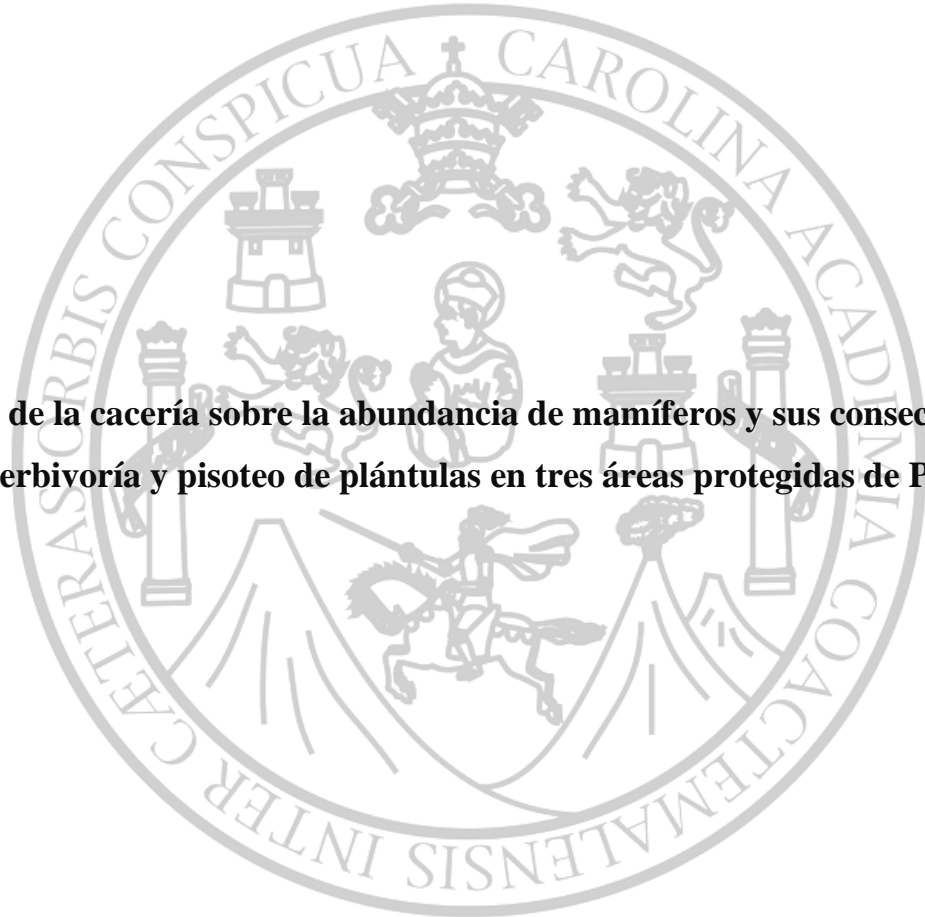


**UNIVERSIDAD SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA**

**Efectos de la cacería sobre la abundancia de mamíferos y sus consecuencias
en la herbivoría y pisoteo de plántulas en tres áreas protegidas de Panamá**



INFORME DE TESIS PRESENTADO POR

Ana Patricia Calderón Quiñónez

Para optar por el título de

BIÓLOGA

Nueva Guatemala de la Asunción, Mayo de 2010.

JUNTA DIRECTIVA

FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

Dr. Oscar Manuel Cobar Pinto	Decano
Lic. Pablo Ernesto Oliva Soto, M.A.	Secretario
Licda. Lillian Raquel Iving Antillón, M.A.	Vocal I
Licda. Liliana Vides de Urizar	Vocal II
Lic. Luis Antonio Gálvez Sanchinelli	Vocal III
Br. María Estuardo Guerra Valle	Vocal IV
Br. Berta Alejandra Morales Mérida	Vocal V

TESIS QUE DEDICO A:

Mis papás, por el apoyo amoroso e incondicional que me han brindado durante toda mi vida. Por sus consejos y enseñanzas que me han hecho la mujer que soy el día de hoy. Por enseñarme que nada es un impedimento cuando se trabaja con perseverancia, constancia y dedicación. Por abrir mi mente y enseñarme a ver más allá del horizonte. A mi hermano José, mis abuelitos, mis tíos y tías y a mis primos.

A Salim por su amor sincero, su aliento en los momentos difíciles y su apoyo en mi búsqueda de la felicidad y realización personal. Gracias por todos los momentos que hemos gozado juntos y por todas las cosas que he aprendido estando a tu lado.

A mis amigas y amigos biólogos, por todos los momentos maravillosos que hemos compartido juntos y que sin duda quedarán grabados en mi memoria y corazón como el recuerdo de los mejores momentos de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

A Erin Kurten, por la asesoría técnica y el apoyo constante brindado en todas las etapas del presente estudio, gracias por abrir mi mundo a nuevas perspectivas y nuevos campos de la ciencia. A Rousmery Bethancourt, por su amistad y colaboración en el trabajo de campo en Panamá.

A mis mentores Jorge Erwin López y Sergio Pérez, por sus valiosas contribuciones en la construcción de la presente tesis, por haberme introducido en el apasionante mundo de los mamíferos y por mostrarme como debe realizarse la investigación científica.

A las Instituciones Teresa and H. John Heinz III Foundation y la U.S. National Science Foundation que financiaron este proyecto.

ÍNDICE

	<i>No. Pag.</i>
I. Resumen	4
II. Introducción	5
III. Antecedentes	
<i>a) Importancia ecológica de los mamíferos y su rol en la dinámica de los bosques tropicales</i>	7
<i>b) Factores que amenazan las poblaciones de mamíferos</i>	7
<i>c) La disminución de las poblaciones de mamíferos provocada por la cacería y sus consecuencias en la dinámica del bosque</i>	8
IV. Justificación	12
V. Objetivos	13
VI. Hipótesis	14
VII. Materiales y métodos	
<i>a) Sitio de estudio</i>	15
<i>b) Universo</i>	16
<i>c) Métodos</i>	16
VIII. Resultados	21
IX. Discusión de resultados	34
X. Conclusiones	45
XI. Recomendaciones	46
XII. Referencias	47
XIII. Anexos	55

I. RESUMEN

La cacería en la actualidad es un fenómeno antropogénico de gran magnitud y es una de las principales causas de la defaunación (Peres, 2000; Groom *et al.*, 2006; Dirzo *et al.*, 2007). Se estima que a nivel mundial una de cada cuatro especies de mamíferos está amenazada de extinción y que una de cada dos poblaciones está en declive (Schipper *et al.*, 2008). Los valores de extracción de biomasa silvestre en Asia, África y América han fomentado la preocupación de los científicos con respecto a la conservación de los mamíferos, ya que sus poblaciones van en decremento mientras que la presión de consumo de carne silvestre (Bodmer *et al.*, 1994) y el acceso de cazadores a equipo más tecnificado aumenta (Robinson y Redford, 1991).

Debido a que los mamíferos forman una red compleja de interacciones con los ensambles vegetales, a través de procesos como dispersión y depredación de semillas, herbivoría y pisoteo de plántulas y juveniles; toda esta red de procesos se ve interrumpida por la cacería intensa no controlada. Estudios evidencian que el impacto de la cacería va más allá de las alteraciones en la composición de los ensambles de mamíferos, teniendo serias repercusiones sobre la dinámica de los bosques y el funcionamiento de los ecosistemas tropicales (Wright, 2003; Wright *et al.*, 2000; Dirzo *et al.*, 2007; Muller-Landau, 2007; Stoner *et al.*, 2007).

La presente tesis determina el efecto de la cacería sobre los ensambles de mamíferos y sus consecuencias en la sobrevivencia de plántulas debido a la herbivoría y el pisoteo provocado por mamíferos en la Isla Barro Colorado (IBC), Península Gigante (PG) y Parque Soberanía (PNS) en Panamá. Los resultados evidencian que existe una asociación altamente significativa entre la intensidad de cacería y la abundancia relativa de mamíferos, siendo mayores para el coche de monte y la cotuza. Estas abundancias aumentaron en IBC y PG en donde se ha incrementado la protección en comparación con 1997 pero disminuido en PNS en donde la protección ha disminuido. No se evidenciaron diferencias significativas en la sobrevivencia de plántulas por herbivoría y pisoteo de mamíferos a causa de la cacería.

Estos resultados podrán utilizarse como marco de referencia para orientar programas de evaluación y monitoreo de cacería en Guatemala y contribuir a llenar vacíos de información ecológica respecto a esta actividad. Los métodos utilizados en la presente tesis podrán ser aplicados no solo para determinar la intensidad de cacería en los bosques guatemaltecos sino impulsar acciones de intervención oportunas en sitios donde la perturbación no es evidente.

II. INTRODUCCIÓN

Los vertebrados cinegéticos son la fuente principal de proteína para las poblaciones que habitan en las zonas rurales (Juste *et al.*, 1995; Muchaal y Ngandjui, 1999; Peres, 2000; Peres y Nascimento, 2006) y son el producto forestal no maderable más valioso en los trópicos (Peres, 2000). Se estima que 164,692 toneladas de carne silvestre son consumidas anualmente por 2.22 millones de personas en la Amazonía Brasileña (Peres, 2000); 23,500 toneladas en Sarawak, Malasia (Bennett, 2002); y 2 millones de toneladas en África (Fa y Peres, 2001). Así mismo, los beneficios directos de la cacería pueden llegar a ser sustanciales en algunas comunidades rurales, llegando a representar beneficios anuales de \$20,949.00 únicamente por la cacería de mamíferos (Bodmer *et al.*, 1994).

A través de la cacería comercial y de subsistencia, se remueve gran parte de la biomasa cinegética de los bosques, lo que genera en primera instancia, problemas serios para la conservación de muchas especies de mamíferos (Bodmer *et al.*, 1994; Bodmer, 1995; Fa *et al.*, 2002). Los altos valores de extracción de biomasa silvestre han fomentado la preocupación con respecto a la conservación de los mamíferos, ya que sus poblaciones van en decremento (Schipper *et al.*, 2007) al mismo tiempo que aumenta la presión de consumo de las poblaciones humanas, las presiones del mercado (Bodmer *et al.*, 1994) y el acceso de los cazadores a equipo más tecnificado (Robinson y Redford, 1991).

La cacería produce una defaunación diferencial, es decir, una pérdida de fauna desigual, en la que las especies de mayores tamaños, usualmente preferidas por los cazadores, son las más afectadas (Dirzo *et al.*, 2007; Peres y Palacios, 2007). Dicha defaunación altera no solo la composición y estructura de los ensambles de mamíferos (Peres, 2000; Wright *et al.*, 2000; Corlett, 2007) sino también los ensambles vegetales que representan la base de la cadena productiva en los ecosistemas terrestres, generando finalmente impactos serios en la dinámica de los bosques tropicales (Wright, 2003; Dirzo *et al.*, 2007; Muller-Landau, 2007; Stoner *et al.*, 2007).

La disminución o desaparición de los mamíferos medianos y grandes disminuye el pisoteo de plántulas producido por éstos, factor importante de la regulación de las densidades de plántulas y juveniles, lo cual aumenta la dominancia de algunas especies vegetales y empobrece la diversidad vegetal del bosque (Roldán y Simonetti, 2001). Así mismo, la disminución o pérdida de los mamíferos herbívoros grandes disminuye la herbivoría de plántulas, por lo que en bosques con cacería intensa la densidad de plántulas y juveniles aumenta como consecuencia de un aumento en

la sobrevivencia a la herbivoría de mamíferos, dando como resultado un empobrecimiento de la diversidad de plantas del sotobosque (Dirzo y Miranda, 1990; 1991).

Debido al impacto de la cacería sobre distintos niveles de la diversidad biológica, su estudio es fundamental para la conservación de los ecosistemas de la Tierra. Sin embargo esto es difícil, ya que la cacería es una de las formas menos detectables de perturbación antropogénica (Peres y Lake, 2003) y algunas propiedades de los ensambles vegetales ante dicha actividad aún no se comprenden con claridad (Stoner *et al.*, 2007). Es por ello que la presente tesis se enfoca en el efecto de la cacería sobre los ensambles de mamíferos y sus consecuencias en la dinámica del bosque, a través del estudio de las abundancias poblacionales de mamíferos, la herbivoría y el pisoteo de plántulas producidos por éstos en Panamá. Esta investigación forma parte de una trayectoria de estudios del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, que busca comprender los impactos de la cacería sobre las diversas formas de la diversidad biológica (Wright *et al.*, 2000; Wright, 2003; Stoner *et al.*, 2007; Beckman *et al.*, 2007; Muller-Landau, 2007).

Los presentes resultados podrán utilizarse como marco de referencia para orientar programas de evaluación y monitoreo de cacería en Guatemala y contribuir a llenar vacíos de información ecológica respecto a esta actividad. Se genera también información relevante para que puedan aplicarse en el país medidas indirectas, tales como las tasas de herbivoría y pisoteo de plántulas, para determinar no solo la intensidad de cacería en los bosques sino impulsar acciones de intervención oportunas en sitios donde la perturbación no es evidente, evitando así que la cacería altere de forma definitiva el funcionamiento natural de los ecosistemas.

III. ANTECEDENTES

a) **Importancia ecológica de los mamíferos y su rol en la dinámica de los bosques tropicales**

Los mamíferos tienen efectos notables sobre su ambiente (Vaughan, 1988), juegan un papel fundamental en el proceso de regeneración del bosque, especialmente en los procesos relacionados con la reproducción y reclutamiento de las plantas. Los frugívoros dispersan semillas (Gathua, 2000) y sientan las bases de las primeras etapas del reclutamiento de las plantas; los granívoros depredan semillas (Paine y Beck, 2007) disminuyendo el reclutamiento potencial de las especies vegetales; los herbívoros se alimentan de plántulas (Rafferty y Lamont, 2007) y reducen el área foliar y el balance de carbono e influyen en la sobrevivencia de éstas (Wright, 2003).

En la actualidad las diversas funciones de los mamíferos en la regeneración de los bosques tropicales han sido abordados en gran cantidad de estudios (Howe y Smallwood, 1982; Dirzo y Miranda, 1991; Terborgh y Wright, 1994; Asquith *et al.*, 1997; DeMattia *et al.*, 2004; Asquith y Mejía-Chang, 2005; Paine y Beck, 2007), probando que éstos influyen de forma directa la estructura del bosque, a través de procesos como la dispersión y depredación de semillas; herbivoría y pisoteo de plántulas.

La herbivoría y el pisoteo de plántulas provocada por mamíferos influyen en la dinámica de reclutamiento de las plantas y con ello en la estructura y diversidad del bosque (Clark y Clark, 1989), evitando que las especies vegetales que consumen o pisotean se vuelvan dominantes y disminuyan la diversidad del bosque (Dirzo y Miranda, 1991). La herbivoría sobre todo, juega un papel muy importante en el reclutamiento de las plántulas, ya que éstas presentan usualmente altas cantidades de nitrógeno y agua y son poco esclerófilas (Groom *et al.*, 1997), por lo que son más susceptibles a la herbivoría y a la depredación (Alvarez-Clare y Kitajima, 2007; Rafferty y Lamont, 2007).

b) **Factores que amenazan las poblaciones de mamíferos**

El 25% de todos los mamíferos para los que se tiene suficiente información se encuentra amenazado de extinción y poco más del 52% de todas las especies de las que se conoce su estado poblacional están declinando (Schipper *et al.*, 2008). Los bosques tropicales y subtropicales húmedos son los biomas con mayores niveles de biodiversidad (Redford *et al.*, 1990), pero son también los que tienen mayor número de especies de mamíferos amenazados de extinción (Racey y

Entwistle, 2003; Groom *et al.*, 2006). La cacería, degradación y pérdida del hábitat representan un impacto antropogénico de gran magnitud y representan las causas más importantes de la pérdida de biodiversidad y las más serias y dominantes para los mamíferos (Peres, 2000; Wright 2003; Groom *et al.*, 2006; Dirzo y Mendoza, 2007; Shipper *et al.*, 2008).

Aunque en el pasado la cacería no había constituido una amenaza seria a las poblaciones de mamíferos, debido a que la gente cazaba en los trópicos de forma similar a como lo hacen los depredadores, en la actualidad ésta se ha convertido en una de las más graves amenazas a los mamíferos (Groom *et al.*, 2006). Esto se debe a que los cazadores tienen acceso a equipo más tecnificado (Robinson y Redford, 1991) y las presiones del mercado han fomentado la sobrecacería (Bodmer *et al.*, 1994). Las especies preferidas por los cazadores han sido eliminadas de muchos bosques tropicales y la extinción local en muchos otros parece ser inevitable a menos que se implementen medidas para controlarla (Bodmer *et al.*, 1997; Fa *et al.*, 2002; Corlett, 2007; Peres y Palacios, 2007). La pérdida o defaunación de mamíferos causada por la cacería es diferencial, ya que suelen ser los mamíferos medianos y grandes los más afectados (Dirzo *et al.*, 2007; Peres y Palacios, 2007), principalmente ungulados, grandes roedores y edentados como los armadillos y primates (Bodmer, 1995; Fa *et al.*, 2002; Peres y Nascimento, 2006; Smith, 2008).

A menos que se tomen medidas para proteger a las poblaciones de mamíferos de la cacería intensa, éstas seguirán experimentando disminuciones drásticas y extinciones a nivel local (Fa *et al.*, 2002). Cualquier programa de manejo que intente disminuir o detener las extinciones locales de mamíferos debe evitar en primer lugar que dichas poblaciones disminuyan sus tamaños poblacionales. En este contexto, es importante que se realicen estudios para determinar los factores que hacen que ciertas especies sean más vulnerables a la cacería en comparación con otras, aunque la tasa de crecimiento poblacional, longevidad y tiempo generacional han sido evidenciadas como factores determinantes en dicha vulnerabilidad (Bodmer *et al.*, 1997).

c) La disminución de las poblacionales de mamíferos provocada por la cacería y sus consecuencias en la dinámica del bosque

La cacería puede tener efectos importantes en la abundancia (Bodmer *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2000; Perez y Nascimento, 2006) y comportamiento de los animales cazados (DiBitetti *et al.*, 2008). Wright y otros (2000) evidencian que la intensidad de cacería y las abundancias del 82% de los mamíferos panameños se relacionan de forma inversa, confirmando el efecto negativo de la cacería

sobre las abundancias poblacionales de mamíferos en el centro de Panamá. La investigación mencionada es un aporte importante para la comprensión de los efectos de la cacería sobre las poblaciones de mamíferos y es utilizada como base para abordar las hipótesis que se plantean en la presente tesis.

