Woynarovich, 1988) (Ono & Kubitz, 1997). En nuestro caso, larvas y postlarvas fueron colectadas directamente de las incubadoras o artesas a baldes colectores mediante sifón; luego, previo conteo, fueron colocadas en los recipientes (bolsas + baldes + oxígeno) de transporte, evitando de esta manera mortalidades por encima de las registradas en el Cuadro N° 1.

Los baldes, como recipientes de transporte, se vienen utilizando por varios años. No obstante presentar bajo aislamiento térmico, han dado excelentes resultados para el transporte en esta fase de los peces en mención. Sin embargo, Bocek (2003) manifiesta que de acuerdo a la realidad donde se opere, pueden ser usados otros tipos de recipientes como: vasijas de cerámica o metal, baldes de metal, cajas de tecnopor (poliestireno), jarras o cualquier recipiente limpio a prueba de agua.

La tolerancia al transporte está íntimamente relacionada al tamaño del pez. Tal es así que las larvas y postlarvas son más sensibles al transporte que los alevinos o peces adultos, excepto reproductores que también requieren un cuidado especial (Ono & Kubitz, 1997). En nuestro caso, tanto larvas como postlarvas mostraron una alta tolerancia al transporte. Obviamente, para ello es necesario manejar otros parámetros que afectan directamente el equilibrio fisiológico de los peces como temperatura y oxígeno, considerados como los más importantes en el transporte de peces; autores como Pinheiro & Da Silva (1988), Ono & Kubitz (1997) y Woynarovich (1988) manifiestan que dichos parámetros deben oscilar entre 24°C a 27°C y entre 6.0 mg/l a 8 mg/l de oxígeno. Los registros de estos parámetros en los envíos realizados, estuvieron dentro de estos rangos. (Cuadro N° 2).

Otro aspecto importante que se tuvo en cuenta fue la utilización de agua exenta de partículas en suspensión como arcilla y limo, evitando así la adhesión de estas al epitelio branquial en formación y la piel. De esta forma se garantizó el proceso de respiración.

Los peces recién eclosionados (larvas) se mueven lentamente y tienen un saco vitelino que les provee de alimento suficiente de 24 horas a 5 días, dependiendo de la especie. (Alcántara, 1983) (Saldaña & Ascón 1986) (Woynarovich & Horvath, 1981). Por esta razón se considera que en esta fase se tendrían ventajas frente a las postlarvas, siempre y cuando en su destino final cuenten con la tecnología sobre el levante de larvas a postlarvas.

Woynarovich (1988) también afirma que las larvas de «gamitana» tienen más exigencia de oxígeno o más alta sensibilidad a las concentraciones de metabolitos, que larvas de otros peces como carpa común, carpa plateada, o a los estadios de alevinos. Al respecto, se ha podido comprobar que con tenores de oxígeno entre 5 a 8 mg/l se lograron porcentajes mayores al 90% de sobrevivencia, tanto para la fase de larvas como para la fase de postlarvas.

El presente trabajo nos permite afirmar que si bien las larvas y postlarvas son más exigentes a los parámetros físicos, químicos y manipuleo, su transporte implica menor tiempo en el embalaje y menores costos de transporte que cuando se transporta como alevinos.

Cuadro N° 2. Parámetros físicos y químicos del agua utilizada en el transporte de larvas y postlarvas.

PARÁMETROS	VALORES
Temperatura (°C)	25-27
Oxígeno (mg/l)	5.0-8.0
pH	6.5 – 8.0
CO ₂ (mg/l)	0 – 0.2
Dureza total (mg/l)	70
Alcalinidad total (mg/l)	50

Sobre los registros físico-químicos, Senhorini (1995) recomienda que para una adecuada supervivencia en el transporte de larvas en *Piaractus mesopotamicus*, especie parecida a *C. Macropomum*, deben ser de 23.7°C a 28.1°C, mayor de 3 mg/l de O₂, con pH de 6.7 y una alcalinidad y dureza total por encima de los 20 mg/l. Registros similares fueron obtenidos. Ver Cuadro N° 2.

