



PONTIFICIA **UNIVERSIDAD CATÓLICA** DEL PERÚ

Esta obra ha sido publicada bajo la licencia Creative Commons  
Reconocimiento-No comercial-Compartir bajo la misma licencia 2.5 Perú.

Para ver una copia de dicha licencia, visite  
<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.5/pe/>



FACULTAD DE LETRAS Y CIENCIAS HUMANAS

# Patrones de distribución espacial de *Triplaris americana* en Tambopata, Perú

Tesis para optar el título de Licenciada en Geografía y Medio Ambiente



que presenta la Bachiller:  
Giulia Floriana Curatola Fernández

Asesor:  
Dr. Carlos Tavares Corrêa

Lima, febrero 2009

## Resumen

La Amazonía es una extensa región biogeográfica del Perú que, afortunadamente, aún no ha sido muy alterada por las actividades humanas. Sin embargo, está cada vez más amenazada por la deforestación y el cambio climático que, a la vez y combinados, se potencian teniendo repercusiones negativas en este ecosistema tan delicado. Algunas especies podrían verse favorecidas por este cambio, otras podrían rápidamente extinguirse y otras más podrían no verse ni favorecidas ni afectadas. Es importante conocer bien todos los elementos de este sistema tan complejo para poder luego estructurar eficaces programas de manejo sostenible en esta región.

Esta investigación, como parte del proyecto “Biodiversidad y Conservación en Tambopata” del Instituto de Estudios Ambientales (IDEA) de la Pontificia Universidad Católica del Perú (PUCP), busca comprender mejor los patrones de distribución espacial de una especie mirmecofita (árbol hormiguero), *Triplaris americana*, en los distintos tipos de bosque de la zona de estudio y en las zonas perturbadas. Asimismo, se busca analizar la variabilidad espacial de ciertas características físicas (altura y diámetro) y del área de escasa vegetación en el suelo alrededor de los troncos de los individuos de esta especie, creada posiblemente por la acción de las hormigas *Pseudomyrmex triplarinus* que habitan al interior de este.

Durante el trabajo de campo fueron recorridas todas las trochas que parten del centro de investigación de la PUCP y del albergue de ecoturismo Explorer’s Inn (EI), se inspeccionó la margen izquierda del río Tambopata con la ayuda de las personas locales y se realizaron seis transectos de 10x100 m en distintos tipos de bosque para localizar el mayor número posible de individuos de *Triplaris americana* en la zona de estudio; se tomaron, además, datos sobre la altura, diámetro, radio de escasa vegetación en el suelo alrededor de cada individuo, y se realizaron algunas observaciones sobre las características del bosque donde fueron encontrados los individuos de *T. americana*. Los puntos georreferenciados fueron insertados en el mapa de tipos de bosques (Palmero et al., 2001) y en una imagen composición RGB: Nir-NDVI-Verde (Makowski, 2009) del satélite IKONOS (26-09-2001) del área de estudio; mediante esta información se analizó la distribución de esta especie, la variabilidad espacial de sus características físicas y del radio de escasa vegetación en el suelo, en los distintos tipos de bosque y en las zonas perturbadas.