DiBitetti y otros (2008) confirman los efectos de la cacería sobre el comportamiento de los animales cazados. Sus resultados sugieren que *Mazama americana* puede ajustar su actividad a las presiones de cacería locales en el Atlántico de Argentina, al evidenciar que dicha especie es más común en áreas alejadas a los caminos utilizados por cazadores y que presenta mayor actividad durante la noche en áreas que presentan menor protección. Dichos resultados han sido confirmados para otras especies de mamíferos en distintas áreas geográficas, tales como el venado cola blanca *Odocoileus virginianus* en Florida, Estados Unidos (Kilgo *et al.*, 1998)

Además de los efectos de la cacería sobre la abundancia y comportamiento de los animales cazados, dicha actividad tiene repercusiones para especies que no son sujetas a la cacería e impactos en el ecosistema a escala local. La defaunación diferencial (Dirzo *et al.*, 2007; Peres y Palacios, 2007) provoca una disminución en la abundancia relativa y biomasa total de las especies grandes, y en algunos casos, el aumento de especies pequeñas que no son cazadas y que han sido liberadas de sus depredadores y competidores, trayendo como consecuencia cambios directos en la estructura de los ensamblajes (comunidades) de mamíferos (Wright, 2003; Peres y Palacios, 2007).

Debido a que la cacería es una de las formas menos detectables de perturbación antropogénica (Peres y Lake, 2003), si ésta es intensa y no controlada, puede llevar incluso a la extinción local de poblaciones de mamíferos grandes (Bodmer *et al.*, 2007). Las extinciones de fauna local generan bosques tropicales con doseles aparentemente intactos que enmascaran etapas avanzadas de interacciones ecológicas fallidas (Peres y Palacios, 2007), a los que Redford (1992) denomina “bosques vacíos”. Las consecuencias de este fenómeno son potencialmente graves para la dinámica de los ecosistemas, ya que cuando estos bosques pierden sus mamíferos herbívoros y carnívoros mayores de 1 kg., se presentan dinámicas alteradas de procesos ecológicos de vital importancia.

La ausencia de (1) adecuados tratamientos y procesos de dispersión de semillas grandes por frugívoros de gran tamaño (Chapman y Chapman, 1995; Varela y Bucher, 2006); (2) la mediación en las interacciones competitivas entre granívoros y herbívoros grandes a través de la predación de plántulas y semillas (Dirzo y Miranda 1991; Terborgh y Wright 1994) y (3) la perturbación física

directa provocada por mamíferos medianos y grandes; provocan alteraciones en los procesos de depredación de semillas (Dirzo y Miranda, 1990; Wright *et al.*, 2000; Wright y Duber, 2001; Roldán y Simonetti, 2001; Dirzo *et al.*, 2007; Nuñez-Iturri y Howe, 2007), herbivoría (Dirzo y Miranda, 1990; Dirzo y Miranda, 1991; Terborgh y Wright, 1994) y pisoteo de plántulas (Roldán y Simonetti, 2001).

Al disminuir o desaparecer las poblaciones de mamíferos medianos y grandes a causa de la cacería, el mantenimiento de la diversidad vegetal en el bosque se ve seriamente alterada. Las tasas de pisoteo de plántulas disminuyen y con ello la regulación de la densidad de plántulas y juveniles, lo que aumenta la dominancia de determinadas especies vegetales y empobrece la diversidad vegetal del bosque. Esta dinámica ha sido observada en Bolivia, en donde áreas tropicales con cacería intensa presentan bajas tasas de pisoteo de plántulas en comparación con áreas con cacería ocasional (Roldán y Simonetti, 2001). Dentro de esta defaunación diferencial, la disminución o pérdida de los herbívoros grandes produce impactos similares importantes. La regulación de la densidad de plántulas y juveniles a través de la herbivoría se ve disminuida en los bosques con cacería intensa y la densidad de plántulas y juveniles aumenta al incrementar la sobrevivencia de éstas a la herbivoría. De igual forma, la consecuencia final es el empobrecimiento de la diversidad vegetal del bosque. Esta dinámica se ha documentado en la Reserva de los Tuxtlas en México, en donde las poblaciones de mamíferos grandes han sido disminuidas radicalmente a causa de la cacería y la extracción ilegal de fauna, dando como resultado que ninguna de las plántulas y juveniles monitoreadas son dañadas por la herbivoría (Dirzo y Miranda, 1990; 1991).

Stoner y otros (2007) reportan 12 estudios que comparan distintos aspectos de la biología de las plantas tropicales en bosques con cacería y sin cacería mayores de 100 ha. La evidencia encontrada confirma que la dispersión y depredación de semillas así como la sobrevivencia de especies de plántulas y juveniles son alteradas por la cacería, vía pérdida de mamíferos dispersores y predadores. Así mismo, dicho estudio pone en evidencia otras propiedades vegetales a nivel de la comunidad que responden de diversas formas ante la cacería. Los resultados prueban que los efectos de la cacería sobre aspectos como la densidad de plántulas y otros (Dirzo y Miranda, 1991; Roldán y Simonetti, 2001; Wright *et al.*, 2007), pueden ser complejas de comprender a nivel de la comunidad (Stoner *et al.*, 2007). Aunque la disminución de la dispersión de semillas provocada por la cacería (Wright *et al.*, 2000; Roldán y Simonetti, 2001; Wright y Duber, 2001; Guariguata *et al.*, 2002; Galetti *et al.*, 2006; Beckman y Muller-Landau, 2007) podría compensarse por la disminución

en la depredación de las semillas, en áreas con grandes pérdidas de fauna estos procesos podrían colapsar e incluso llevar a la extinción regional de algunas especies que por su biología y ecología son particularmente vulnerables (Galetti *et al.*, 2006).

En conclusión, la defaunación de mamíferos en las áreas naturales ha tenido un serio impacto sobre la estructura de los bosques tropicales, modificando los procesos de dispersión y predación de semillas, así como el reclutamiento de plántulas a través de la herbivoría y el pisoteo, llevando algunas áreas naturales al empobrecimiento florístico de la vegetación del sotobosque y pudiendo afectar en última instancia el propio potencial de regeneración del bosque (Dirzo *et al.*, 2007).

IV. JUSTIFICACIÓN

La cacería en la actualidad es un fenómeno antropogénico de gran magnitud (Peres, 2000; Dirzo *et al.*, 2007). Los instrumentos y técnicas de caza son cada vez más modernos y efectivos y las exigencias del mercado en los últimos años han fomentado la cacería intensa e insostenible (Bodmer *et al.*, 1994). La sobrexplotación de las poblaciones de mamíferos es una de las amenazas más graves para éstos y la segunda más importante después de la degradación y pérdida de hábitat (Groom *et al.*, 2006). Debido a que los mamíferos forman una red compleja de interacciones con los ensambles vegetales, a través de procesos como la polinización, dispersión y depredación de semillas; herbivoría, pisoteo; toda esta red de procesos se ve alterada por la cacería intensa no controlada (Wright, 2003).

Es necesario realizar estudios que contribuyan a comprender con mayor profundidad los efectos del empobrecimiento de los ensambles de mamíferos a causa de la cacería y sus implicaciones en la estructura y dinámica de los ensambles vegetales, ya que, aunque algunos estudios han abordado el tema (Wright *et al.*, 2000; Roldán y Simonetti, 2001; Beckman y Muller-Landau 2007; Nuñez-Iturri y Howe 2007; Wright *et al.*, 2007), muchas de las respuestas de las plantas a nivel de comunidad han sido inconsistentes y/o contradictorias. Estas inconsistencias han limitado no solo el entendimiento de dichos procesos complejos sino que también la capacidad de realizar generalizaciones (Stoner *et al.*, 2007).

Este estudio es importante debido a que generará información espacial y temporal relevante para comprender mejor procesos ecológicos tales como la defaunación de mamíferos en los trópicos, así como la herbivoría y pisoteo de plántulas en áreas sujetas a la cacería. Aunque en el futuro inmediato los presentes resultados serán utilizados para orientar y retroalimentar programas de conservación en los sitios de estudio en Panamá, donde se ha recabado bastante información ecológica gracias a más de 86 años de investigación científica; éstos pueden a la vez beneficiar a Guatemala y los demás países de Centro América. Estos resultados podrán servir como marco de referencia para la formulación e implementación de programas de evaluación y monitoreo de cacería en Guatemala, cuando no se posee un conocimiento tan extenso de dicha actividad. Así mismo se genera información relevante que permite la aplicación de medidas indirectas, aún no utilizadas en Guatemala, para evaluar la cacería en sitios donde la perturbación no es evidente y sustentar acciones de intervención que eviten los efectos nocivos de la cacería en el funcionamiento natural de los ecosistemas.

V. OBJETIVOS

A. *Objetivos generales*

1. Determinar el efecto de la cacería sobre los ensambles de mamíferos en el Parque Nacional Soberanía –PNS-, Península Gigante –PG- y la Isla Barro Colorado –IBC-.
2. Evaluar el efecto de la herbivoría y el pisoteo de mamíferos en la sobrevivencia de plántulas en Península Gigante –PG- e Isla Barro Colorado –IBC-.

B. *Objetivos específicos*

1. Analizar la intensidad de cacería en los sitios de estudio.
2. Determinar la asociación entre la intensidad de cacería y las abundancias relativas de mamíferos en el Parque Nacional Soberanía –PNS-, Península Gigante –PG- y la Isla Barro Colorado –IBC-.
3. Comparar las abundancias relativas actuales de las especies de mamíferos dentro del gradiente de cacería en comparación con 10 años atrás.
4. Determinar la sobrevivencia de 2 especies de plántulas a la herbivoría de mamíferos en Península Gigante –PG- e Isla Barro Colorado –IBC-.
5. Estimar la sobrevivencia de plántulas al pisoteo de mamíferos en Península Gigante –PG- e Isla Barro Colorado –IBC-, a través del uso de modelos artificiales de plántulas.

VI. HIPÓTESIS

La edad del bosque, clima y composición de especies arbóreas son similares en los sitios de estudio, sin embargo los recursos humanos y financieros disponibles para la protección de la vida silvestre, el monitoreo y vigilancia son muy diferentes. Es por ello que se desea evaluar si:

1. Existe una asociación entre la intensidad de cacería y las abundancias de mamíferos en PNS, PG e IBC.

La protección de la vida silvestre en los sitios de estudio ha cambiado durante el período 1997-2008. El control de cacería en PG e IBC se ha vuelto más eficiente pero en el PNS la situación ha empeorado. Debido a que la abundancia de mamíferos está relacionada con el nivel de protección y vigilancia de los sitios en el área de estudio se predice que:

2. Las abundancias de mamíferos se mantienen o aumentan en IBC y PG como consecuencia de un incremento en el control de cacería mientras que disminuyen en PNS como resultado de la disminución de dicho control durante el período 1997-2008.

Debido a que la cacería disminuye las abundancias de los mamíferos herbívoros grandes se predice que:

3. La sobrevivencia de plántulas a la herbivoría de mamíferos será mayor en PG que en IBC como consecuencia de la cacería.

El daño físico provocado a las plántulas a través del pisoteo de los animales es un factor de mortalidad con efectos importantes en la sobrevivencia de las plántulas en el bosque. Se predice que la cacería aumentará la sobrevivencia de plántulas debido a la disminución de la abundancia de los mamíferos grandes y medianos que las pisotean, de tal forma que:

4. La sobrevivencia de plántulas al pisoteo de mamíferos será mayor en PG que en IBC como consecuencia de la cacería.

VII. MATERIALES Y MÉTODOS

a) Sitios de estudio.

El presente estudio se realizó en el Parque Nacional Soberanía –PNS-, en la Península Gigante –PG- y en la Isla de Barro Colorado –IBC- (Anexo 1). El PNS es administrado por la Autoridad del Medio Ambiente de Panamá –ANAM-, tiene una extensión de 193.41 km.² y está ubicado en las provincias de Panamá y Colón, a 25 km. de la ciudad de Panamá. Es un bosque tropical húmedo de tierras bajas que consiste en una mezcla de bosque secundario (de 20 a 80 años de edad) y de bosque primario. Constituye uno de los pilares básicos para el funcionamiento y conservación del Canal de Panamá dado que colinda con éste a lo largo de todo su límite oeste (ANAM, 2006). El PNS es una prioridad para Panamá porque colinda con el canal de Panamá, cuya cuenca está deforestada en un 70%. La precipitación en los bosques de la cuenca del canal son los que proveen los 50 millones de galones de agua que necesita cada barco para cruzar el canal, además estos bosques son los responsables de evitar la erosión de los suelos y que el canal se llene de sedimento haciéndolo inoperable (Rainforest Alliance, 2001).

IBC y PG pertenecen al Monumento Natural Isla de Barro Colorado –MNBC-, administrado por el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales–STRI-. Los 3 sitios se encuentran cercanos entre sí, tienen una composición vegetal y climas similares y han estado protegidos conjuntamente desde su creación en 1979, aunque IBC fue declarada Reserva Natural desde 1923 (STRI, 2008). Para el presente estudio todos los muestreos se realizaron en localidades que presentan bosque maduro y bosque en regeneración, evitando así la variabilidad generada por la edad y tipo de bosque.

Las principales amenazas para la vida silvestre en PNS y PG son la deforestación ilegal y sobre todo la cacería ilegal (ANAM, 2006; STRI, 2006). IBC no se encuentra amenazada por dichas actividades ilegales debido a la presencia constante de guardabosques e investigadores. Desde principios del 2000 la protección en los sitios de estudio ha cambiado. En el PNS la situación se ha vuelto más crítica, ya que la falta de recursos financieros ha provocado una disminución en la cantidad de guardabosques, el equipo y recursos disponibles para patrullajes; y con ello el área del Parque que es patrullada. En PG e IBC, aunque se ha mantenido constante la cantidad de

guardabosques que patrullan el área, éstos se encuentran bien equipados y trabajan en conjunto con la Policía Nacional de Panamá. Además este grupo de fuerzas combinadas ha logrado sacar provecho y aplicar las leyes nacionales para reforzar la protección de las áreas protegidas.

b) Universo

La población biológica de estudio fueron los mamíferos mayores de 1Kg. (reportados así en la literatura) presentes en IBC, PG y PNS así como las plántulas de *A. blackiana* y *F. occidentalis* presentes en IBC y PG. La muestra estuvo conformada por los mamíferos mayores de 1Kg. presentes en los transectos de estudio en IBC, PG y PNS (Anexo 1) y las plántulas de *A. blackiana* y *F. occidentalis* colectadas en IBC y PG.

c) Métodos

Análisis de intensidad de cacería en el área de estudio

Se utilizaron 3 métodos para determinar la intensidad de cacería en los sitios de estudio. (1) evidencia de cacería durante los censos de mamíferos, tales como cartuchos, presencia de campamentos, basura, huellas de perros, sonidos de disparos; y toda información que fuese útil para evaluar la cacería en los sitios de estudio. De acuerdo a la cantidad de estas evidencias se asignó un valor de 1 (mayor cantidad) a 3 (menor cantidad) para cada sitio. (2) se realizaron entrevistas a guardabosques, miembros de la Policía Ecológica de Panamá y líderes de guardabosques que trabajan en IBC, PG y PNS (Anexo 2 y 3). A cada una de las preguntas realizadas se le asignó una puntuación y en base a ello se calculó una puntuación promedio para cada sitio de muestreo. Dicho promedio fue utilizado para asignar un valor de 1 (mayor promedio) a 3 (menor promedio) a cada uno de los sitios. (3) se revisaron datos de decomisos de animales silvestres y de cazadores capturados en los sitios de estudio reportados por la ANAM y STRI. Se realizó una sumatoria del número de decomisos y actividades de cacería reportadas y se le asignó a cada sitio de estudio un valor entre 1 (mayor actividad de cacería) a 3 (menor actividad de cacería). Una vez teniendo las puntuaciones de cada uno de los sitios con cada uno de los 3 diferentes métodos, se realizó un promedio de las calificaciones asignando un índice relativo de intensidad de cacería de 1 a 3, esto es de mayor intensidad (Puntaje 1) a menor intensidad de cacería (Puntaje 3).

Se le asignó un valor de “frecuencia relativa de cacería” a cada especie de mamífero reportada en el gradiente de cacería. Dicha frecuencia se asignó de acuerdo a que tan frecuentemente es cazada

cada especie, de tal forma que la especie de mamífero que es más cazada posee una frecuencia relativa de cacería de 1 y la menos cazada una frecuencia relativa de 6. Dichos datos se obtuvieron a partir de las encuestas realizadas a los guardabosques de STRI y ANAM que patrullan el área de estudio (n=25).

Abundancia de mamíferos: Método de censo por transecto

Los datos obtenidos en el presente estudio fueron colectados replicando la metodología de Wright y otros (2000) y utilizando los mismos sitios de estudio y época del año. Se recorrieron transectos de 5km en cada sitio a una velocidad de 1Km/h. Los censos se realizaron desde las 6:00 hasta las 11:00 de la mañana, una vez por semana, desde el 15 de agosto hasta el 17 de diciembre 2008 (18 semanas). Aunque se reportaron los animales que fueron escuchados en los casos en que se poseía certeza de la especie de la que se trataba, estos registros no fueron utilizados para el análisis estadístico. Se estimaron las abundancias relativas de cada especie dividiendo el número de individuos dentro del número de kilómetros recorridos (ind./Km.). En el caso particular de primates, la abundancia relativa se calculó de acuerdo al número de grupos observados, debido a que la abundancia de monos suele ser subestimada en bosques lluviosos altos perennifolios al utilizar la metodología de censo por transecto (Stoner, 1994).