4. CONCLUSIONES

El máximo tiempo de transporte no debe superar las 50 horas con las densidades utilizadas; de lo contrario se tendrían porcentajes de mortalidad mayores al 20%. En todo caso, se puede disminuir el número de larvas o postlarvas/recipiente; sin embargo, se incrementarían los costos de transporte.

Los registros físico-químicos del agua nos indican que fueron adecuados para el transporte de larvas y postlarvas de las especies gamitana, pacotana y boquichico.

El presente trabajo nos permite afirmar que el transporte de larvas y postlarvas implica menor tiempo en el embalaje y menores costos de transporte que cuando se realiza con alevinos.

5. BIBLIOGRAFÍA

ALCÁNTARA, F. 1983. Contribución al estudio de la reproducción inducida de «gamitana» *Colossoma macropomum*. IMARPE, Iquitos. Perú.

ASCÓN, G. 1992. Reproducción inducida de «Boquichico» *Prochilodus nigricans* con Gn-RH(a) en San Martín-Perú. Folia Amazónica Vol. 4 (2): 95-102.

- BOCEK, A. 2003. International Center for Aquaculture. Auburn University, Alabama, USA.
- ONO, A. & KUBITZA, F. 1997. Técnicas de transporte de peixes. Piracicaba, SP, Brasil.
- PINHEIRO, J.L. & DA SILVA N.M.C. 1988. Transporte de Alevinos e Larvas. Ministerio da Irrigação CODEVASF.
- SALDAÑA, G. & ASCÓN, G. 1986. Ensayo de reproducción inducida de «gamitana» *Colossoma macropomum* (CUVIER, 1818), con Gonadotropina Coriónica Humana, Rev. HIDROBIOS (1): 1-12.
- SENHORINE, J.A. 1995. Desenvolvimento larval do «pacu» *Piaractus mesopotamicus* HOLMBERG 1887 (Pisces Characidae) em viveiros. Tese Doutorado, Instituto de Biociencias, Universidad Estadual Paulista, Brasil.
- WOYNAROVICH, E. & L. HORVATH, L. 1981. Propagação artificial de peces de águas templadas, Manual para Extensionistas, FAO. Doc. Tec. Pesca, (201).
- WOYNAROVICH, E. 1988. TAMBAQUI e PIRAPITINGA; Propagação artificial e criação de elvinos, 3ra Edição. Ministerio da Irrigação CODEVASF.

NORMAS EDITORIALES PARA LA PUBLICACIÓN DE ARTÍCULOS CIENTÍFICOS EN *FOLIA AMAZÓNICA*

1. INFORMACIÓN GENERAL

1.1. Objetivo

Folia Amazónica es la revista institucional multidisciplinaria del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana-IIAP. El objetivo de la revista es ser el medio principal de difusión del conocimiento científico–tecnológico, así como impulsar el conocimiento y valoración de la biodiversidad, su potencial económico, industrial y cultural, para que sirva de apoyo al desarrollo sostenible, en beneficio de las sociedades amazónicas peruanas y de la humanidad. Folia Amazónica recibe dos tipos de contribuciones: artículos científicos y avances de investigación.

Las contribuciones pueden ser inéditas en el idioma oficial de la revista (español), además deberán ser relevantes en cuanto a la misión del IIAP, así como pertinentes de acuerdo a un análisis contextual en la región.