El resultado más significativo que se ha obtenido es que esta especie se distribuye principalmente en zonas de transición (ecotonos) entre un tipo de bosque y otro, y en áreas afectadas por perturbación antrópica. No se encontraron individuos en los bosques más maduros y con suelo predominantemente arenoso. El promedio de la altura y del diámetro fue mayor en los individuos de *Triplaris americana* distribuidos de forma aislada en las zonas menos perturbadas; un promedio menor de estos fue identificado en los individuos distribuidos de forma agrupada y en las áreas con un grado de perturbación más alto. Estos resultados (sobre la variabilidad espacial de la altura y del diámetro) reafirman las investigaciones hechas por Melampy y Howe (1976) en Costa Rica, los cuales explican la variabilidad espacial de estas características por un factor de diferenciación entre los requerimientos de vida de los individuos pistilados y los estaminados. Los individuos pistilados son, pues, los que poseen un mayor diámetro y altura y que se encuentran en el bosque con menor grado de perturbación; al no invertir tempranamente las energías en la producción de polen, pueden ser mejores competidores y su tasa de mortalidad es menor respecto a los individuos estaminados. Por otro lado, el radio de escasa vegetación en el suelo alrededor de los troncos de los individuos de *T. americana*, fue mayor en el bosque menos perturbado y en los individuos distribuidos de forma aislada. Estos resultados nos podrían estar indicando una mayor presión de herbivoría en las áreas perturbadas (Michelangeli, 2003) que podría estar reduciendo la protección de cada individuo y limitando la expansión de esta especie (Frederickson y Gordon, 2007) aparentemente favorecida por la perturbación del bosque.

Finalmente, en una futura investigación, sería interesante profundizar acerca del rol que cumple *Triplaris americana* como una especie importante de las áreas de transición en el mantenimiento de la biodiversidad de los ecosistemas en la zona de Tambopata. Ulteriores estudios a largo plazo serán necesarios también para comprender la evolución de esta especie en relación con los cambios ambientales debidos a la deforestación y al calentamiento global.

## Agradecimientos

La realización de esta tesis se ha logrado gracias al continuo apoyo del Dr. Carlos Tavares, mi asesor. Sus valiosos y minuciosos consejos han contribuido enormemente en plasmar la forma y la estructura lógica de este proyecto.

Agradezco de manera especial al Dr. Martín Timaná, quien ha supervisado cada etapa del desarrollo de esta investigación y en particular la parte botánica y la metodología de campo; su contribución ha sido para mí realmente importante.

Tengo una deuda particular de reconocimiento con el Dr. Eric Cosio y la Dra. Waltraud Kofer, quienes han motivado con entusiasmo e inspiración la realización de esta tesis. Como investigadores responsables del proyecto “Biodiversidad y Conservación en Tambopata” del IDEA me han ofrecido la oportunidad de trabajar con ellos en el Centro de Investigación de la PUCP, en Madre de Dios. La posibilidad de participar en este proyecto multidisciplinario tan importante para nuestro país me ha permitido ampliar enormemente mi experiencia de investigación y mis conocimientos del territorio peruano.

Asimismo, deseo expresar mi más profundo agradecimiento a mis Profesores Nicole Bernex, Hildegardo Córdova y Vladimir García por su ayuda y consejos; y a todos los otros miembros del Centro de Investigación de Geografía Aplicada (CIGA) y del IDEA por proporcionarme apoyo durante la realización de este trabajo.

Agradezco también al Centro Max Gunther y al Explorer’s Inn (EI) que actualmente respaldan, financian y promueven la investigación en la Amazonía peruana; asimismo, a los amigos Anne, Christian, Elisbán, Erica, Natalia y Robin los cuales me brindaron su generoso apoyo en la recolección de datos durante el trabajo de campo.