Composición y riqueza de los ensambles de mamíferos en el gradiente de cacería durante el año 2008

Se describió la estructura de los ensambles de mamíferos en los sitios de estudio siguiendo la clasificación de Wilson y Reeder (2005). Se reportó la riqueza y dominancia de especies para cada sitio utilizando los siguientes índices:

Índice de riqueza de Menhinick: mide la riqueza específica en una comunidad y se basa en la relación entre el número de especies y el número total de individuos observados, que aumenta al aumentar el tamaño de la muestra (Moreno, 2001).

$$D_{Mn} = S/\sqrt{N}$$

Índice de dominancia Berger-Parker: expresa la dominancia de una comunidad considerando únicamente el número de individuos del taxón más dominante y el total de individuos en todos los taxones (Moreno, 2001).

$$D' = N \max / N$$

Se utilizó también el recíproco del índice Berger-Parker ($1/d$) como medida de la diversidad de cada sitio. Este recíproco va en aumento a medida que la riqueza aumenta y la dominancia de especies disminuye (Clarke *et al.*, 2005). Para comparar si la riqueza y la dominancia de los sitios de estudio fueron significativamente diferentes se realizó una prueba de Bootstrap con el paquete estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Curvas de acumulación de especies: se realizaron curvas de acumulación de especies para estimar el porcentaje de la comunidad de mamíferos que fue muestreada y analizar la representatividad de los datos obtenidos. Se utilizó el paquete estadístico de EstimateS 8.0 (Colwell, 2006) para aleatorizar las especies observadas en cada sitio de muestreo y se utilizaron dichos datos para construir curvas de acumulación de especies aplicando la ecuación de Clench ($S_n = a * n / (1 + (b * n))$) y ajustando los datos observados a dicha función mediante la estimación no lineal con el método Simplex y QuasiNewton (StatSoft Inc., 2008).

Efectos de la cacería sobre la abundancia de mamíferos en el área de estudio durante el 2008

Se realizó un análisis de componentes principales para explorar los factores que explican la variabilidad de las abundancias poblacionales de los ensambles de mamíferos en el gradiente y validar la clasificación de los sitios de estudio de acuerdo a la intensidad de cacería. Así mismo se comparó la riqueza y dominancia de especies en el gradiente de cacería según la prueba de Bootstrap. Por último se realizó un análisis de contingencia basado en χ^2 por medio del programa JMP (SAS, 2007) para determinar si existe una asociación significativa entre la abundancia de especies de mamíferos y la intensidad de cacería en los sitios de estudio.

Variación en las abundancias relativas de mamíferos durante el período 1997-2008

Se realizó una comparación de las abundancias poblacionales de mamíferos obtenidas en el presente estudio con las reportadas por Wright y otros (2000) hace 11 años. Se realizó una tabla de contingencia para evaluar si habían diferencias significativas en las abundancias relativas de mamíferos según especie y año de estudio, con ello se quería determinar el efecto de las medidas de protección sobre las poblaciones de mamíferos en los sitios de muestreo y los cambios que éstas han sufrido durante los últimos 11 años.

Influencia de la cacería sobre la sobrevivencia de plántulas debido a la herbivoría de mamíferos

De acuerdo a la disponibilidad en los sitios de estudio y proximidad filogenética, se estudió la sobrevivencia a la herbivoría de 2 especies de la familia Rubiaceae, *Faramea occidentalis* y *Alseis blackiana*. Ambas especies son árboles muy comunes en todas partes del bosque en la IBC, *F. occidentalis* es un árbol tolerante a la sombra mientras que *A. blackiana* está adaptada a sitios con mayor acceso a la luz solar directa (Croat, 1978).

En cada sitio de estudio se colocaron 3 grupos de 12 plántulas cada uno, cada grupo con 6 plántulas de cada especie alternadas dentro de una caja de exclusión (tratamiento control) y 6 plántulas de cada especie alternadas sobre el suelo del bosque sin ninguna protección. Este procedimiento se realizó para cada una de las plantas de estudio en cada sitio, de tal forma que se tuvieron 3 grupos control-experimental para cada especie vegetal en cada uno de los sitios de estudio. Las cajas de exclusión fueron de 0.95*1.10*1m. y se construyeron con una malla metálica, la cual se presionó fuertemente sobre el suelo utilizando pequeños ganchos de alambre, para evitar que entraran pequeños mamíferos a ella o que fuese removida fácilmente por algún animal (Anexo 4). Los grupos control-experimental fueron colocados a una distancia mayor de 20m. con respecto a los senderos, debido a que se ha registrado en IBC que los felinos utilizan dichos senderos para movilizarse y sus presas tienden a evitarlos por esta misma razón (E.L. Kurten, comunicación personal).

Una vez colocadas todas las plántulas en el bosque, se revisaron una vez después de 3 meses y se determinó la proporción de plántulas vivas (aún con foliaje o intactas) y muertas (desaparecida o presente únicamente la estructura vegetal seca). Para evaluar la influencia de la cacería sobre la sobrevivencia de plántulas a la herbivoría de mamíferos se utilizó un análisis de contingencia de 3 factores, siendo éstos la especie, la presencia/ausencia de mamíferos (parcelas experimental/control); y la alta/baja abundancia de mamíferos (sitio sin cacería/sitio con cacería).

Efecto de la cacería sobre la sobrevivencia de plántulas modelo debido al pisoteo de mamíferos

Para evaluar el pisoteo de las plántulas provocadas por mamíferos, se utilizaron 300 modelos de plántulas artificiales (Clark y Clark, 1989) en cada sitio de estudio, asegurando así que dicho experimento no fuese afectado por otros tipos de mortalidad de plántulas (enemigos naturales o estrés fisiológico). Los modelos se construyeron con 2 pajillas plásticas engrapadas en forma de cruz, con un alambre de 13 cm. de largo que fue insertado en la base del modelo en posición

vertical, a forma de simular una raíz de 10 cm. Dichos modelos se colocaron en cada uno de los sitios de muestreo y se distribuyeron en 16 parcelas de 5m. x 4m. a lo largo de un transecto de 1600m. Las parcelas fueron colocadas a una distancia mayor de 20m. con respecto al sendero por las razones descritas anteriormente. Se insertó toda la raíz de alambre dentro del suelo para que quedara bien anclada a él y no pudiera caerse o ser sacada por algún animal únicamente ejerciendo fuerza lateral sobre la porción superior del modelo.

Se tomaron datos de daño físico y de daños provocados por vertebrados después de que los modelos de plántulas estuvieron en el campo durante 1 mes. El daño provocado por vertebrados se reportó cuando los modelos fueron pisoteados, mordidos, botados, arrancados o enterrados en sitios rodeados por excavaciones recientes. Huellas, excavaciones y marcas de dientes fueron utilizados como evidencia de dicho daño. Debido a la estructura y tamaño de los modelos, los invertebrados no podían ejercer ningún tipo de daño como los descritos anteriormente. Para evaluar si existían diferencias significativas con respecto al pisoteo sobre los modelos en los respectivos sitios de estudio, se realizó una prueba de t de student, comparando las proporciones de modelos pisoteados en ambos sitios.

VIII. RESULTADOS

Análisis de intensidad de la cacería en el área de estudio

Utilizando la evidencia de cacería encontrada durante los censos de mamíferos, las entrevistas a guardabosques, líderes de guardabosques y policía ecológica; así como los registros de cacería de la ANAM y el STRI (Tabla 1); se determinó que la intensidad de cacería aumenta de IBC a PG y a PNS. Es decir, IBC es el sitio sin cacería (3 puntos), PG el de cacería intermedia (2 puntos) y PNS el de cacería intensa (1 punto). Las entrevistas a guardabosques que patrullan el área de estudio evidencian que la especie más cazada es el pizote, seguido de la cotuza, cabrito, coche de monte, tepezcuintle y venado cola blanca (Tabla 2).

Tabla 1. Evidencias de cacería documentadas en (i) registros de cacería, (ii) evidencias encontradas durante censos de mamíferos (iii) frecuencia de encuentro de evidencias de cacería según guardabosques que patrullan el área de estudio. Las siglas en los sitios de muestreo corresponden a Isla Barro Colorado (IBC), Península Gigante (PG) y el Parque Nacional Soberanía (PNS).

Sitio	Registros cacería STRI y ANAM		Evidencias de cacería encontradas durante censos			Frecuencia de encuentro de evidencias de cacería según guardabosques		
	Especies cazadas	Individuos Cazados	Número de cazadores	Número de cartuchos	Número de Disparos	Disparos escuchados	Restos de animales	Otras evidencias de cacería
PNS	7	55	4	3	2	0.98	0.99	1
PG	3	8	1	0	0	0.72	0.81	0.75
IBC	0	0	0	0	0	0	0	0

Fuente: Datos de campo, Autoridad Nacional de Medio Ambiente de Panamá –ANAM- y el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales –STRI-.

Tabla 2. Frecuencia relativa de cacería de las especies de mamíferos registradas en el gradiente de cacería.

Especie	Frecuencia relativa de cacería
pizote	1
cotuza	2
cabrito	3
coche de monte	4
tepezcuintle	5
venado cola blanca	6

Fuente: Entrevistas a guardabosques del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales -STRI- y la Autoridad del Medio Ambiente de Panamá –ANAM- (n=25).

Los registros de cacería de 1997-2008 evidencian que la especie de mamífero con mayor presión durante este período ha sido el coche de monte, seguido del tepezcuintle, venado cola blanca, cotuza, capibara, armadillo y por último el pizote (Fig. 1). El 2008 es el año para el que se reporta un mayor número de mamíferos cazados (33 individuos), casi la mitad de todos los reportados durante el período de 1997-2008 (63 individuos) (Fig. 2).

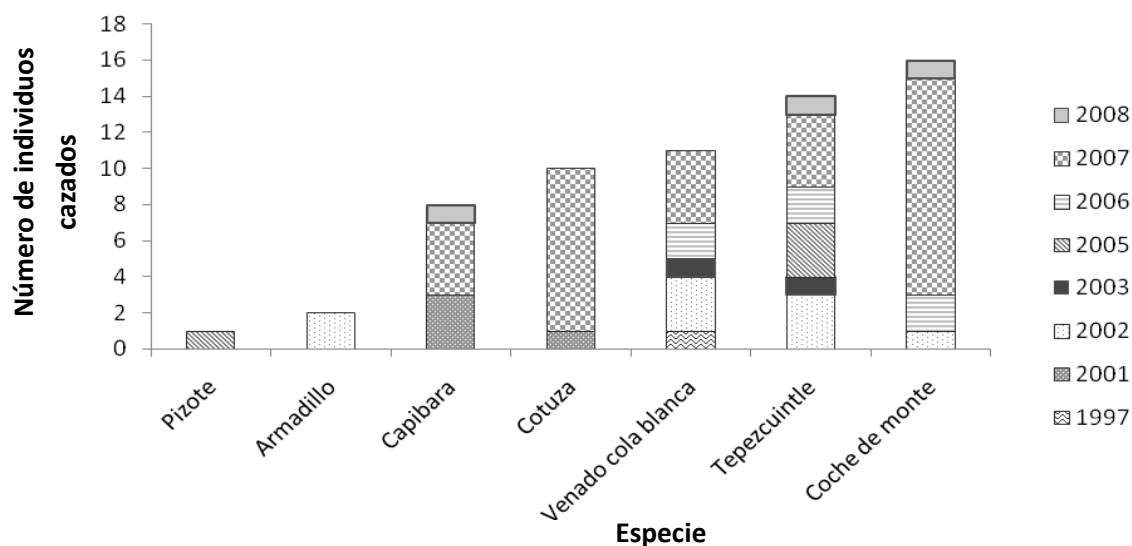


Fig. 1. Número de individuos cazados según especie durante el período de 1997 a 2008 en el gradiente de cacería. Fuente: registros de cacería de Autoridad del Medio Ambiente de Panamá –ANAM- e Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales – STRI-.

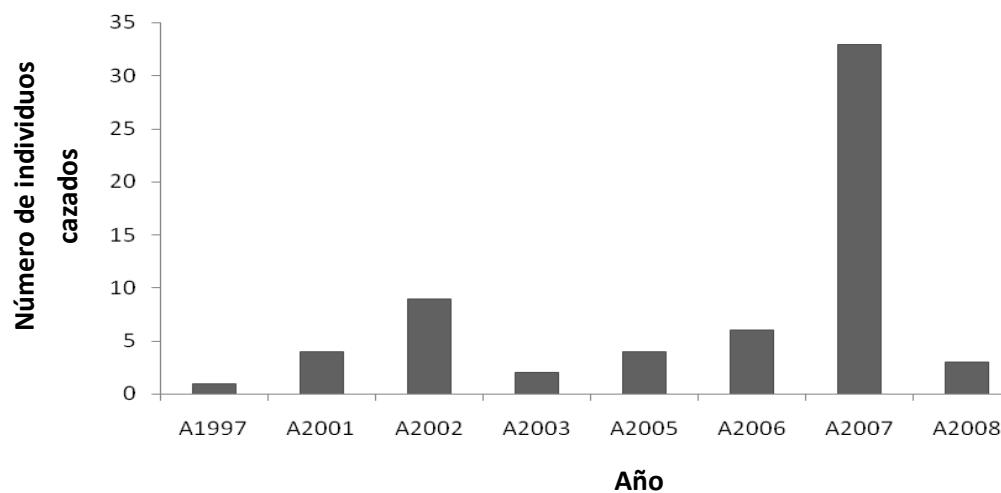


Fig. 2. Número de individuos mamíferos cazados por año durante el período de 1997 al 2008 en el gradiente de cacería. Fuente: registros de cacería de la Autoridad del Medio Ambiente de Panamá –ANAM- y el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales – STRI-.

Los patrones de cacería según el sitio de estudio se muestran en la Fig.3 de PG y la Fig. 4 de PNS (no para IBC puesto que no ha habido ningún incidente de cacería desde el año 1995 y representa el sitio sin cacería en este gradiente). En PG son tres las especies de mamíferos que están registradas que fueron aprovechadas por los cazadores durante el período de 1997 a 2008 en el registro de cacería del STRI y la ANAM. El venado cola blanca es la especie que presentó mayor número de individuos cazados y correspondió al 62% de todos los registros, seguido por el tepezcuintle (25%) y por último la cotuza (13%).

En el caso del PNS (Fig. 4), la situación difiere un poco de lo reportado para PG, ya que son más las especies de mamíferos que fueron aprovechadas durante este mismo período, según los registros de STRI y ANAM. Así mismo, el número de individuos cazados en este sitio se distribuye más uniformemente entre más especies (7 spp.). El coche de monte es la especie más cazada (25%) seguido del tepezcuintle (22%), cotuza (17%), capibara (15%), venado cola blanca (11%), armadillo (4%) y por último el pizote (2%).

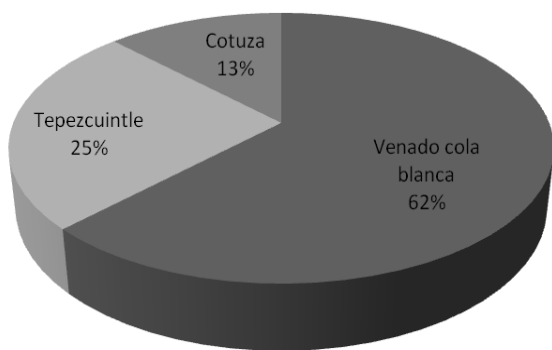


Fig. 3. Especies de mamíferos cazadas durante el período de 1997 a 2008 en la Península Gigante. Fuente: registros de cacería de la Autoridad del Medio Ambiente de Panamá –ANAM- y el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales – STRI-.

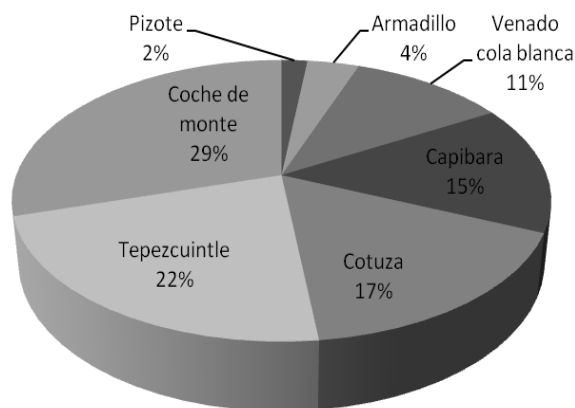


Fig. 4. Especies de mamíferos cazadas durante el período de 1997 a 2008 en el Parque Nacional Soberanía. Fuente: registros de cacería de la Autoridad del Medio Ambiente de Panamá –ANAM- y el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales – STRI-.

Con respecto a las causas principales que fomentan la cacería, se entrevistó al 84% de los guardabosques, policías ecológicos de Panamá y líderes de guardabosques que trabajan en PG e IBC, así como al 100% del personal del PNS. Los entrevistados reportan que el comercio es la razón principal por la que la gente caza, seguido por la subsistencia y por último el deporte. Sin embargo el 50% de los entrevistados consideró que esta última causa no se presenta en el área de estudio.

Composición y riqueza de los ensamblajes de mamíferos en el gradiente de cacería durante el año 2008

Para IBC se reportan 9 especies de mamíferos que representan los órdenes Rodentia (*Sciurus granatensis* y *Dasyprocta punctata*), Primates (*Ateles geoffroyi*, *Alouatta palliata*, *Cebus capucinus* y *Saguinus geoffroyi*), Carnivora (*Nasua narica*) y Artiodactyla (*Pecari tajacu* y *Mazama temama*). En PG se reportaron 10 especies de los órdenes Pilosa (*Tamandua mexicana*) Rodentia (*Sciurus granatensis* y *Dasyprocta punctata*), Primates (*Alouatta palliata*, *Cebus capucinus* y *Saguinus geoffroyi*), Carnivora (*Nasua narica*) y Artiodactyla (*Pecari tajacu* y *Odocoileus virginianus*). Por último, en PNS se documentaron 9 especies de los órdenes Pilosa (*Tamandua mexicana*) Rodentia (*Sciurus granatensis* y *Dasyprocta punctata*), Primates (*Alouatta palliata*, *Cebus capucinus*), Carnivora (*Nasua narica* y *Puma yagouaroundi*) y Artiodactyla (*Pecari tajacu* y *Mazama temama*) (Tabla 3).

Tabla 3. Número de especies reportadas en cada sitio de estudio y el esfuerzo de muestreo realizado en Kilómetros caminados (Km.). Las siglas representan los sitios de muestreo: Isla Barro Colorado (IBC), Península Gigante (PG) y el Parque Nacional Soberanía (PNS).

Sitio de muestreo	Número de especies	Esfuerzo realizado (Km.)
IBC	9	65.9
PG	10	63.1
PNS	9	49

Se comparó la composición de los ensamblajes de mamíferos en el gradiente de cacería a un esfuerzo de 49 Km., aunque se dejó fuera de este análisis al jaguarundi, debido a que la metodología realizada no permitió que esta especie tuviera la misma probabilidad que las demás de ser registrada. Se observaron especies que se encontraron solo en un sitio de todo el gradiente, tal es el

caso del conejo y el venado cola blanca presentes únicamente en PG y el mono araña únicamente en IBC.