1.2. Características generales

Título:	Folia Amazónica
Registro:	ISSN 1018-5674
Abreviatura:	Fol. Amazon.
Dimensiones:	18.5 x 26.5 cm
Periodicidad:	Semestral
Tiraje:	500/1000 ejemplares

2. NORMAS GENERALES PARA LA PRESENTACIÓN DE ARTÍCULOS

2.1. Categorías de las contribuciones

Folia Amazónica, reúne artículos inéditos en el idioma oficial e informaciones científicas novedosas y pertinentes sobre la Amazonía peruana. Los artículos publicados en Folia Amazónica cubren temas sobre: biodiversidad, ecosistemas acuáticos y terrestres, ordenamiento ambiental, aspectos sociales, ecología, salud, educación, antropología y otros, referidos a la Amazonía peruana en su conjunto.

2.2. Redacción y estilo

Los trabajos se publican en español, pudiendo aceptarse en otros idiomas previa opinión del Comité Editorial. Se fomenta el uso del lenguaje inclusivo por género, etnia, edad, origen nacional, impedimento y otras características sociodemográficas (cuya descripción debe ser lo más clara y concisa posible).

2.3. Presentación de los trabajos

Los trabajos deben ser enviados en original y dos copias, doble espacio, márgenes de 3 cm, versión electrónica en *diskette* o disco compacto, fuente Tahoma, tamaño 11. Una página adicional debe ser presentada como cubierta, conteniendo lo siguiente:

- Título del artículo
- Nombre y direcciones de los autores
- Nombre, dirección, correo electrónico, teléfono y fax del autor responsable de la correspondencia
- Resumen, no mayor de 250 palabras
- Los trabajos deben incluir las siguientes secciones: título en español e inglés, autor(es), resumen en español e inglés, palabras clave en ambos idiomas, introducción, materiales y métodos, resultados, discusión, agradecimiento (opcional), bibliografía, tablas e ilustraciones.

2.4 Título

Debe ser objetivo, descriptivo y reflejar de manera clara y precisa el contenido del trabajo. Debe estar escrito en español e inglés, en negrita y centrado. No debe contener nombres científicos abreviados si no han sido mencionados previamente.

2.5 Autor(es), coautor(es)

Debe anotarse nombre(s) y apellido(s) como suele usarlos el autor, en orden de aporte real y no alfabéticamente.

No se consignarán cargos, grados ni títulos; sólo la especialidad. En el caso de tesis, se indicará el área de la tesis.

Se indicará con asteriscos en pie de página la institución dónde labora o investiga el autor, con la dirección (código postal, ciudad, país y correo electrónico).

2.6 Resumen (abstract)

Debe ser redactado en español e inglés, de manera breve, precisa y clara, con un máximo de 250 palabras, pero no menor de 100 palabras. Sólo registrará la información que aparece en el texto.

2.7 Palabras clave (keywords)

Se anotará de tres a diez palabras, en español e inglés, que indiquen los tópicos generales que comprende el trabajo, cuyo fin es servir de descriptores para bibliotecas.

2.8 Introducción

Deberá ser concisa y explicar claramente el objetivo, la originalidad, pertinencia y su relación con otros trabajos de materias afines.

2.9 Material y método

Los materiales deberán ser descritos en forma concisa y precisa; igualmente los métodos deben ser breves y claros para facilitar la réplica del trabajo. Procedimientos y técnicas ya publicados deben ser citados. Evitar lista de materiales. La descripción del área de estudio debe ser descrita en esta sección, si es aplicable.

2.10 Resultados

Serán expuestos en una secuencia lógica, con ayuda de cuadros y figuras que, objetivamente, aclaren el texto o reemplacen, en forma concreta y directa, lo que podría expresarse en palabras. No deben ser una repetición de la sección Material y Método.

Asimismo, no deben incluirse figuras o gráficos cuyos datos se repiten en los cuadros. Si existe un análisis espacial, es necesario georreferenciar e incluir escalas, proyecciones y nombres (topónimos) que ayuden a su identificación.

2.11 Discusión y conclusión

Debe estar orientada a la interpretación de los resultados estableciendo relaciones causa-efecto y relación con principios, teorías y leyes. Se debe cerrar esta sección con las conclusiones o propuestas en el último o los últimos párrafos.