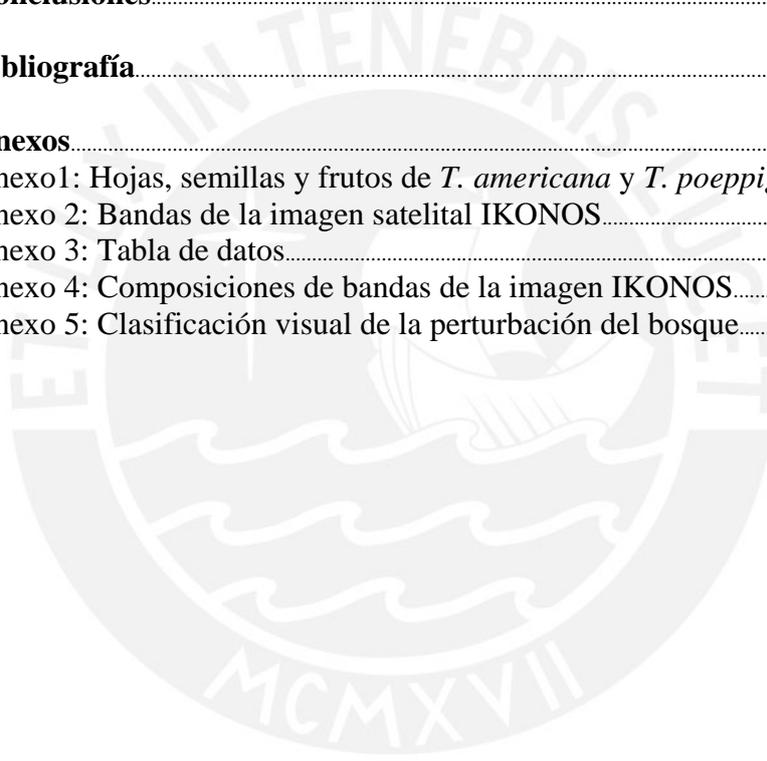
Quiero expresar mi agradecimiento a todos los investigadores que amablemente han dedicado parte de su tiempo para contribuir a la realización de este trabajo: los Dres. Oliver Phillips (por enviarme la imagen satelital y el mapa de tipos de bosque de la zona de estudio), Jörg Bendix, Emilio Bruna, Robyn Burnham, Peter Edwards, Stephan Halloy, Salomón Helfgott, Henry Howe, Fabián Michelangeli, Jane Read, David Robinson y Bernhard Schmid.

Finalmente, agradezco a mi familia, a Sandro, a mi madrina Ina y a mis amigos por apoyarme durante todo este período.

# Índice

<b>Resumen</b> .....	ii
<b>Agradecimientos</b> .....	iv
<b>Índice</b> .....	v
<b>Lista de figuras</b> .....	vii
<b>Lista de tablas</b> .....	viii
<b>1 Introducción</b> .....	<b>1</b>
1.1 Problemática.....	1
1.2 Área de estudio.....	2
1.3 Antecedentes.....	5
1.4 Motivos del estudio.....	9
1.5 Objetivos.....	10
1.5.1 Objetivos generales.....	10
1.5.2 Objetivos específicos.....	10
1.6. Hipótesis.....	11
<b>2 Marco Teórico</b> .....	<b>12</b>
2.1 Características abióticas y bióticas del bosque húmedo tropical.....	12
2.2 Perturbación y fragmentación del bosque.....	18
2.3 Plantas mirmecofitas.....	20
2.4 Patrones de distribución espacial.....	22
<b>3 Materiales y metodología</b> .....	<b>24</b>
3.1 Materiales.....	24
3.2 Metodología.....	26
3.2.1 Distribución espacial de <i>T. americana</i> .....	26
3.2.1.1 Trabajo de campo.....	26
3.2.1.2 Procesamiento de la imagen.....	29
3.2.1.3 Interpretación visual de la imagen.....	32
3.2.1.4 Elaboración del mapa de distribución de <i>T. americana</i> .....	34
3.2.1.5 Análisis del patrón de distribución de <i>T. americana</i> .....	34
3.2.2 Variabilidad espacial de las características físicas de <i>T. americana</i> .....	35
3.2.2.1 Trabajo de campo.....	36
3.2.2.2 Ordenamiento de los datos.....	36
3.2.2.3 Análisis de datos y elaboración de gráficos.....	37
3.2.3 Variabilidad espacial del radio sin vegetación de <i>T. americana</i> .....	37
3.2.3.1 Trabajo de campo.....	37
3.2.3.2 Ordenamiento de los datos.....	38
3.2.3.3 Análisis de datos y elaboración de gráficos.....	38
<b>4 Resultados</b> .....	<b>39</b>
4.1 Patrones de distribución de <i>T. americana</i> .....	39
4.1.1 Visibilidad de la copa de <i>T. americana</i> desde la imagen IKONOS.....	39
4.1.2 Distribución de <i>T. americana</i> según el tipo de bosque.....	40
4.1.3 Distribución de <i>T. americana</i> en las zonas perturbadas.....	42
4.1.4 Distribución de <i>T. americana</i> según el patrón de agrupamiento.....	43
4.2 Variabilidad espacial de las características físicas de <i>T. americana</i> .....	44
4.2.1 Resultados generales.....	44