Se realizaron curvas de acumulación de especies para cada sitio de muestreo, con el fin de evaluar la representatividad de las especies de mamíferos registradas en relación a la riqueza total estimada para cada sitio. Todos los modelos de las curvas de acumulación se ajustaron bien a los datos observados en los sitios de muestreo ($R^2 > 0.96$). En el caso de IBC se observaron 9 especies de mamíferos y el modelo de Clench ($R^2 = 0.998$) predice una riqueza total de 10 especies ($a/b = 9.52$) es decir, que se pudo registrar el 90% de la riqueza de mamíferos en este sitio. En PG se observaron 10 especies y el modelo de Clench ($R^2 = 0.962$) predice una riqueza total de 14 especies ($a/b = 13.55$), la proporción de fauna registrada en este sitio fue del 71.43%. Por último, en PNS se observó una riqueza de 9 especies y la riqueza de mamíferos estimada por el modelo de Clench ($R^2 = 0.999$) fue de 13 especies ($a/b = 12.87$), lo que corresponde al 69.23% de las especies de mamíferos estimadas.

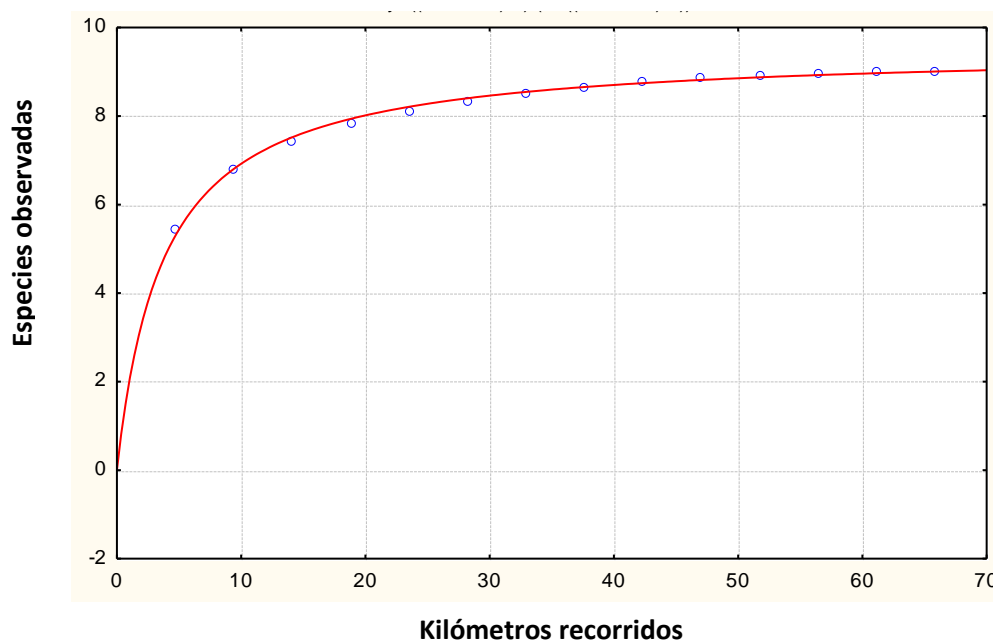


Fig. 5. Curva de acumulación de especies para el inventario de mamíferos en la Isla de Barro Colorado –IBC-, Panamá, durante el año 2008, aplicando la ecuación asintótica basada en el modelo de Clench. (*Riqueza observada* = 9; $R^2 = 0.997$; $a/b = 11.08$; *proporción de fauna registrada* = 90%). Los círculos vacíos representan las muestras aleatorizadas y la línea continua la función de Clench ajustada a la curva.

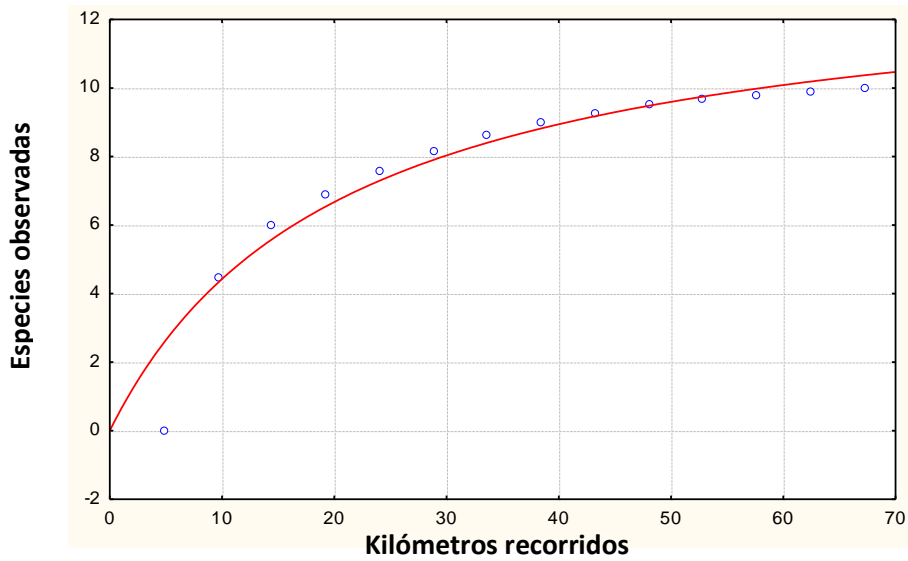


Fig. 6. Curva de acumulación de especies para el inventario de mamíferos en la Península Gigante –PG-, Panamá, durante el año 2008, aplicando la ecuación asintótica basada en el modelo de Clench ($Riqueza\ observada=10$; $R^2=0.962$; $a/b=13.55$; $proporci3n\ de\ fauna\ registrada=71.43\%$). Los círculos vacíos representan las muestras aleatorizadas y la línea continúa la función de Clench ajustada a la curva.

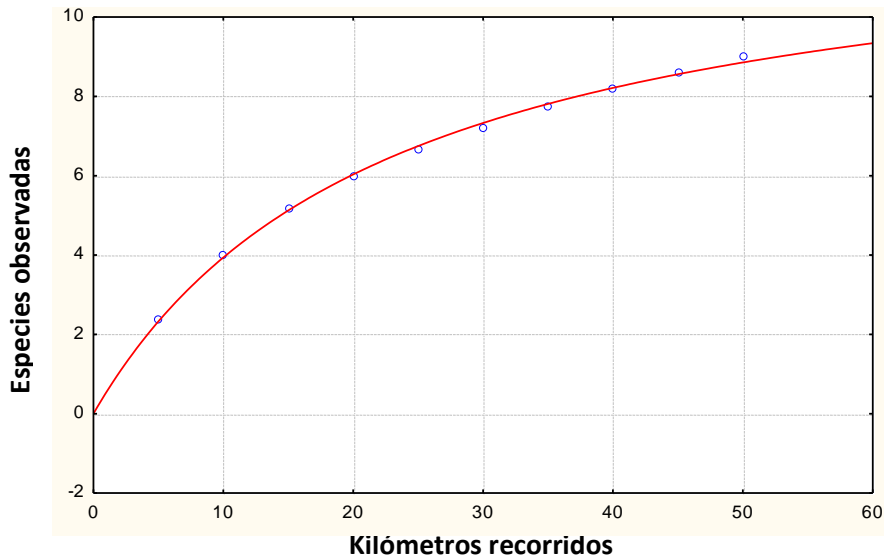


Fig. 7. Curva de acumulación de especies para el inventario de mamíferos en el Parque Nacional Soberanía –PNS-, Panamá, durante el año 2008, aplicando la ecuación asintótica basada en el modelo de Clench ($Riqueza\ observada=9$; $R^2=0.999$; $a/b=12.87$; $proporci3n\ de\ fauna\ registrada=69.23\%$). Los círculos vacíos representan las muestras aleatorizadas y la línea continúa la función de Clench ajustada a la curva.

Efectos de la cacería sobre la abundancia de mamíferos en el área de estudio durante el 2008

Se realizó un análisis de componentes principales para explorar los factores que podrían estar explicando la variabilidad de las abundancias poblacionales de los ensambles de mamíferos en el gradiente y si éste confirma la clasificación de intensidad de cacería estimado para cada sitio de muestreo. La variabilidad de los datos son explicados a través de 2 componentes principales, el primero que corresponde a la intensidad de cacería (eje X) y que contiene el 75.6% de la varianza. El segundo componente (eje Y) contiene el 24% de la varianza pero no fue posible identificar a que factor correspondía. El primer componente distribuyó los sitios de muestreo de menor a mayor de IBC a PG y a PNS (Fig. 8), validando la clasificación realizada para los sitios de estudio en relación a la intensidad de cacería. El segundo componente los distribuye de menor a mayor de IBC a PNS y PG.

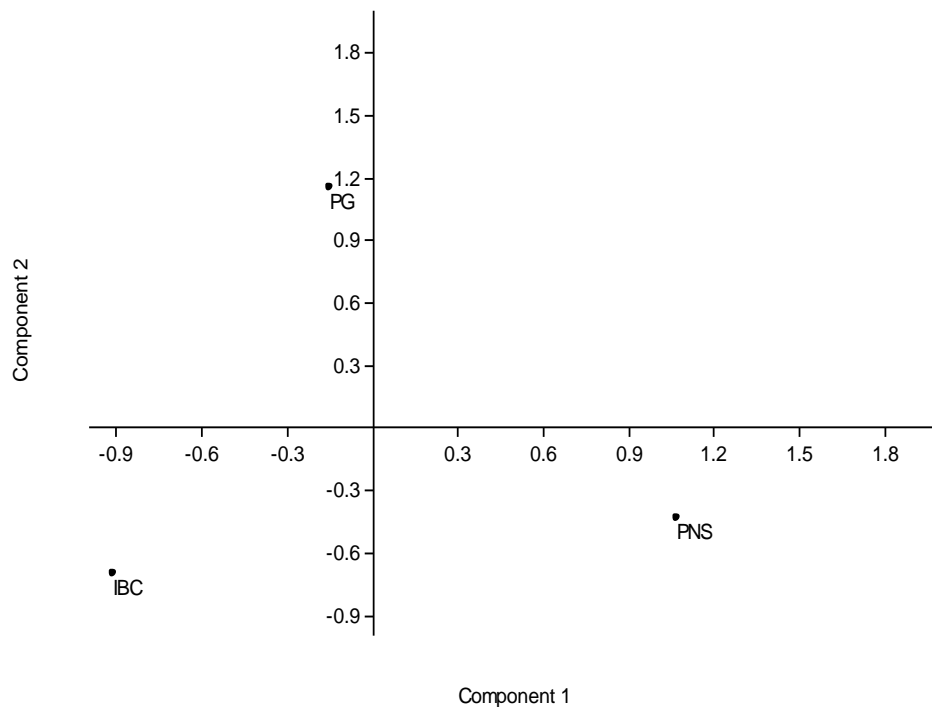


Fig. 8. Análisis de componentes principales utilizando el número de individuos observados durante los censos de muestreo en cada sitio de muestreo.

Con respecto a las abundancias relativas poblacionales entre los sitios de muestreo, es evidente que IBC presenta las abundancias relativas más altas para todas las especies, exceptuando al conejo brasileño, venado cola blanca y oso hormiguero; seguido de PG y por último PNS (Fig. 9). Las especies más abundantes en el gradiente, en orden decreciente de abundancia relativa total, fueron la cotuza (1.67 ind./Km.), coche de monte (1.65 ind./Km.), mono aullador (1.57 grupos/Km.), ardilla (1.28 ind./Km.) y mono capuchino (1.16 grupos/Km.). Las especies menos abundantes yendo de la más a la menos común, son el cabrito y el venado cola blanca (0.11 ind./Km.), mono tití (0.11 grupos/Km.), pizote (0.55 ind./Km.), oso hormiguero (0.08 ind./Km.), conejo brasileño (0.02 ind./Km.), mono araña (0.01 grupos/Km.).

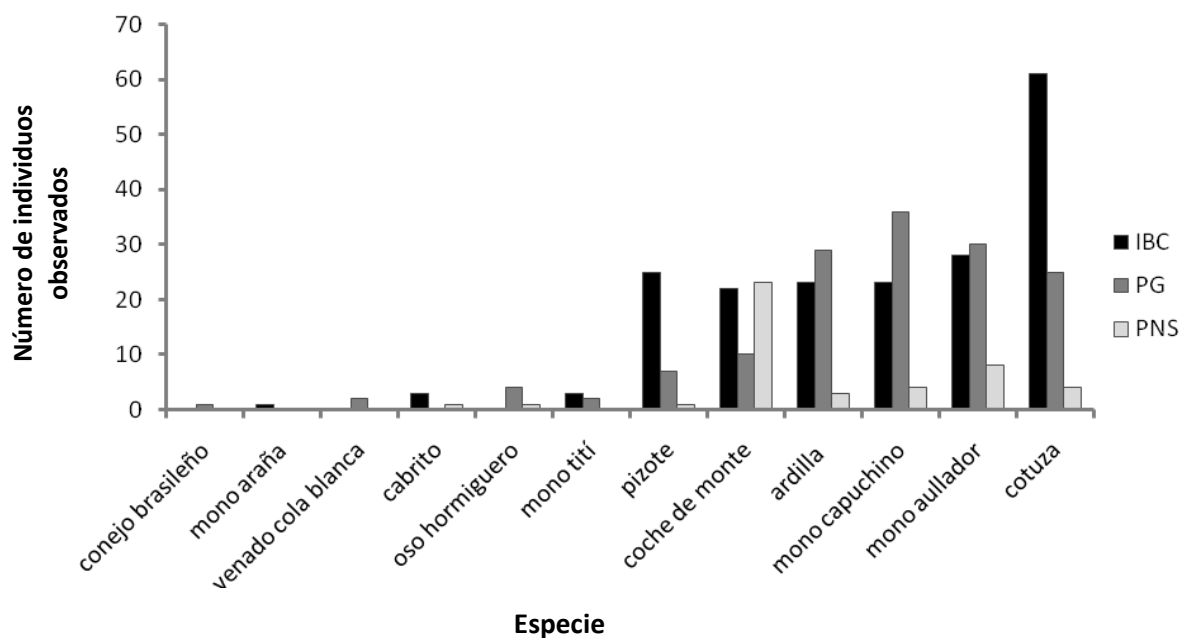


Fig. 9. Número de individuos observados de las especies de mamíferos reportadas durante los censos de muestreo en el gradiente de cacería en el año 2008 con un esfuerzo de 49 Km. Las siglas representan los sitios de muestreo, IBC= Isla de Barro Colorado, PG= Península Gigante y PNS= Parque Nacional Soberanía.

Se encontró una asociación altamente significativa entre la abundancia de especies de mamíferos y la intensidad de cacería en el gradiente ($\chi^2=195.547$, $p<0.0001$). Estas diferencias se deben a que el coche de monte representó el 52.48% de todas las observaciones en PNS ($\chi^2=51.81$) y solo el 6% en PG ($\chi^2=31.80$) y que la cotuza fue la especie más abundante en IBC ($\chi^2=195.547$) y presentó abundancias muy bajas en PG y PNS.

Así mismo, se observaron 3 tipos de respuestas en las abundancias relativas de las especies de mamíferos registradas. La primera consiste en la disminución de las mismas a medida que aumenta la intensidad de cacería, esto es que disminuyen desde IBC a PG y a PNS, siendo menores en este último sitio que presenta la mayor intensidad de cacería (Fig. 10). Las especies cuyas abundancias relativas presentan esta tendencia son la cotuza, pizote y mono tití.

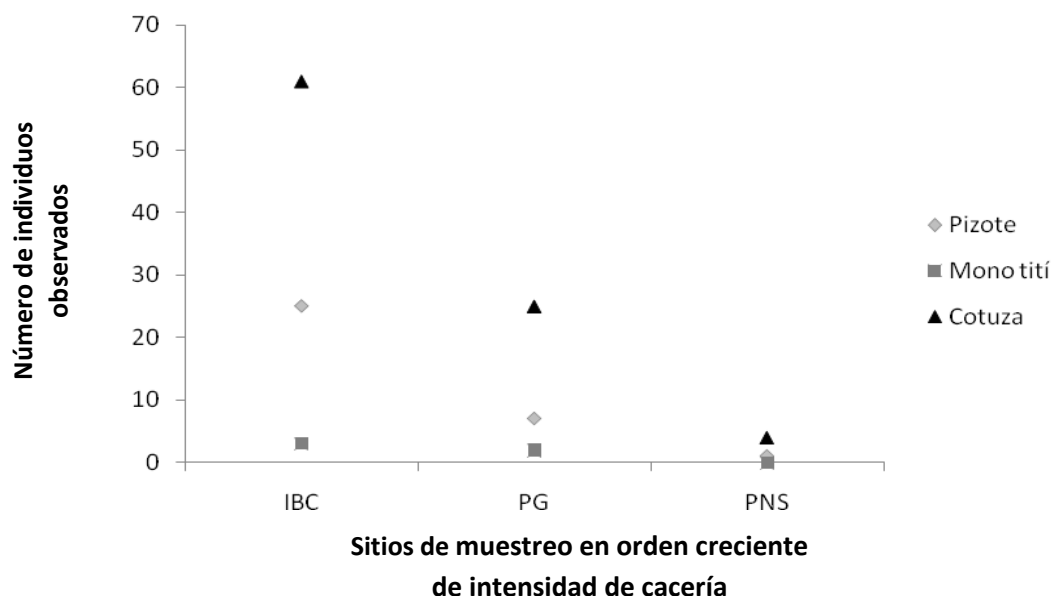


Fig. 10. Número de individuos observados de las especies de mamíferos que disminuyen a medida que aumenta la intensidad de cacería, IBC (sin cacería) < PG (cacería intermedia) < PNS (cacería intensa). Las siglas representan los sitios de muestreo, Isla Barro Colorado –IBC-, Península Gigante –PG- y Parque Nacional Soberanía –PNS-. Fuente: Datos de campo 2008.

La segunda respuesta consiste en que las abundancias poblacionales son altas en IBC (sitio sin cacería), disminuyen drásticamente en PG (cacería intermedia) y vuelven a subir en PNS (cacería alta). Las especies que presentan dicha tendencia son el cabrito y el coche de monte. Por último, están aquellas especies cuyas abundancias relativas poblacionales aumentan de IBC (sin cacería) a PG (cacería intermedia) y vuelven a bajar en PNS (cacería intensa), es decir alcanzan abundancias relativas mayores en donde la cacería es intermedia o incluso se registran únicamente en este sitio. Éstas son el conejo brasileño, venado cola blanca, oso hormiguero, mono capuchino, ardilla y mono aullador.