2.12 Agradecimiento

Este ítem es opcional. Deberá ser tan directo y breve como sea posible y cuando formalmente se justifique.

Se citará sólo a los colaboradores que realmente ayudaron en la ejecución del trabajo.

2.13 Bibliografía

Será anotada la que se cite en el artículo. Se consignará por autores, en orden alfabético, y en orden cronológico cuando pertenece a un mismo autor (ver en anexo normas y ejemplos). Toda citación en el texto deberá estar en esta sección y viceversa.

2.14 Referencias bibliográficas citadas en el texto

Deben seguir la forma: autor, año. Si se cita dos o más obras de un autor de un mismo año, se distinguirán añadiendo una letra minúscula al año, ésta corresponderá a la obra que se desea citar. Si se trata de más de dos autores, después del primer autor seguirá *et al.* y el año entre paréntesis sin comas (Kalliola *et al.* 2000). Cuando se mencionen varios artículos del mismo autor, presentarlos cronológicamente (Kalliola 1999; 2001; 2003). En las citas con dos autores usar el símbolo & en vez del «y» en cualquier idioma (Kalliola & Beuzeville, 2000).

2.15 Cuadros e ilustraciones

Deben ser incluidos en hojas separadas numeradas en arábigos. Su ubicación en el artículo debe ser mencionada en el mismo o con nota al margen. Los cuadros deben ser simples y los datos serán dispuestos de tal modo que el lector los entienda claramente sin recurrir al texto. Debe tenerse cuidado de que el material que se presenta en los cuadros no se repita en el texto ni en las figuras. Los datos numéricos extensos pueden generalmente simplificarse mediante el uso de técnicas estadísticas adecuadas.

Las ilustraciones comprenden: dibujos, fotografías y gráficos. Los dibujos se harán con tinta china o similar en papel canson.

Las fotografías, con un buen contraste y resolución, se deben enviar las fotos originales.

Asimismo, se debe incluir el nombre de quién tomo la foto y a quién pertenecen los derechos de autor (Foto: José Álvarez, © Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana); también debe incluir el año, el lugar y una pequeña descripción del contenido.

Fotografía digital también es aceptable si tiene una resolución mínima de 3 mega píxeles (2048 X 1536 píxeles), incluyendo los mismos atributos descritos anteriormente.

El tipo de gráficos empleados deberán ser coherentes con la información que se intenta mostrar, por ejemplo, un gráfico circular muestra el tamaño proporcional de los elementos que conforman una serie de datos en función de la suma de los elementos.

Siempre mostrará una única serie de datos y es útil cuando se desea destacar un elemento significativo. Además, los gráficos deberán ser en blanco y negro y contrastar con matices de grises y tramas.

Anexo

NORMAS Y EJEMPLOS DE REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Artículos en Revistas

Halpern SD, Ubel PA, Caplan AL. Solid-organ transplantation in HIV-infected patients. *N Engl J Med.* 2002 Jul 25;347(4):284-7.

Rose ME, Huerbin MB, Melick J, Marion DW, Palmer AM, Schiding JK, et al. Regulation of interstitial excitatory amino acid concentrations after cortical contusion injury. *Brain Res.* 2002;935(1-2):40-6.

Libros y otras monografías

Murray PR, Rosenthal KS, Kobayashi GS, Pfaller MA. *Medical microbiology.* 4th ed. St. Louis: Mosby; 2002.

Royal Adelaide Hospital; University of Adelaide, Department of Clinical Nursing. *Compendium of nursing research and practice development, 1999-2000.* Adelaide (Australia): Adelaide University; 2001.

- **Capítulo en libro**

Meltzer PS, Kallioniemi A, Trent JM. Chromosome alterations in human solid tumors. In: Vogelstein B, Kinzler KW, editors. *The genetic basis of human cancer.* New York: McGraw-Hill; 2002. p. 93-113.