4.2.2 Variabilidad de la altura y del DAP según el tipo de bosque.....	45
4.2.2 Variabilidad de la altura y del DAP según el grado de perturbación.....	47
4.2.3 Variabilidad de la altura y del DAP según el patrón de agrupamiento.....	49
4.3 Variabilidad espacial del radio de escasa vegetación de <i>T. americana</i> .....	50
4.3.1 Resultados generales.....	50
4.3.2 Variabilidad espacial del radio según el tipo de bosque, el grado de perturbación y el patrón de agrupamiento.....	51
<b>5 Discusión.....</b>	<b>54</b>
5.1 Características del bosque donde se distribuye <i>T. americana</i> .....	54
5.2 Patrones de distribución espacial de <i>T. americana</i> .....	57
5.3 Herbivoría, perturbación y análisis espacial.....	59
<b>6 Conclusiones.....</b>	<b>62</b>
<b>7 Bibliografía.....</b>	<b>64</b>
<b>8 Anexos.....</b>	<b>70</b>
Anexo 1: Hojas, semillas y frutos de <i>T. americana</i> y <i>T. poeppigiana</i> .....	70
Anexo 2: Bandas de la imagen satelital IKONOS.....	71
Anexo 3: Tabla de datos.....	72
Anexo 4: Composiciones de bandas de la imagen IKONOS.....	74
Anexo 5: Clasificación visual de la perturbación del bosque.....	75