Se comparó también la riqueza y dominancia de especies en el gradiente, para un esfuerzo de 49 Km. en los 3 sitios de muestreo (se utilizó el menor esfuerzo realizado en el gradiente para hacer comparaciones válidas entre sitios). La riqueza según Menhinik aumentó de IBC ($D' = 0.655$) a PG ($D' = 0.828$) a PNS ($D' = 1.327$) (Fig. 11), sin embargo estos valores no son significativamente diferentes según lo evidencia la prueba de Bootstrap ($p_{IBC-PG} = 0.23$, $p_{PNS-IBC} = 0.08$, $p_{PNS-PG} = 0.23$). La dominancia Berger-Parker por su parte muestra el siguiente patrón PG ($d = 0.25$) < IBC ($d = 0.33$) < PNS ($d = 0.5$). Evidentemente la dominancia en PG y PNS es muy diferente al igual que IBC-PNS ($p = 0.006$), no así para IBC-PG ($p = 0.09$). Una medida que resume estos datos es la forma recíproca del índice de dominancia ($1/d$), la cual evidencia que la diversidad disminuye de PG ($d = 4.05$) a IBC ($d = 3.02$) a y a PNS ($d = 2$).

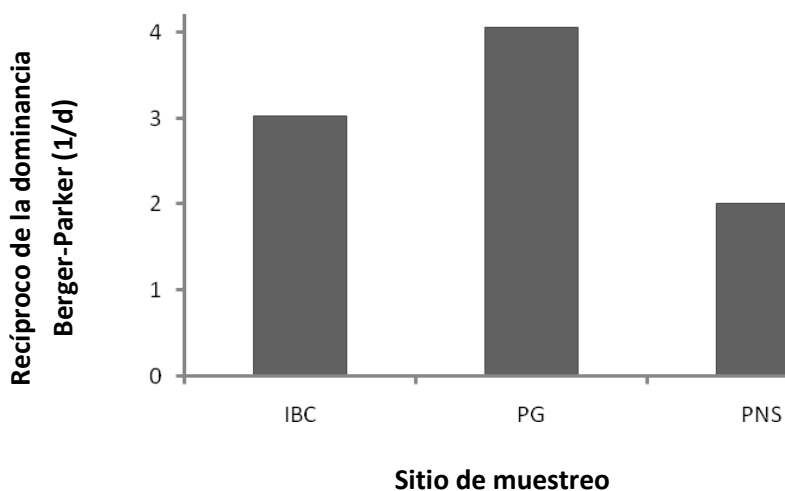


Fig. 11. Recíproco de la dominancia de Berger-Parker ($1/d$) de las especies de los ensambles de mamíferos en el gradiente de cacería durante el año 2008, el cual aumenta a medida que disminuye la diversidad. *Las siglas representan los sitios de muestreo, IBC= Isla de Barro Colorado, PG= Península Gigante y PNS= Parque Nacional Soberanía.*

Variación de las abundancias relativas de mamíferos durante el período 1997-2008

Las abundancias relativas de las especies de mamíferos variaron del año 1997 a 2008 en el gradiente de cacería. En IBC se observa que las abundancias relativas fueron mayores en 1997 que en el 2008 para la mayoría de especies y dichas diferencias son significativas ($\chi^2 = 115.96$, $p = 0.001$). El coche de monte fue la especie que más contribuyó a esta diferencia en IBC, ya que en el 2008 ($\chi^2 = 44.30$) se registró una abundancia relativa 5.77 veces mayor que en 1997 ($\chi^2 = 33.59$).

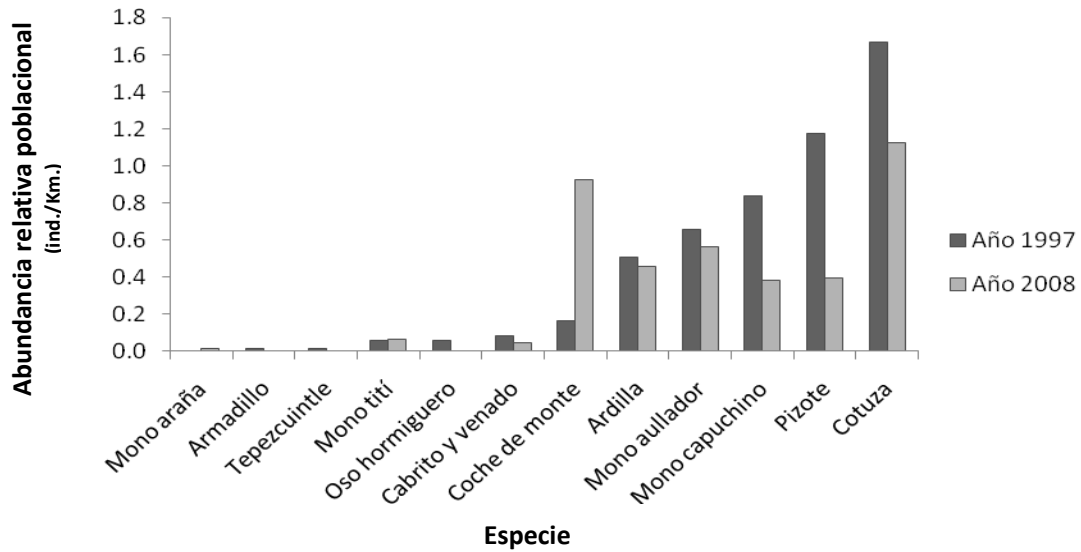


Fig. 12. Comparación de las abundancias relativas poblacionales de los mamíferos reportados en la Isla Barro Colorado (IBC) en 1997 y 2008. *Fuentes: Wright y otros (2000) y datos colectados en campo (2008).*

En PG también se presentaron diferencias significativas en las abundancias relativas de mamíferos en base al año de estudio ($\chi^2=62.65$, $p<0.001$). La ardilla fue la especie que más contribuyó a estas diferencias, tanto en 1997 ($\chi^2=8.80$) como en el 2008 ($\chi^2=8.97$), ya que se registró una abundancia relativa mayor al 50% en comparación con 1997 (Fig. 13). El mono tití ($\chi^2_{1997,2008}=5.56$, 5.67) y el pizote ($\chi^2_{1997,2008}=5.55$, 5.65) disminuyeron en el 2008, pero la magnitud del cambio fue menor que para el caso de la ardilla.

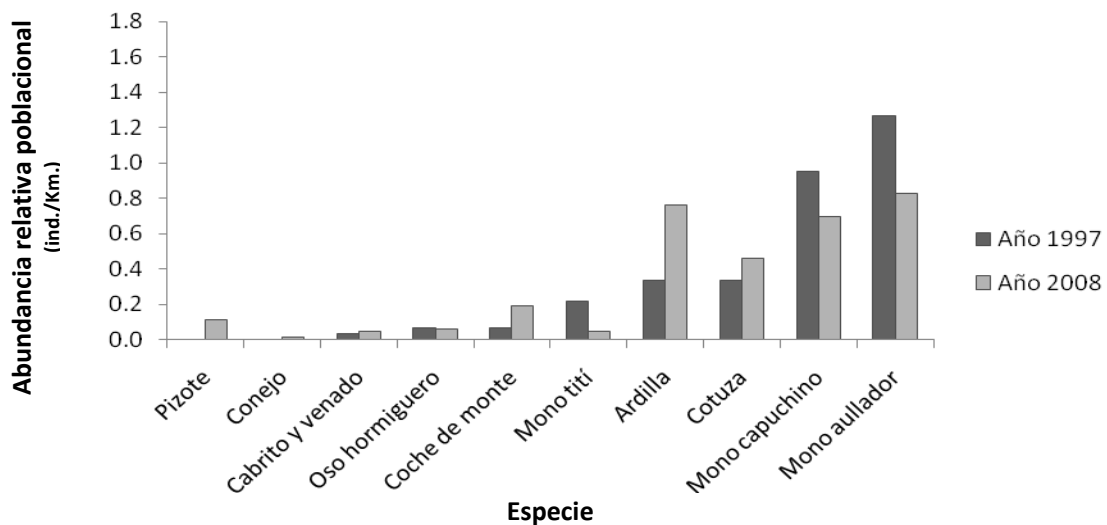


Fig. 13. Comparación de las abundancias relativas poblacionales de los mamíferos reportados en la Península Gigante (PG) en 1997 y 2008. *Fuentes: Wright y otros (2000) y datos colectados en campo (2008).*

En PNS se evidenció la misma tendencia que en los demás sitios de muestreo. Las abundancias relativas de mamíferos presentaron diferencias significativas según el año de estudio ($\chi^2 = 80.26$, $p < 0.001$), siendo el coche de monte el que más contribuyó a dichas variaciones, debido a que no fue observado ningún individuo de esta especie en 1997 ($\chi^2 = 19.64$) y en el 2008 representó el 52% de todas las observaciones ($\chi^2 = 23.91$) (Fig. 14). La Ardilla ($\chi^2_{1997,2008} = 11.05$, 9.08) y el mono capuchino ($\chi^2_{1997,2008} = 6.33$, 5.20) presentaron disminuciones significativas de 1997 a 2008.

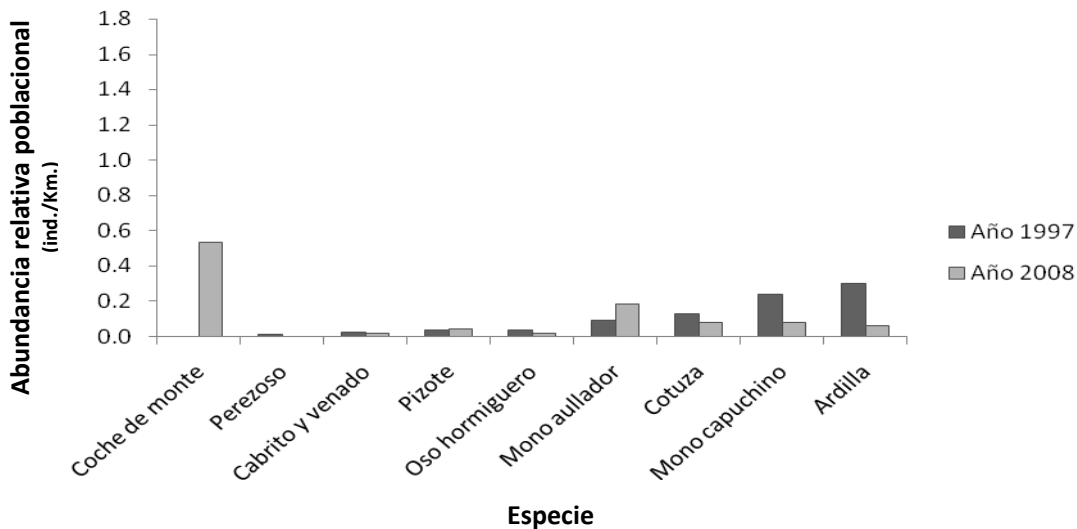


Fig. 14. Comparación de las abundancias relativas poblacionales de los mamíferos reportados en el Parque Nacional Soberanía (PNS) en 1997 y 2008. Fuentes: Wright y otros (2000) y datos colectados en campo (2008).

Así mismo, en 1997 se reportan las mismas respuestas de las abundancias relativas poblacionales de los mamíferos que se observaron en el 2008, con la diferencia de que no todas las especies son consistentes en ambos años de estudio. Con respecto a la primera respuesta, en donde la abundancia relativa poblacional disminuye al aumentar la intensidad de cacería, la cotuza fue la única especie consistente en 1997 y 2008 (IBC-PG-PNS₁₉₉₇ = 1.67 ind./Km., 0.33 ind./Km., 0.13 ind./Km.; IBC-PG-PNS₂₀₀₈ = 1.13 ind./Km., 0.46 ind./Km., 0.08 ind./Km.). Con respecto a la segunda respuesta, en donde las abundancias relativas poblacionales disminuyen en el sitio con cacería intermedia, no se observaron coincidencias. Por último, la tercera respuesta observada en 2008, en donde las abundancias relativas poblacionales aumentan en el sitio con cacería intermedia, los únicos consistentes en ambos años fueron el oso hormiguero (IBC-PG-PNS₁₉₉₇ = 0.06 ind./Km., 0.07 ind./Km., 0.03 ind./Km.; IBC-PG-PNS₂₀₀₈ = 0 ind./Km., 0.06 ind./Km., 0.02 ind./Km.), mono capuchino (IBC-PG-PNS₁₉₉₇ = 0.84 grupos/Km., 0.95 grupos/Km., 0.24 grupos/Km.; IBC-PG-PNS₂₀₀₈ = 0.38 grupos/Km., 0.69 grupos/Km., 0.08 grupos/Km.) y el mono aullador (IBC-PG-PNS₁₉₉₇ = 0.65

grupos/Km., 1.27 grupos/Km., 0.09 grupos/Km.; IBC-PG-PNS₂₀₀₈= 0.56 grupos/Km., 0.82 grupos/Km., 0.18 grupos/Km.).

Efecto de la cacería sobre la sobrevivencia de plántulas debido a la herbivoría de mamíferos

No se encontraron diferencias significativas en la sobrevivencia de plántulas de acuerdo a la especie de plántula ($p=0.87$) ni la presencia o ausencia de mamíferos (plántulas protegidas por jaula o libres) ($p=0.87$) ni la distinta intensidad de cacería ($p=0.88$). No se evidenciaron efectos significativos de la cacería sobre la sobrevivencia de plántulas debido a la herbivoría de mamíferos.

Efecto de la cacería sobre la sobrevivencia de plántulas modelo debido al pisoteo de mamíferos

La frecuencia promedio de sobrevivencia de las plántulas modelo al pisoteo fue menor en PG (0.89) que en IBC (0.92) durante los 20 días de muestreo. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre ambos sitios ($t= -1.42$, $p= 0.16$) bajo las condiciones experimentales de la presente tesis. No se evidenciaron efectos significativos de la cacería sobre la sobrevivencia de plántulas debido al pisoteo provocado por mamíferos.

IX. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

Análisis de intensidad de la cacería en el área de estudio

Se utilizaron 3 métodos indirectos para cuantificar la cacería en los sitios de estudio debido a que esta actividad en áreas protegidas es ilegal y por lo tanto su estudio y cuantificación no es fácil de forma directa. Distinguir entre bosques tropicales sujetos a cacería de aquellos que no lo están representa un problema difícil, ya que la cacería es una forma difusa de extracción de recursos que deja pocas señas visibles (Peres, 2000). En base a las evidencias colectadas por estos 3 métodos se clasificó a PNS como el sitio de mayor intensidad de cacería (Puntaje 1), PG como el de cacería intermedia (Puntaje 2) e IBC como el sitio sin cacería (Puntaje 3). Estas categorías de 1 a 3 son descriptivas y únicamente para fines de comparación en el presente estudio, ya que las evidencias colectadas por los 3 métodos independientes no fueron suficientes para una cuantificación cuantitativa de dicha actividad aunque sí se consideran en la presente tesis como un reflejo de las tendencias de cacería en los sitios de muestreo.

Los patrones de cacería en los últimos 11 años (1997-2008) en PG y en PNS fueron muy diferentes, ya que en PG dicha actividad se concentra, según los registros de ANAM y STRI disponibles, en 3 especies (venado cola blanca, tepezcuintle y cotuza) mientras que en PNS la riqueza de especies cazadas es mucho mayor, ya que son 7 las especies de mamíferos aprovechadas por los cazadores (coche de monte, tepezcuintle, cotuza, capibara, venado cola blanca, armadillo, pizote). Dichas tendencias deben interpretarse muy cuidadosamente debido a que están fuertemente influenciadas por los vacíos de información existentes en torno a la cacería en el área, pero se puede evidenciar que la presión de cacería es más equitativa en el ensamble de mamíferos en PNS que en PG. La distribución equitativa de dicha presión en PNS podría contribuir a disminuir las probabilidades de extinguir localmente, en el corto plazo, a especies cinegéticas importantes. Las mayores abundancias relativas de coche de monte en PNS en comparación con PG podrían confirmar dicha especulación, ya que a pesar de ser la especie más cazada en el sitio de muestreo con mayor intensidad de cacería, su abundancia relativa se asemeja más a las poblaciones de IBC (sin cacería) que las observadas en PG (cacería intermedia).

Composición y riqueza de los ensambles de mamíferos en el gradiente de cacería durante el año 2008

Con respecto a la composición de especies en el área de estudio, es importante resaltar que gran parte de las especies registradas en IBC, especialmente primates, se encuentran reportadas en la lista de especies amenazadas de CITES (CITES, 2009). El mono aullador y el mono tití son especies en estado crítico que se encuentran en peligro de extinción (Apéndice I CITES) mientras que el mono capuchino, mono araña y coche de monte, aunque no se consideran en inminente peligro, sí vulnerables a extinguirse si no se toman medidas para su protección (Apéndice II CITES). Estos datos evidencian la importancia de IBC como un reservorio de fauna, especialmente para aquellas especies amenazadas y/o vulnerables, y su importante contribución a la riqueza de especies del paisaje.

En IBC no se registraron el conejo brasileño, oso hormiguero y venado cola blanca. La ausencia de estas especies se debe a que sus abundancias relativas son muy bajas y el esfuerzo de muestreo realizado no fue suficiente para detectarlas, ya que se conoce que dichas especies están presentes en IBC. El venado cola blanca por ejemplo, se encuentra en la lista de mamíferos de este sitio, pero se registran densidades muy bajas desde 1980 (STRI, 2009).

Hubo especies que se reportaron únicamente en PG, tal es el caso del conejo brasileño y el venado cola blanca. El conejo brasileño es una especie principalmente nocturna, aunque puede detectarse temprano por la mañana o al atardecer (Reid, 1997). Esta muy probablemente sea la razón por la que dicha especie no estuvo bien representada en los censos. Así mismo, se ha evidenciado que el venado cola blanca incrementa su actividad nocturna y se aleja de los caminos y carreteras en sitios donde son cazados (Nixon *et al.*, 1991; Kilgo *et al.*, 1998). En PG el venado es la especie más aprovechada por los cazadores según los registros de STRI, por lo que podría ser probable que los venados en este sitio presenten esta misma conducta y que el horario y la ubicación de los transectos (caminos) hayan contribuido a la poca representatividad de éste en los censos. Sería importante realizar estudios que permitan determinar si la perturbación antropogénica en PG ha llegado a provocar cambios en el comportamiento de esta especie que presenta la mayor presión de cacería en PG, como evidencian Di Bitetti y otros (2008) y si estos cambios presentan repercusiones negativas para la sobrevivencia del mismo. La ausencia del venado en los registros de IBC se debe a que es una especie que está reportada en muy bajas densidades desde 1980 (STRI, 2009) y el esfuerzo de muestreo no fue suficiente para detectarlas.