- **Informe Técnico o Científico**

Russell ML, Goth-Goldstein R, Apte MG, Fisk WJ. Method for measuring the size distribution of airborne Rhinovirus. Berkeley (CA): Lawrence Berkeley National Laboratory, Environmental Energy Technologies Division; 2002 Jan. Report No.: LBNL49574. Contract No.: DEAC0376SF00098. Sponsored by the Department of Energy.

Tesis

Borkowski MM. *Infant sleep and feeding: a telephone survey of Hispanic Americans [thesis].* Mount Pleasant (MI): Central Michigan University; 2002.

Material Audiovisual

Chason KW, Sallustio S. *Hospital preparedness for bioterrorism [videocassette].* Secaucus (NJ): Network for Continuing Medical Education; 2002.

Material en Soporte Electrónico

- **CD-ROM**

Anderson SC, Poulsen KB. *Anderson's electronic atlas of hematology [CD-ROM].* Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins; 2002.

- **Artículo de revista en Internet**

Abood S. Quality improvement initiative in nursing homes: the ANA acts in an advisory role. Am J Nurs [serial on the internet]. 2002 Jun [consultado 12 ago. 2002];102(6):[cerca 3 p.]. Disponible en: <http://www.nursingworld.org/AJN/2002/june/Wawatch.htm>

- **Monografía en Internet**

Foley KM, Gelband H, editors. Improving palliative care for cancer [monograph on the internet]. Washington: National Academy Press; 2001 [consultada 9 jul. 2002]. Disponible en: <http://www.nap.edu/books/0309074029/html/>.

- **Sitio Web**

Cancer-Pain.org [página web en Internet]. New York: Association of Cancer Online Resources, Inc.; c2000-01 [actualizada 16 mayo 2002; consultada 8 jul. 2002]. Disponible en: <http://www.cancer-pain.org/>.

- **Parte de una homepage/Web site**

American Medical Association [página web en Internet]. Chicago: The Association; c1995-2002 [actualizada 23 ago. 2001; consultada 12 ago. 2002]. AMA Office of Group Practice Liaison; [2 pantallas]. Disponible en: <http://www.ama-assn.org/ama/pub/category/1736.html>

- **Base de Datos en Internet**

Who's Certified [base de datos en Internet]. Evanston (IL): The American Board of Medical Specialists. c2000 - [consultado 8 mar. 2001]. Disponible en: <http://www.abms.org/newsearch.asp>

Versión abreviada de:

Uniform Requirements for Manuscripts Submitted to Biomedical Journals: Sample References. [página web en Internet] [Actualizada 15 jun. 2005; consultada 16 nov. 2005] Disponible en: http://www.nlm.nih.gov/bsd/uniform_requirements.html



FOLIAAMAZÓNICA – IIAP

ISSN: 1018-5674

SUSCRIPCIÓN ANUAL*/ANNUAL SUSSCRIPTION*

	NACIONAL/ LOCAL	AMÉRICA	RESTO DEL MUNDO
PERSONAL	US\$ 20	US\$ 25	US\$ 35
INSTITUCIONAL	US\$ 30	US\$ 35	US\$ 45

FORMA DE PAGO/PAYMENT

- Contado
- Master Card
- Visa
- Transferencia Bancaria

• **Enviar el pago a la cuenta:**

Nuevos Soles S/. Bco. Interbank = 740-821776-7
Dollars US\$ Bco. de Crédito = 390-1059267168

SOLICITANTE

- Nombre : _____
- Dirección : _____
- Institución : _____
- Dirección : _____

INFORMES

Área de Publicaciones

Av. Abelardo Quiñones km 2.5
Apartado Aéreo 784 Iquitos – Perú
Telf.: (00 51) 065 265515 – 265516
Fax: (00 51) 065 265527
E-mail: ciap@iiap.org.pe

* No cubre gastos de envío aéreo.