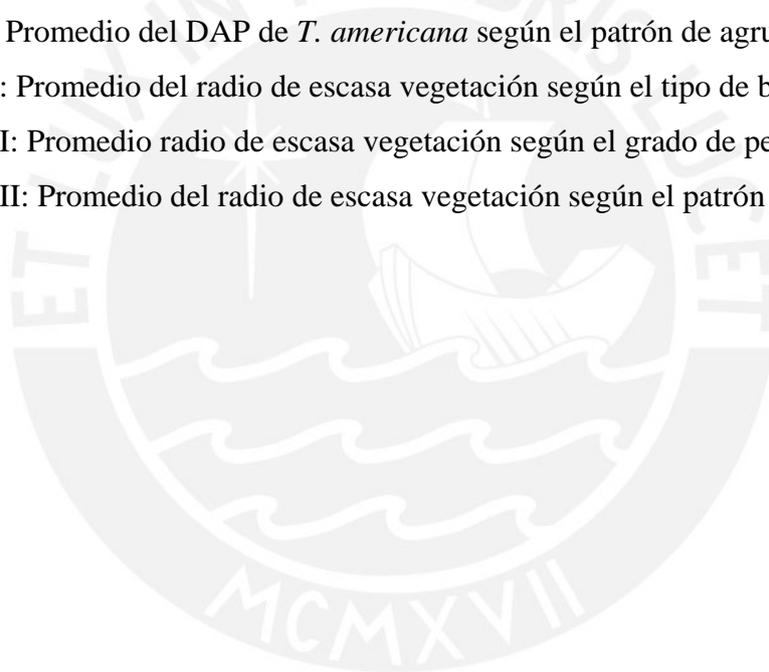


## Lista de figuras

Fig. 1: Área de estudio (Curatola G.F., Makowski S., 2009).....	4
Fig. 2: <i>P. triplarinus</i> (Nobile A., 2008).....	6
Fig. 3: <i>P. triplarinus</i> (Nobile A., 2008).....	6
Fig. 4: <i>P. triplarinus</i> (Nobile A., 2008).....	6
Fig. 5: <i>T. americana</i> (Curatola G.F., 2008).....	7
Fig. 6: Bosque húmedo tropical (Makowski S., 2008).....	13
Fig. 7: Mapa de tipos de bosque (Palmero P., Barr S., Phillips O., 2001).....	14
Fig. 8: <i>T. americana</i> y hormigas de (Makowski S., 2008).....	21
Fig. 9: <i>T. americana</i> y hormigas de (Makowski S., 2008).....	21
Fig. 10: Patrones de distribución espacial (Adaptación fig. de Smith R.L., 2001).....	23
Fig. 11: Trochas y transectos en la zona de estudio.....	27
Fig. 12: Vista del programa MapSource de Garmin.....	30
Fig. 13: Vista de ERDAS.....	31
Fig. 14: Vista de ArcGIS.....	35
Fig. 15: Visibilidad de la copa de <i>T. americana</i> desde la imagen IKONOS.....	39
Fig. 16: Distribución de <i>T. americana</i> en la zona de estudio.....	41
Fig. 17: Grado de perturbación del bosque en las áreas próximas a <i>T. americana</i> .....	42
Fig. 18: Correlación entre altura y DAP de <i>T. americana</i> .....	44
Fig. 19: Promedio de la altura de <i>T. americana</i> según el tipo de bosque.....	45
Fig. 20: Promedio del DAP de <i>T. americana</i> según el tipo de bosque.....	46
Fig. 21: Promedio de la altura de <i>T. americana</i> según el grado de perturbación.....	47
Fig. 22: Promedio del DAP de <i>T. americana</i> según el grado de perturbación.....	48
Fig. 23: Promedio de la altura de <i>T. americana</i> según el patrón de agrupamiento.....	49
Fig. 24: Promedio del DAP de <i>T. americana</i> según el patrón de agrupamiento.....	50
Fig. 25: Correlación del radio de escasa vegetación con el índice altura/DAP.....	51
Fig. 26: Promedio del radio de escasa vegetación según el tipo de bosque.....	52
Fig. 27: Promedio del radio de escasa vegetación según el grado de perturbación.....	53
Fig. 28: Promedio del radio de escasa vegetación según el patrón de agrupamiento.....	53
Fig. 29: <i>T. americana</i> en el bosque tipo F (Makowski S., 2008).....	56

## Lista de tablas

Tab. I: Diferencias morfológicas entre <i>T. americana</i> y <i>T. poeppigiana</i> .....	28
Tab. II: Número de individuos de <i>T. americana</i> según el tipo de bosque.....	40
Tab. III: Número de individuos de <i>T. americana</i> según el grado de perturbación.....	42
Tab. IV: Distribución de <i>T. americana</i> según el patrón de agrupamiento.....	43
Tab. V: Promedio de la altura de <i>T. americana</i> según el tipo de bosque.....	45
Tab. VI: Promedio del DAP de <i>T. americana</i> según el tipo de bosque.....	46
Tab. VII: Promedio de la altura de <i>T. americana</i> según el grado de perturbación.....	47
Tab. VIII: Promedio del DAP de <i>T. americana</i> según el grado de perturbación.....	48
Tab. IX: Promedio de la altura de <i>T. americana</i> según el patrón de agrupamiento.....	49
Tab. X: Promedio del DAP de <i>T. americana</i> según el patrón de agrupamiento.....	50
Tab. XI: Promedio del radio de escasa vegetación según el tipo de bosque.....	52
Tab. XII: Promedio radio de escasa vegetación según el grado de perturbación.....	52
Tab. XIII: Promedio del radio de escasa vegetación según el patrón de agrupamiento.....	53



# 1 Introducción

## 1.1 Problemática

La Amazonía ocupa la mayor parte del territorio peruano y, aunque se han desarrollado innumerables investigaciones en ella, esta sigue siendo una región muy poco conocida. La riqueza en biodiversidad hace de esta zona un punto especialmente interesante para diferentes tipos de estudios, que pueden reunir tanto a geógrafos como a químicos, biólogos, botánicos, zoólogos e ingenieros, entre otros. Por otro lado, esta región es todavía considerada como el pulmón del mundo ya que es responsable de flujos de gases importantes para la vida en nuestro planeta.