El mono araña únicamente se reportó para IBC. Éste fue reintroducido en este sitio después de haber sido extirpado de esta área a causa de la cacería. Es posible que dicha especie haya sido extirpada también de los demás sitios de estudio y, al ser este género el más susceptible de todos los primates de América a las presiones antropogénicas (DiFiore y Campbell 2007) debido a que (1) son frugívoros especialistas de bosques primarios (DiFiore, *et al.* 2008) que no se adaptan bien a bosques degradados o secundarios, (2) que presentan características biológicas que les impiden sobreponerse a fuertes presiones ambientales rápidamente (presentan la menor tasa reproductiva de todos los primates reportados en el presente estudio) (Pozo, 2001; DiFiore y Campbell 2007; Shanee, 2009) y (3) necesitan áreas protegidas de tamaños relativamente grandes y con cobertura boscosa extensa (poca perturbación ambiental) (Estrada 1988; Estrada y Coates-Estrada 1996; Sorensen y Fedigan 2000; Zaldivar *et al.*, 2004); su biología y requerimientos de hábitat no les hayan permitido recolonizar y/o mantener poblaciones viables en los demás sitios estudiados. Es por esto que la conservación de IBC se convierte entonces en una acción estratégica para la conservación del mono araña en Panamá y de otras especies igualmente vulnerables.

Por otro lado, hubo especies que únicamente estuvieron ausentes en un sitio, como el oso hormiguero ausente únicamente en IBC, el cabrito en PG y el mono tití en PNS. Es probable que la ausencia de estas especies en los registros se deba a que el esfuerzo realizado no fue suficiente para detectarlas, ya que se conoce que algunas de estas especies están registradas para esos sitios aunque no se detectaron en este censo, con la excepción del mono tití. Esta última especie aunque no está dentro de los registros de cacería ni se encontró evidencia de que fuera cazado, podría ser probable que sea afectado por la extracción vía comercialización para mascotas (Skinner, 2005), lo cual coincidiría con las condiciones de mayor accesibilidad en PNS debido a la cercanía a la ciudad y las carreteras asfaltadas que atraviesan el Parque.

La riqueza específica a nivel de especies, es decir el número total de especies observadas en los sitios de estudio, con un esfuerzo de 4.9ha., fue mayor en PG (S=10spp.), seguido de IBC (S=9 spp.) y por último PNS (S=8spp.). Así mismo, el patrón de riqueza específica a nivel de orden sigue esta misma tendencia, con PG representando el mayor número de órdenes de mamíferos. Las curvas de acumulación de especies muestran que se tiene una muy buena representatividad de las especies de mamíferos para IBC, ya que se logró registrar el 90% de la riqueza estimada para dicho sitio, valor estándar apropiado para los inventarios biológicos, propuesto por Moreno y Halfter (2000). Sin embargo para PG y PNS el inventario de mamíferos alcanza únicamente el 83% y 73%

respectivamente. Para lograr registrar el 90% de la riqueza en PG es necesario realizar un esfuerzo de 68.42km. mientras que para PNS de 60.41km. Registrando el 90% de la riqueza en los sitios de estudio se podrían obtener valores de diversidad y comparaciones más precisas entre los mismos.

Efectos de la cacería sobre la abundancia de mamíferos en el área de estudio durante el 2008

El análisis de componentes principales ordena los sitios de muestreo de menor a mayor de IBC a PG y a PNS en el primer componente principal (75.58% de la varianza) (Fig. 8). Este componente muy probablemente representa la intensidad de cacería, que efectivamente aumenta de IBC a PG y a PNS, por lo que el ordenamiento de los sitios de muestreo en el eje X valida la clasificación realizada de éstos con respecto a la intensidad de cacería.

Con respecto a las abundancias relativas de mamíferos, IBC presenta las más altas para todas las especies reportadas, exceptuando al conejo brasileño, venado cola blanca y oso hormiguero; y presenta la abundancia relativa total más alta de todo el gradiente. PG presenta la segunda abundancia relativa total más alta y por último PNS con la menor. Esta tendencia concuerda con el gradiente de cacería y con los resultados esperados, ya que en IBC no se realiza dicha actividad por lo que se esperaba que las abundancias poblacionales de mamíferos en este sitio fueran mayores que en PG y PNS, en donde sí se da la cacería. Dichas diferencias son altamente significativas ($p < 0.0001$), evidenciando una fuerte asociación entre las abundancias de mamíferos y la intensidad de cacería, principalmente generadas por (i) el coche de monte que presentó una gran abundancia relativa en PNS pero una muy baja abundancia en PG; y (ii) la cotuza, la cual presentó una abundancia relativa grande en IBC pero menores en PG y más aún en PNS.

La alta abundancia relativa del coche de monte en PNS podría ser explicada por la conectividad de dicho sitio con otras áreas protegidas así como por posibles dinámicas fuente-sumidero. El PNS es una importante área protegida puesto que conforma junto con el Parque Nacional Camino de Cruces –PNCC-, un corredor biológico que se extiende a lo largo de la ribera este del Canal de Panamá (PNM, 2008). Podría ser posible que esta conectividad permita que ambas áreas protegidas sostengan poblaciones de coches de monte mayores que las que tendrían por separado. Así mismo, la alta abundancia poblacional del coche de monte en PNS podría estar respondiendo a posibles dispersiones de individuos entre zonas con poca intensidad de cacería a zonas con mayor intensidad de caza. Este proceso de dispersión potencial de animales de áreas adyacentes con hábitats poco perturbados ha sido documentada por Novaro y otros (2000) en varios países del Neotrópico y se le

conoce como dinámica fuente-sumidero. Por último, un factor importante de resaltar es que la presión de cacería en PNS está distribuida entre más especies y de forma más equitativa que en PG, en donde la especie más cazada representa el 62% de la cacería total registrada. Si bien el coche de monte es la especie con mayor presión de cacería en PNS, sus niveles de extracción son relativamente bajos (25%) y la presión total de cacería está distribuida más equitativamente entre las especies de mamíferos del ensamble. Esta distribución de las presiones de cacería entre varias especies podría ser un factor importante que contribuya a disminuir las probabilidades de extinguir localmente especies cinegéticas importantes en el PNS.

La cotuza por su parte no es considerada como una especie preferida por los cazadores en la literatura (Bodmer, 1995; Fa *et al.*, 2002; Peres y Nascimento, 2006) ni por los cazadores en el área de estudio (comunicación personal con guardabosques de STRI y ANAM), sin embargo aparece en los registros de cacería consultados. Tanto la cotuza como el pizote presentan abundancias que disminuyen a medida que incrementa la intensidad de cacería, lo que podría sugerir que especies menos preferidas como éstas están siendo aprovechadas probablemente porque presentan una mayor disponibilidad en el área de estudio en comparación con otras especies más preferidas que poseen menor disponibilidad. La alta abundancia de la cotuza en IBC en comparación con las registradas en los sitios que presentan cacería intermedia (PG) y más aún con el sitio de cacería intensa (PNS) aportan evidencia que podría dar soporte a dicha especulación. Debido a que Wright y colaboradores (2000) encontraron declives significativos en las poblaciones de cotuzas en el área de estudio, estos resultados deberían ser una alerta que motive el monitoreo de especies cinegéticas de mayor valor para los cazadores, ya que puede indicar que dichas poblaciones podrían estar siendo disminuidas fuertemente por la cacería.

Las actividades de caza no parecen tener un efecto negativo sobre la riqueza de especies de los ensambles de mamíferos en el gradiente (ver valores de Menhinik y significancia), pero sí lo tiene sobre la dominancia de especies, la cual es significativamente alta en PNS y que provoca grandes diferencias entre este sitio con PG y con IBC ($p=0.006$). En IBC las especies de mamíferos conforman un gradiente amplio de valores de abundancias relativas distribuidas equitativamente entre las especies, mientras que PNS presenta muchas especies con abundancias relativas muy bajas y una especie con una abundancia muy alta (coche de monte). Estas variaciones entre sitios son las que provocan diferencias significativas en la dominancia de especies en el gradiente de cacería, confirmando las evidencias encontradas en bosques tropicales sujetos a cacería en los que ésta ha

tenido un efecto negativo sobre la abundancia relativa de especies de vertebrados en diferentes clases de tamaño (Peres, 2000).

Tanto la alta abundancia del coche de monte así como su alta dominancia en PNS, y la abundancia del cabrito que es también mayor en dicho sitio, resaltan la importancia de estudiar a fondo las poblaciones de mamíferos sujetas a cacería en PNS. La confirmación de que pueda estar ocurriendo una dinámica fuente-sumidero entre áreas naturales adyacentes que permita la recuperación de poblaciones con abundancia reducida por la cacería, tendría implicaciones importantes en la administración y conservación del PNS, a través de la retroalimentación de estrategias de conservación y manejo de fauna cinegética como recomienda Peres (2000).

La presente tesis evidencia cambios significativos en las abundancias relativas de mamíferos, principalmente en el coche de monte y la cotuza, confirmando resultados encontrados por Wright y otros (2000). La dominancia de los ensambles de mamíferos en el gradiente se ve seriamente afectada por la cacería mientras que la riqueza de especies no presenta diferencias significativas. Estas evidencias resaltan la importancia de continuar con estudios similares que permitan el monitoreo de las poblaciones de mamíferos en los sitios de estudio a largo plazo, ya que un mayor esfuerzo de muestreo y escala temporal permitirían confirmar si (1) el coche de monte y la cotuza son principalmente las especies afectadas por la cacería y las nuevas acciones de control y vigilancia impulsadas desde el 2001 han tenido un impacto positivo en la conservación de la mayoría de especies de mamíferos; (2) si las consecuencias de la cacería requieren un mayor esfuerzo de muestreo para detectar efectos igualmente significativos para todas las demás especies del ensamble; (3) si dinámicas fuente y sumidero ocurren en el área de estudio contribuyendo a la recuperación de especies cinegéticas con fuerte presión de cacería. De cualquier forma, es importante considerar que muy posiblemente los impactos de las acciones de control y vigilancia en el área de estudio sean más evidentes en el largo plazo.

Variaciones en las abundancias relativas de mamíferos durante el período 1997-2008

Las variaciones de las abundancias poblacionales de mamíferos durante el período de 11 años fueron significativas para todos los sitios y para la mayoría de especies en el gradiente de cacería. En IBC las abundancias relativas del coche de monte fueron significativamente menores en 1997 en comparación con el 2008. Dicha evidencia fue inesperada y muy probablemente podrían representar las variaciones naturales de las poblaciones animales a través del tiempo.

Con respecto a PG, fueron 3 las especies que disminuyeron de 1997 a 2008. Éstas fueron el mono aullador, mono tití y mono capuchino. Estos valores deben analizarse con mucha precaución, ya que podría ser posible que dichas diferencias respondan más a la metodología utilizada que a la cacería en este sitio. Esto debido a que dichas especies no suelen ser cazadas y a que el método utilizado en la presente tesis no fue el más adecuado para el monitoreo de poblaciones de primates. Se evidenció también que 6 de las 10 especies observadas en PG presentaron abundancias relativas mayores en el 2008 que en 1997, dichas variaciones fueron significativas para la ardilla y en menor grado para el pizote y el mono tití. Es posible que las variaciones entre años respondan a una mejor protección y conservación del área de estudio, como se estipuló en las hipótesis de la presente tesis, ya que los datos de Wright y otros (2000) evidencian una disminución de las poblaciones de mamíferos para la mitad de las especies registradas y una disminución altamente significativa para la cotuza y el pizote.

Por último, todas las especies menos el mono aullador, pizote y el coche de monte disminuyeron en PNS de 1997 a 2008, siendo significativa la disminución de la ardilla y el mono capuchino. Este resultado fue inesperado, ya que no hay evidencia de que ninguna de estas especies sean cazadas. Así mismo las abundancias relativas del coche de monte presentaron un aumento significativo de 1997 a 2008, lo cual sin duda evidencia que la presión de cacería sobre dicha especie debió haber disminuido a través del tiempo y posiblemente la dinámica fuente-sumidero descrita anteriormente podría jugar un papel importante en la recuperación de las poblaciones de coche de monte. Aumentar el esfuerzo de muestreo podría confirmar si estas disminuciones poblacionales de las especies de mamíferos en PNS son realmente significativas o si la falta de evidencia en este aspecto es producto de un bajo esfuerzo de muestreo.

De las respuestas de las abundancias poblacionales de los mamíferos en el área de estudio, la cotuza fue la única especie cuya disminución al aumentar la intensidad de cacería fue consistente en 1997 y 2008. Este aspecto es de importante consideración debido a que esta disminución sigue vigente 11 años después de haber evidenciado que la cacería afecta significativamente las densidades poblacionales de los mamíferos en los sitios de estudio (Wright *et al.*, 2000). Estos resultados deberían ser una alerta que motive el monitoreo de las poblaciones de cotuza en el área de estudio, ya que si bien dicha especie es un roedor y presenta tasas de crecimiento altas, juega un rol fundamental en la dispersión y predación de semillas vegetales y su aprovechamiento no sostenible

podría provocar alteraciones en la regeneración de especies vegetales importantes (Asquith *et al.*, 1999; Donatti *et al.*, 2009)

Efecto de la cacería sobre la sobrevivencia de plántulas debido a la herbivoría de mamíferos

No se encontraron diferencias significativas entre la sobrevivencia de plántulas por especie ($p=0.87$), nivel de cacería ($p=0.87$) o tratamiento de las plántulas ($p=0.88$) bajo las condiciones del presente estudio, como lo evidencian los valores de p del Test Fisher exact del análisis de contingencia. Esto puede indicar 2 posibles situaciones, que el esfuerzo realizado no fue suficiente para detectar posibles variaciones en la sobrevivencia de plántulas en IBC y PG provocada por la herbivoría de mamíferos o que los efectos de la cacería en PG no son tan intensos como para producir a corto plazo efectos negativos sobre la sobrevivencia de plántulas. Es posible que la disminución significativa de la sobrevivencia de plántulas sea un proceso ecológico observable en bosques con niveles de cacería comparativamente muy diferentes o incluso extremos, como lo evidencian estudios de Dirzo y Miranda (1990, 1991) y Roldán y Simonetti (2001), lo cual explicaría la ausencia de diferencias significativas entre IBC (sin cacería) y PG (cacería intermedia). Sin embargo estudios de sobrevivencia de plántulas deben abarcar escalas temporales y espaciales mucho mayores que las de la presente tesis para obtener conclusiones más certeras.

Efecto de la cacería sobre la sobrevivencia de plántulas modelo debido al pisoteo de mamíferos en dos áreas con diferente intensidad de cacería

No se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias de sobrevivencia promedio de las plántulas modelo al pisoteo ($t= -1.42$, $p= 0.16$) (Fig. 18). Esto se debe muy probablemente, a que el tiempo que pasaron los modelos en el bosque no fue suficiente para detectar diferencias en la sobrevivencia de los modelos. Existen estudios que evidencian diferencias significativas en la sobrevivencia de plántulas en espacios temporales de tan solo 2 meses (Clark y Clark, 1989), de tal forma que únicamente realizando estudios que aborden el pisoteo de plántulas en IBC y PG que utilicen espacios temporales mayores (Dirzo y Miranda, 1990; y Roldán y Simonetti, 2001), permitirían concluir si la cacería en dicha área no tiene efectos significativos sobre la sobrevivencia de las plántulas o si se requiere aumentar el esfuerzo de muestreo para detectar dichas diferencias.

Si bien han habido esfuerzos que han buscado esclarecer los efectos de la cacería sobre la estructura de los ensamblajes vegetales, es de vital importancia realizar estudios a largo plazo que permitan realizar análisis más detallados acerca de los impactos de la cacería sobre la estructura de los

bosques tropicales (Terborgh y Wright, 1994; Stoner *et al.*, 2007), especialmente cuando se considera la existencia de gran cantidad de bosques vacíos (Redford, 1992).

La cacería en Guatemala

Se estima que son cientos de toneladas de biomasa animal las que se cosechan anualmente en las áreas silvestres de Guatemala, en especial en espacios donde todavía existen extensiones considerables de bosque asociadas a áreas protegidas y comunidades humanas. Registros de caza en sitios como Uaxactún, Área de Protección Especial Punta de Manabique y Eco-región de Lachuá reportan desde 1.23 hasta 36.7 toneladas de biomasa animal extraídas en períodos desde 7.5 meses hasta 2 años. La cosecha permanente de animales silvestres y las transformaciones aceleradas de los espacios naturales constituyen hoy día el mayor peligro para el mantenimiento de las poblaciones de fauna cinegética (FUNDARY y ONCA, 2004; Morales *et al.*, 2004).

Aún cuando el uso de especies cinegéticas se ha realizado durante décadas en el país y que algunos trabajos han generado información acerca de su aprovechamiento, sobre todo en el área de la Reserva de la Biósfera Maya, Altiplano occidental y la Reserva de Biósfera de las Minas; la falta de estudios que aborden las densidades poblacionales de las especies cinegéticas, así como la falta de continuidad y seguimiento de las mismas, ha provocado un aprovechamiento de la fauna cuya sostenibilidad en el largo plazo carece de sustento técnico (CECON y PROBIOMA, 2005). A esta falta de información poblacional se le suma que la cacería de subsistencia, una de las principales causas de la pérdida de mamíferos en el mundo, ha sido muy poco estudiada y menos aún regulada en el país (al contrario de la caza deportiva que ha sido caracterizada bastante bien). El único ejemplo exitoso de un manejo sostenible sustentado en la generación continua de información técnica ha sido el Proyecto Pavo en las concesiones forestales de Carmelita y Uaxactún (Baur, 2004).

CECON y PROBIOMA (2005) es el documento más completo y actualizado de la cacería en Guatemala hasta la fecha y constituye un análisis integral del proceso de manejo de la fauna cinegética del país. Una comparación entre este estudio y la presente tesis evidencia muchas similitudes entre Panamá y Guatemala. En ambos países se comparten las especies de mamíferos que son aprovechadas por los cazadores y las frecuencias de caza de dichas especies presentan la misma jerarquía, siendo el venado cola blanca la especie más cazada, seguido del tepezcuintle,

coche de monte y cabrito. Así mismo, en Guatemala se observan otros patrones de cacería que han sido evidenciados en Panamá y otros países.

El 75% de los cazadores deportivos en Guatemala consideran, en base a sus observaciones en el campo, que la abundancia de la fauna ha disminuido de 50-75% en los años 2000 a 2005 (CECON y PROBIOMA, 2005). Estos patrones de disminución de abundancias vía cacería han sido evidenciados en Panamá por Wright y otros (2000), Smith (2008), la presente tesis y en muchos otros países del Neotrópico (Bodmer *et al.*, 1994; Peres *et al.*, 2006; Peres y Palacios, 2007). Aunque en Guatemala se carece de estudios que evalúen las poblaciones de especies cinegéticas de acuerdo a la presión de cacería, estas observaciones podrían sugerir que la caza -muy probablemente actuando en sinergia con otros factores antropogénicos- está generando una fuerte presión sobre las poblaciones animales y provocando una disminución de las mismas. Esta especulación podría no estar tan lejos de la realidad, especialmente cuando se considera que la cacería en Guatemala es una actividad que se desarrolla sin ningún control y en ausencia completa de regulación y manejo de la fauna cinegética (CECON y PROBIOMA, 2005).

Otro aspecto a resaltar es que los cazadores que afirman que las poblaciones de animales han aumentado en Guatemala (25%) comentan que la abundancia de las especies no cinegéticas ha incrementado (CECON y PROBIOMA, 2005). Este patrón de abundancia se ha observado en sitios con fuertes presiones de cacería, en donde las especies que son cazadas presentan aumentos poblacionales debido a que sus predadores y/o competidores han sido disminuidos o extirpados de esos sitios, afectando en primera instancia la estructura de los ensambles de mamíferos. Este patrón también ha sido evidenciado en Panamá y en todo el Neotrópico según Wright (2003), Andresen y Laurance (2007) y Peres y Palacios (2007).

Esta información, en su mayoría descriptiva, podría indicar que muy probablemente la cacería en Guatemala está teniendo un fuerte impacto sobre la fauna guatemalteca. Sin embargo, es imposible determinar con la información disponible actualmente, si dichos impactos son realmente significativos para la fauna cinegética y para los ecosistemas, especialmente si no se invierten recursos en la ejecución y seguimiento de estudios que estimen la biomasa animal cosechada y el potencial de producción de las áreas sujetas a cacería.

Una lección aprendida durante la ejecución de la presente tesis es que la cuantificación de la presión de cacería en áreas protegidas es realmente difícil, ya que al ser ilegal suele ser llevada a cabo de

forma solapada y es poco perceptible, así mismo es casi imposible obtener ayuda de los cazadores locales por temor a represalias. Es por esto que estudios de cacería que se lleven a cabo en áreas protegidas pueden considerar desde el inicio medidas alternativas para dicha cuantificación, tales como la estimación de biomasa cosechada en base a la carne presente en los mercados locales (Fa *et al.*, 2000), la cual ha sido utilizada, aunque en forma más descriptiva, en la RBM (WCS, 2004).

La presente tesis ha evidenciado tres aspectos importantes que podrían ser considerados para fortalecer el estudio y evaluación de la cacería en Guatemala. El primero es que existen similitudes importantes en los patrones generados por la cacería en Panamá y Guatemala, lo cual es de gran importancia si se considera a dichas similitudes como áreas de oportunidad para utilizar más de 86 años de conocimiento y lecciones aprendidas del STRI en Panamá para dirigir los esfuerzos de conservación en países como Guatemala (y el resto de Centroamérica) en donde diversos campos de investigación, como el de cacería, aún están en sus inicios.

Segundo, que la colecta de datos suficientes de abundancias poblacionales de mamíferos para la evaluación y monitoreo del manejo de las mismas requiere grandes inversiones de esfuerzo, recursos humanos y financieros. En países como Guatemala en donde la investigación no es una prioridad del Estado y en donde los recursos financieros para dicha actividad son limitados, sería de valiosa importancia implementar una estrategia en la que se priorice la investigación en áreas protegidas prioritarias para la conservación, ya que son éstas las destinadas para la protección de la biodiversidad guatemalteca y muy probablemente representan las áreas fuente para las localidades aledañas en donde la falta de protección de la fauna puede estar provocando su disminución. De esta forma puede fortalecerse la calidad e impacto de los resultados obtenidos, teniendo pocas áreas estudiadas pero con datos biológicos, ecológicos y etológicos de la fauna cinegética que contribuyan a fortalecer el manejo de éstas en el país.

Tercero, los efectos de la cacería si bien tienen impactos fuertes sobre la fauna cinegética también poseen efectos indirectos igual de importantes sobre la estructura vegetal y el ecosistema en general. El estudio de los procesos de reclutamiento de las plantas que influyen grandemente sobre la biodiversidad del ecosistema, tales como la herbivoría y pisoteo de plántulas estudiados en la presente tesis, así como las alteraciones de dichos procesos ante la cacería, deben ser temas a implementar en el estudio de dicha actividad en Guatemala para empezar abordar el tema de los bosques vacíos propuestos por Redford (1992).

X. CONCLUSIONES

1. Con un esfuerzo de 177.9km recorridos se registraron un total de 13 especies de mastofauna en la Isla Barro Colorado –IBC-, Península Gigante - PG - y Parque Nacional Soberanía – PNS-.
2. La intensidad de cacería en el área de estudio va en aumento de IBC a PG y a PNS.
3. Existe una fuerte asociación entre la intensidad de cacería y las abundancias poblacionales de mamíferos, principalmente para el coche de monte y la cotuza.
4. Las abundancias relativas de las poblaciones de mamíferos están relacionadas de forma directa con el nivel de protección y vigilancia de los sitios en el área de estudio. En IBC y PG en donde la protección ha aumentado, las abundancias relativas de mamíferos también se han incrementado, mientras que en PNS en donde el control ha disminuido por falta de recursos, las abundancias relativas del 67% de las especies observadas disminuyeron durante el período de 1997 a 2008.
5. Bajo las condiciones experimentales de la presente tesis la cacería no provocó efectos significativos sobre la sobrevivencia de plántulas a la herbivoría de mamíferos en los sitios de estudio.
6. Bajo las condiciones experimentales de la presente tesis la cacería no provocó efectos significativos sobre la sobrevivencia de plántulas modelo al pisoteo provocado por mamíferos en los sitios de estudio.

XI. RECOMENDACIONES PARA EL CASO DE GUATEMALA

1. Incorporar en el estudio de la cacería en Guatemala diversidad de métodos e indicadores que permitan un análisis científico, integrado y más completo de los impactos de la cacería en el país.
2. Impulsar el monitoreo de poblaciones animales en áreas protegidas prioritarias para la conservación, dentro del marco de evaluación y monitoreo ecológico de las áreas protegidas, como una estrategia para el fortalecimiento del estudio de la cacería en Guatemala.
3. Abordar el tema de cacería de forma holística orientando esfuerzos que vinculen la presión de cacería con la estructura y las dinámicas de reclutamiento de plantas, que sin duda, son alterados por la cacería intensa y juegan un rol fundamental en la generación y mantenimiento de la diversidad de especies.
4. Aplicar técnicas de muestreo indirectas, tales como el pisoteo y la herbivoría de plántulas, como alternativas más económicas y sencillas para estudiar las actividades de cacería y sus impactos en áreas donde la perturbación no es evidente.
5. Aprovechar las áreas de oportunidad generadas por el conocimiento y lecciones aprendidas del STRI en Panamá para dirigir los esfuerzos de evaluación y monitoreo de cacería en Guatemala.

XII. REFERENCIAS

1. Alvarez-Clare, S. y Kitajima, K. 2007. Physical defense traits enhance seedling survival of neotropical tree species. *Functional Ecology*, 21(6):1044–1054.
2. Andresen, E. y Laurance, S. 2007. Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica*, 39(1):141–146.
3. Asquith, N. y Mejía-Chang, M. 2005. Mammals, edge effects, and the loss of tropical forest diversity. *Ecology*, 86(2):379-390.
4. Asquith, N., Terborgh, J., Arnold, A. y Riveros, C. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Tropical Ecology*, 15(2):229-235.
5. Asquith, N., Wright, S. y Clauss, M. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology*, 78(3):941-946.
6. Autoridad Nacional de Ambiente –ANAM-. 2006. Parque Nacional Soberanía. Panamá. Disponible en: <http://www.anam.gob.pa/areas%20protegidas/parque%20soberania.htm> (citado el 4 de octubre 2008).
7. Baur, E. 2004. Resumen Popular: Proyecto piloto de cacería deportiva y conservación del Pavo Ocelado "Proyecto Pavo". Informe Técnico. Wildlife Conservation Society –WCS-. Guatemala. 11 pp.
8. Bennett, E. 2002. Is there a link between wild meat and food security? *Conservation Biology*, 16(3):590-592.
9. Beckman, N. y Muller-Landau, H. 2007. Differential effects of hunting on pre-dispersal seed predation and primary and secondary seed removal of two Neotropical tree species. *Biotropica*, 39(3): 328–339.
10. Bodmer, R. 1995. Managing Amazonian wildlife: biological correlates of game choice by detribalized hunters. *Ecological Applications*, 5(4):872–877.
11. Bodmer, E., Eisenberg, J. y Redford, K. 1994. Hunting and the Likelihood of Extinction of Amazonian Mammals. *Conservation Biology*, 11(2):460-466.
12. Bodmer, R., Aquino, R. y Puertas, P. 1997. Alternativas de manejo para la Reserva Nacional Pacaya Samiria: Un análisis sobre el uso sostenible de la caza. Pp. 65-74. En: Fang, T., Bodmer, R., Aquino, R. y Valqui, M. (eds.). *Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonia*. La Paz. Bolivia.

13. Centro de Estudios Conservacionistas –CECON- y Asociación de profesionales en Biodiversidad y Medio Ambiente–PROBIOMA-. 2005. Avances en el tema de cacería en Guatemala: Diagnóstico. Guatemala. CECON, PROBIOMA, ONCA, CCTP. 140pp.
14. Chapman, C. y Chapman, L. 1995. Survival without dispersers?: Seedling recruitment under parents. *Conservation Biology*, 9(3):675-678.
15. Clark, D. y Clark, D. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos*, 55(2):225-230.
16. Clarke, F., Rostant, L. y Racey, P. 2005. Life after logging: post-logging recovery of a neotropical bat community. *Applied Ecology*, 42(2):409–420.
17. Colwell, R. 2006. EstimateS: Statistical Estimation of species richness and shared species from samples. Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateSPages/AboutEstimateS.htm#MajorFeatures> (citado el 12 de octubre del 2008).
18. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora –CITES-. 2009. Disponible en: <http://www.cites.org/>. Consultado el 29 de octubre de 2009.
19. Corlett, R. 2007. The impact of hunting on the mammalian fauna of tropical Asian forests. *Biotropica*, 39(3):292-303.
20. Croat, T. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Universidad de Stanford. California. Estados Unidos. 943pp.
21. DeMattia, E., Curran, L. y Rathcke, B. 2004. Effects of Small Rodents and Large Mammals on Neotropical Seeds. *Ecology*, 85(8):2161-2170.
22. Di Bitetti, M., Paviolo, A., Ferrari, C., De Angelo, C. y Di Blanco, Y. 2008. Differential Responses to Hunting in Two Sympatric Species of Brocket Deer (*Mazama americana* and *M. nana*). *Biotropica*, 40(5):636–645.
23. Di Fiore, A. y Campbell, C. 2007. The Atelines: variation in ecology, behavior, and social organization. Pp. 1155-185. En: Campbell, C., Fuentes, A., MacKinnon, K., Panger, M. y Bearder, S. (eds.). *Primates in Perspective*. Oxford University press. Nueva York.
24. Dirzo, R. y Miranda, A. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function an diversity-A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*, 4(4):444-447.

25. Dirzo, R. y Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Pp. 273-287. En: Price, P., Lewinsohn, T., Fernandes, G. y Benson, W. (eds.). *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*, Wiley. Nueva York. Estados Unidos.
26. Dirzo, R., Mendoza, E. y Ortiz, P. 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica*, 39 (3):355-362.
27. Donatti, C. Guimarães, P. y Galetti, M. 2009. Seed dispersal and predation in the endemic Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser abundance. *Ecological Research*, 24(6):1187-1195.
28. Estrada, A. 1988. Tropical rainforest conversion and perspectives in the conservation of wild primates (*Alouatta* and *Ateles*) in Mexico. *American Journal of Primatology*, 14(4):315-317.
29. Estrada, A. y Coates-Estrada, R. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas. *International Journal of Primatology*, 17(5):759-783.
30. Fa, J. y Peres, C. 2001. Game vertebrate extraction in African and Neotropical forests: an intercontinental comparison. Pp. 203-241. En: Reynolds, J., Mace, G., Robinson, J. y Redford, K. (eds.). *Conservation of exploited species*. Cambridge University Press. Inglaterra.
31. Fa, J., Peres, C. y Meeuwig, J. 2002. Bushmeat exploitation in tropical forests: An intercontinental comparison. *Conservation Biology*, 16(1):232-237.
32. Fundación para la Conservación del Medio Ambiente y los Recursos Naturales “Mario Dary” – FUNDARY- y Organización Nacional para la Conservación y El Ambiente -ONCA -. 2004. Actividad de Cacería en el área de protección especial Punta de Manabique. Fondo Nacional para la Conservación de la Naturaleza –FONACON-. 77pp.
33. Galetti, M. Donatti, C. Pires, A. Guimaraes, P. y Jordano, P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: The combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Linnean Society*, 151(1):141-149.
34. Gathua, M. 2000. The effects of primates and squirrels on seed survival of a canopy tree, *Azelia quanzensis*, in Arabuko-Sokoke Forest, Kenya. *Biotropica*, 32(1):127-132.
35. Groom, M., Meffe, G. y Carroll, R. 2006. *Principles of Conservation Biology*. 3ra. Edición. Sinauer Associates. Estados Unidos. 729pp.

36. Groom, P., Lamont, B. y Markey, A. 1997. Influence of leaf type and plant age on leaf structure and sclerophylly in *Hakea* (Proteaceae). *Australian Journal of Botany*, 45(5):827–838.
37. Guariguata, M., Arias-LeClaire, H. y Jones, G. 2002. Tree seed fate in a logged and fragmented forest landscape, northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 34(3):405–415.
38. Hamer, O., Harper, D y Ryan, P. 2001. PAST: Paleontological statistics software for education and data analysis. *Paleontología electrónica*, 4(1):9.
39. Howe, H. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:201-228.
40. Juste, J., Perez, J. y Castroviejo, J. 1995. Market Dynamics of Bushmeat Species in Equatorial Guinea. *Applied Ecology*, 32(3):454-467.
41. Kilgo, J., Labisky, R. y Fritzen, D. 1998. Influences of Hunting on the Behavior of White-Tailed Deer: Implications for Conservation of the Florida Panther. *Conservation Biology*, 12(6):1359-1364.
42. Morales, J., Cóbar, A., Ramírez, F., Morales, A., Moreira, J., Leonardo, R. y González, M. 2005. Programa Piloto para la Conservación y Manejo de especies cinegéticas en tres comunidades de la Reserva de Biósfera Sierra de las Minas. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología –CONCYT-. Guatemala. 121pp.
43. Morales J., Rosales M., Hermes, M., Méndez, C. y Yurrita, C. 2004. El Manejo de la Cacería Comunitaria en la Eco-región de Lachuá, Alta Verapaz. Documento Técnico. Alta Verapaz, Guatemala. 8pp.
44. Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza. España. 83pp.
45. Moreno, C. y Halfter, G. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Applied Ecology*, 37(1):149-158.
46. Muchaal, P. y Ngandjui, G. 1999. Impact of Village Hunting on Wildlife Populations in the Western Dja Reserve, Cameroon. *Conservation Biology*, 13(2):385-396.
47. Muller-Landau, H. 2007. Predicting the long-term effects of hunting on plant species composition and diversity in tropical forests. *Biotropica*, 39(3):372-384.

48. Nixon, C; Hansen, L; Brewer, P. y Chelvig, J. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildlife Monographs*, 118:1-77.
49. Novaro, A., Redford, K. y Bodmer, R. 2000. Effect of Hunting in Source-Sink Systems in the Neotropics. *Conservation Biology*, 14(3):713-721.
50. Nuñez-Iturri, G. y Howe, H. 2007. Bushmeat and the fate of trees with seeds dispersed by large primates in a lowland rainforest in western Amazonia. *Biotropica*, 39(3): 348–354.
51. Paine, C. y Beck, H. 2007. Seed predation by neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology*, 88(12):3076–3087.
52. Parque Natural Metropolitano –PNM-. 2008. Disponible en: <http://www.parquemropolitano.org/inicio.html>. Consultado el 2 de noviembre de 2009.
53. Peres, C. 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation Biology*, 14(1):240–253.
54. Peres, C. y Lake, I. 2003. Extent of Nontimber Resource Extraction in Tropical Forests: Accessibility to Game Vertebrates by Hunters in the Amazon Basin. *Conservation Biology*, 17(2):521-535.
55. Peres, C. y Nascimento, H. 2006. Impact of game hunting by the Kayapo´ of south-eastern Amazonia: implications for wildlife conservation in tropical forest indigenous reserves. *Biodiversity and Conservation*, 15(8):2627–2653.
56. Peres, C. y Palacios, E. 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian Forests: Implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica*, 39(3):304-315.
57. Pozo, R. 2001. Social behavior and diet of the spider monkey, *Ateles belzebuth*, in the Yasuni national park, Ecuador. *Neotropical Primates*, 9(2):69-74.
58. Racey, P. y Entwistle, A. 2003. Conservation Ecology of Bats. Pp:680-722. En: Kunz, T. y Fenton, M. (eds.). *Bat Ecology*. The University of Chicago Press. Chicago.
59. Rafferty, C. y Lamont, B. 2007. Selective herbivory by mammals on 19 species planted at two densities. *Acta Oecologica*, 32(1):1-13.

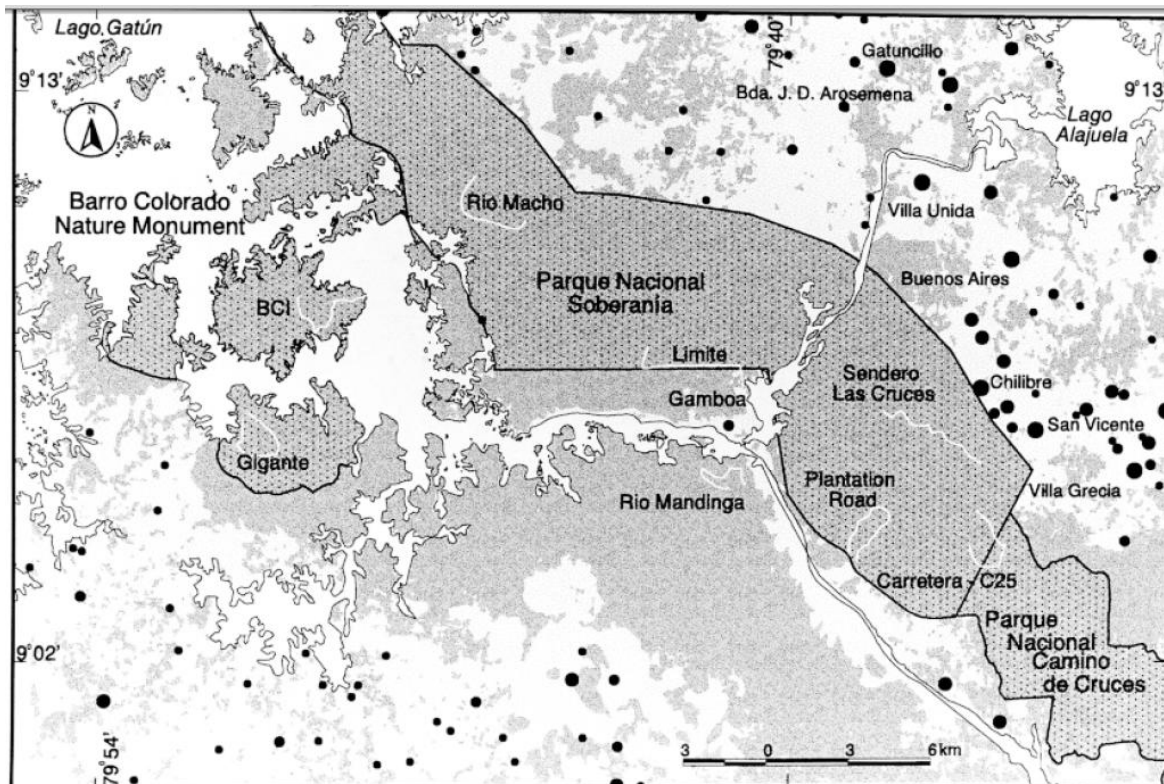
60. Rainforest Alliance. 2001. Entendiendo el Parque Panameño Soberanía Nacional: Un Bosque Rico en Biodiversidad con Enormes Problemas Urbanos. Eco-exchange. Disponible en: <http://www.rainforest-alliance.org/neotropics/eco-exchange/2001/mar01-2.html>. Consultado el 5 de noviembre de 2009.
61. Redford, K. 1992. The empty forest. *BioScience*, 42(6):412-422.
62. Redford, K., Taber, A. y Simonetti, J. 1990. There is more to biodiversity than tropical rainforests. *Conservation Biology*, 43(3):328-330.
63. Reid, F. 1997. *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press. Oxford. 344pp.
64. Robinson, J. y Redford, K. 1991. *Neotropical wildlife use and conservation*. University of Chicago Press. Estados Unidos. 538pp.
65. Roldán, A. y Simonetti, J. 2002. Plant-Mammal interactions in tropical bolivian forests with different hunting pressures. *Conservation Biology*, 15(3):617-623.
66. SAS Institute Inc. JMP 7.0.1. 2007. *Business Analytics and Business Intelligence Software*.
67. Shane, S. 2009. Modelling spider monkeys *Ateles* spp. (Gray, 1825): ecological responses and conservation implications to increased elevation. *Journal of Threatened Taxa*, 1(9):450-456.
68. Skinner, C. 2005. A field study of Geoffroy's tamarin (*Saguinus geoffroyi*) in Panama. *American Journal of Primatology*, 9(1):15-25.
69. Smith, D. 2008. The spatial patterns of indigenous wildlife use in western Panama: Implications for conservation management. *Biological Conservation*, 141(4):925-937.
70. Smithsonian Tropical Research Institute –STRI-. 2006. Monumento Natural Isla de Barro Colorado. Disponible en: http://www.stri.org/espanol/conservacion/monumento_natural_ibc.php (citado el 13 de octubre 2008).
71. Smithsonian Tropical Research Institute –STRI-. 2008. Celebrating the 85th. anniversary of Barro Colorado Island. Luna Llena: Barro Colorado Natural Monument Visitors Program Newsletter, Edición Especial. Disponible en: http://striweb.si.edu/luna_llena/PDFs/lunallenabril2008eng.pdf (citado el 11 de marzo 2009).

72. Smithsonian Tropical Research Institute –STRI-. 2009. BCI Mammal Species List: Mammal Monitoring Program. Disponible en: http://striweb.si.edu/esp/tesp/mammals_list.htm (citado el 1 de diciembre de 2009).
73. Sorensen, T. y Fedigan, L. 2000. Distribution of three monkey species along a gradient of regenerating tropical dry forest. *Biology Conservation*, 92(2):227-240.
74. StatSoft Inc. STATISTICA 8.0. Data analysis software system. Estados Unidos.
75. Stoner, K. 1994. Population density of the Mantled howler monkey (*Allouata palliata*) at La Selva Biological Reserve, Costa Rica: A new technique to analyze census data. *Biotropica*, 26 (3):332-340.
76. Stoner, K., Vulinec, K., Wright, S. y Peres, A. 2007. Hunting and plant community dynamics in tropical forests: A Synthesis and Future Directions. *Biotropica*, 39(3):385–392.
77. Schipper, J., Chanson, J., Chiozza, F., Cox, N., Hoffmann, M., Katariya, V., Lamoreux, J., Rodrigues, A., Stuart, S., Temple, H., Baillie, J., Boitani, L., Lacher, T., Mittermeier, R., Smith, A., Absolon, D., Aguiar, J., Noura, G., Baldi, R., Berridge, R., Bielby, J., Black, P., Blanc, J., Brooks, T., Burton, J., Butynski, T., Catullo, G., Chapman, R., Cokeliss, Z., Collen, B., Conroy, J., Cooke, J., da Fonseca, G., Derocher, A., Dublin, H., Duckworth, J., Emmons, L., Emslie, R., Festa-Bianchet, M., Foster, M., Foster, S., Garshelis, D., Gates, C., Gimenez-Dixon, M., Gonzalez, S., Gonzalez-Maya, J., Good, T., Hammerson, G., Hammond, P., Happold, D., Happold, M., Hare, J., Harris, R., Hawkins, C., Haywood, M., Heaney, L., Hedges, S., Helgen, K., Hilton-Taylor, C., Hussain, C., Ishii, N., Jefferson, T., Jenkins, R., Johnston, C., Keith, M., Kingdon, J., Knox, D., Kovacs, K., Langhammer, P., Leus, K., Lewison, R., Lichtenstein, G., Lowry, L., Macavoy, Z., Mace, G., Mallon, D., Masi, M., McKnight, M., Medellín, R., Medici, P., Mills, G., Moehlman, P., Molur, S., Mora, A., Nowell, K., Oates, J., Olech, W., Oliver, W., Oprea, M., Patterson, B., Perrin, W., Polidoro, B., Pollock, C., Powel, A., Protas, Y., Racey, P., Ragle, J., Ramani, P., Rathbun, G., Reeves, R., Reilly, S., Reynolds, J., Rondinini, C., Rosell-Ambal, R., Rulli, M., Rylands, A., Savini, S., Schank, C., Sechrest, W., Self-Sullivan, C., Shoemaker, A., Sillero-Zubiri, C., De Silva, N., Smith, D., Srinivasulu, C., Stephenson, P., van Strien, N., Talukdar, B., Taylor, B., Timmins, R., Tirira, D., Tognelli, M., Tsytulina, K., Veiga, L., Vié, J., Williamson, A., Wyatt, S., Xie, Y. y Young, B. 2008. The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science*, 322(5899):225-230.
78. Terborgh, J. y Wright, J. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. *Ecology*, 75(6):1829-1833.

79. Varela, O., y Bucher, E. 2006. Passage time, viability, and germination of seeds ingested by foxes .
Journal of Arid Environments, 67(4):566-578.
80. Vaughan, T. 1988. Mamíferos. 3ra. Edición. Editorial McGraw-Hill. México.576pp.
81. Wild Life Conservation Society –WCS-. 2004. La Caza en Bosques Neotropicales: repaso de los temas, identificación de lagunas y desarrollo de estrategias. Taller de WCS realizado en Perú. Septiembre de 2002. La Paz Bolivia. 55pp.
82. Wilson, E. y Reeder, D. 2005. Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. 3ra.Edición. Johns Hopkins University Press. 2,142 pp.
83. Wright, S. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1-2):73–86.
84. Wright, S. y Duber, H. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica*, 33(4): 583–595.
85. Wright, S., Zeballos, H. Domínguez, I., Gallardo, M., Moreno, M. e Ibáñez, R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology*, 14(1):227-239.
86. Wright, S., Hernández, A., Condit, R. 2007. The bushmeat harvest alters seedling banks by favoring lianas, large seeds, and seeds dispersed by bats, birds, and wind. *Biotropica*, 39(3):363–371.
87. Zaldivar, M; Rocha, O; Glander, K; Aguilar, G; Huertas, A; Sánchez, R. y Wong, G. 2004. Distribution, ecology, life history, genetic variation, and risk of extinction of nonhuman primates from Costa Rica. *Biología Tropical*, 52(3):679-693.

XIII. ANEXOS

Anexo 1: Mapa de los sitios de estudio. Las líneas sólidas delimitan la ubicación de las áreas protegidas estudiadas, Isla Barro Colorado (etiquetada en el mapa como “BCI”), Parque Nacional Soberanía y Península Gigante (etiquetada en el mapa como “Gigante”). Los transectos para los censos de mamíferos representan las líneas sólidas color negro dentro de los sitios de estudio. Las esferas negras en esta figura representan los poblados cercanos a los sitios de estudio, siendo el tamaño de las esferas proporcional al del poblado.



Fuente: Wright y otros (2000).

Anexo 2: Entrevista realizada a guardabosques

ENCUESTA GUARDABOSQUES

Marque con una **X** LA OPCIÓN que usted considere describe mejor cada una de las siguientes situaciones o responda en base a su experiencia cuando sea el caso.

1. Años de trabajar como guardabosque en el STRI/ANAM:

- a. 1-5 años _____
- b. 6-10 años _____
- c. Más de 10 años _____

2. Las zonas o áreas en la cual trabaja.

Isla Barro Colorado _____ Península Gigante _____ Parque Nacional Soberanía _____

3. ¿Con que frecuencia realizan operativos de control y vigilancia en el sitio? Si usted trabaja en dos sitios a la vez, responda las siguientes preguntas para cada una de ellos y especifique el nombre del sitio.

Isla Barro Colorado _____

Península Gigante _____

Parque Nacional Soberanía _____

4. Del tiempo que trabaja en el área protegida ¿cuántas veces suele encontrar evidencia de cazadores (cartuchos, huellas, perros, basura, senderos nuevos utilizados por cazadores, etc.)?

a) Isla Barro Colorado

b) Península Gigante

1 de cada 3 veces o menos _____

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

c) Parque Nacional Soberanía

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

5. ¿Con que frecuencia escucha disparos en el área protegida en donde trabaja?

a) Isla Barro Colorado

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

b) Península Gigante

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

c) Parque Nacional Soberanía

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

6. ¿Con qué frecuencia encuentra restos de animales, tales como pelo, órganos o sangre, en el sitio.

a) Isla Barro Colorado

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

b) Península Gigante

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

c) Parque Nacional Soberanía

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

7. ¿Con qué frecuencia encuentra otra evidencia de actividad de cazadores (estructuras, cartuchos, basura, huellas).

a) Isla Barro Colorado

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

b) Península Gigante

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

c) Parque Nacional Soberanía

1 de cada 3 veces o menos _____

2 de cada 3 veces _____

Mas de 2 de cada 3 veces _____

8. Cree usted que la caceria se da por:

a. Subsistencia _____ b. Deporte _____ c. Comercio _____

9. Numere de 1 a 3 las causas de caceria expuestas a continuacion en base a su importancia, colocando 1 en la causa de caceria que usted considera es la principal y mas comun y 3 en la menos importante.

a. Subsistencia _____ b. Deporte _____ c. Comercio _____

10. Cuales son los animales que usted considera son más preferidos por los cazadores, enumere de 1 (el más preferido) hasta 13 (menos preferido)? Si no conoce de casos de caceria para alguno de los siguientes animales, deje el espacio en blanco.

Venado cola blanca _____ Conejo pintado _____ Oso hormiguero _____

Zaino _____ Pava _____ Mono cariblanca _____

Neque _____ Tinamo _____ Corso/chivo _____

Gato solo _____ Mono aullador _____ Mono arana _____

Perezoso _____

11. Para los siguientes animales siguientes, marque una X en la columna que usted considera corresponda a la preferencia de los cazadores por esa especie. El 1 significa “más preferido” y el 5 “menos preferido”. Si varios animales son igualmente preferidos, marque el mismo número de preferencia para dichas especies.

Especie	1	2	3	4	5
Venado cola blanca					
Conejo pintado					
Oso hormiguero					
Zaino					
Pava					
Cariblanca					
Ñeque					
Tinamo					
Corso/chivo					
Gato solo					
Mono aullador					
Mono araña					
Perezoso					

**SOLO SI USTED LLEVA 10 AÑOS O MÁS TRABAJANDO COMO GUARDABOSQUES
CONTESTE LAS SIGUIENTES PREGUNTAS.**

Isla de Barro Colorado:

¿Cómo ha cambiado la intensidad de la cacería en el sitio durante los últimos 10 años en su sitio de trabajo?

- a. Se ha vuelto menos intensa (hay menos cacería ahora) _____
- b. Más intensa (hay más cacería ahora) _____
- c. Ha permanecido igual (no han habido cambios)_____

Península Gigante:

¿Cómo ha cambiado la intensidad de la cacería en el sitio durante los últimos 10 años en su sitio de trabajo?

- a. Se ha vuelto menos intensa (hay menos cacería ahora) _____
- b. Más intensa (hay más cacería ahora) _____
- c. Ha permanecido igual (no han habido cambios)_____

Parque Nacional Soberanía:

¿Cómo ha cambiado la intensidad de la cacería en el sitio durante los últimos 10 años en su sitio de trabajo?

- a. Se ha vuelto menos intensa (hay menos cacería ahora) _____
- b. Más intensa (hay más cacería ahora) _____
- c. Ha permanecido igual (no han habido cambios)_____

Anexo 3: Entrevista realizada a los líderes de guardabosques

ENCUESTA A JEFE DE GUARDABOSQUES

Marque con una **X** LA OPCIÓN que usted considere describe mejor cada una de las siguientes situaciones.

1. Sitio que está bajo su cargo.

Isla Barro Colorado _____ Península Gigante _____ Parque Nacional Soberanía _____

2. ¿Cuál es el área total que tiene bajo su cargo?

3. ¿Cuántas personas tiene disponible para el control y vigilancia del lugar?

4. ¿Tienen la potestad legal para portar y armas, y de ser así, tienen acceso a ellas?

5. ¿Tienen los guardabosques la potestad de capturar gente dentro del área?

6. ¿Cuentan con un programa de control y vigilancia para el lugar?

a. Si _____ b. No _____

7. Si la respuesta anterior es sí, escriba que actividades se contemplan en dicho programa.

a. _____

b. _____

c. _____

6. ¿Cuánto dinero tienen disponible para control y vigilancia del lugar en su presupuesto anual?

7. ¿Cuántas comunidades de personas están cerca del lugar que usted considera que vienen a cazar y ejercen presión en el sitio?

8. ¿Poseen vehículos o algún medio de transporte para movilizarse dentro del área y para actividades de control y vigilancia?

a. Si _____ b. No _____

9. ¿Cuentan con el apoyo de alguna organización gubernamental o no gubernamental para el control y vigilancia del sitio, de ser así, cuáles son?

10. Cuales son los animales que usted considera son preferidos por los cazadores, enumere de 1 (el mas preferido) hasta 13 (el menos preferido)? Si no conoce de casos de caceria para alguno de los siguientes animales, deje el espacio en blanco.

Venado cola blanca _____ Conejo pintado _____ Oso hormiguero _____
 Zaino _____ Pava _____ Mono cariblanca _____
 Ñeque _____ Tinamo _____ Corso/chivo _____
 Gato solo _____ Mono aullador _____ Mono arana _____
 Perezoso _____

11. Para los siguientes animales siguientes, marque una X en la columna que usted considera corresponda a la preferencia de los cazadores por esa especie. El 1 significa “más preferido” y el 5 “menos preferido”. Si varios animales son igualmente preferidos, marque el mismo número de preferencia para dichas especies.

Especie	1	2	3	4	5
Venado cola blanca					
Conejo pintado					
Oso hormiguero					
Zaino					
Pava					
Cariblanca					
Ñeque					
Tinamo					
Corso/chivo					
Gato solo					
Mono aullador					
Mono araña					
Perezoso					

Anexo 4. Parcelas de exclusión y libres de *Alseis sp.* y *Faramea sp.* para el estudio de la sobrevivencia de plántulas a la herbivoría de mamíferos en IBC y PG.

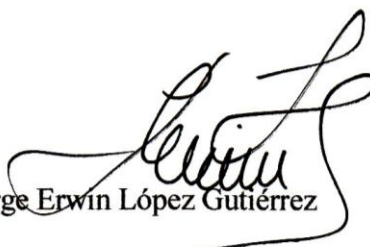


Anexo 5. Modelos de plántulas artificiales en parcelas de 5 x 4m. para el estudio del pisoteo de plántulas en IBC y PG.




Ana Patricia Calderón Quiñónez

TESISTA


Dr. Jorge Erwin López Gutiérrez

ASESOR


Lic. Sergio Pérez Consuegra

REVISOR


Licda. Ana Rosalito Barrios de Rodas

DIRECTORA DE ESCUELA


Dr. Oscar Manuel Cobar Pinto

DECANO