Lamentablemente, a causa de la deforestación cada vez más pronunciada, estamos alterando estos ciclos naturales a escala global, perdiendo así uno de los territorios más sorprendentes de la Tierra, de cuya riqueza en especies y ecosistemas depende la estabilidad del entero sistema. Además, no solamente la deforestación está afectando la dinámica de este espacio tan complejo, también el calentamiento global está causando profundos cambios en la estructura y en el funcionamiento del bosque. Al actuar simultáneamente estos dos factores principales (deforestación y cambio climático) están incrementando exponencialmente la actual tasa de extinción de especies, y llevando a una significativa pérdida de biodiversidad (Hutyra et al., 2005).

En este contexto es urgente investigar a profundidad los procesos de cambio que se están dando en la Amazonía. Teniendo una idea más clara de la problemática del presente, y tratando de plantear escenarios futuros, será posible crear planes de manejo sostenible de uso del suelo para mitigar y adaptarse a una situación que parece hoy cada vez más crítica. Entender mejor el impacto de la deforestación y de la perturbación del

bosque es clave para el desarrollo de políticas más conscientes, y para una mejor gestión del bosque tropical.

Este trabajo de investigación es una colaboración al proyecto “Biodiversidad y Conservación – Tambopata” a cargo del Instituto de Estudios Ambientales (IDEA) de la Pontificia Universidad Católica del Perú (PUCP) que, bajo la dirección del Dr. Cosío, busca ampliar los conocimientos de la región amazónica y promover la conservación de la biodiversidad del Perú.

En esta tesis se analizarán los patrones de distribución de un árbol mirmecofito conocido como Tangarana (*Triplaris americana*). Se tratará de comprender el patrón de distribución espacial de esta especie en los distintos tipos de bosque y en las zonas perturbadas, ya sean antrópicas como naturales. También se buscará vislumbrar la distribución espacial de esta especie según sus principales características físicas (altura y diámetro), y según el radio sin vegetación alrededor de este.

*Triplaris americana* parece ser una especie que, en ambientes naturales, crece en zonas perturbadas pues se trata de una especie pionera (Opler y Bawa, 1975). Con la deforestación esta especie podría multiplicarse aprovechando las condiciones óptimas que estos ambientes ofrecen para su desarrollo. La reproducción desmesurada de esta especie en el ecosistema en el que vive podría causar una disminución de la biodiversidad y la extinción de especies que comparten su mismo hábitat.

## 1.2 Área de estudio

El proyecto se desarrolló en el bosque tropical en los alrededores del albergue de ecoturismo Explorer’s Inn y del Centro de Investigación de la PUCP (69°17’64’’ W, 12°50’18’’ S). El área de estudio (de aproximadamente 5 x 5 km) se ubicó en el límite

norte de la reserva de Tambopata, en el departamento de Madre de Dios, a 40 km aproximadamente dirección sur-oeste de la capital departamental Puerto Maldonado (177 msnm). Esta área comprende parte de la reserva y parte de la zona exterior a esta, en la margen izquierda del río Tambopata, donde se encuentran parcelas de agricultores locales, y en la margen derecha del río La Torre (fig. 1).

Según estudios realizados, esta región es especialmente interesante porque es una de las áreas de mayor biodiversidad del mundo (Brack Egg y Mendiola, 2004). Un fenómeno que puede explicar esta riqueza de especies es el hecho que durante los períodos glaciares esta zona ha quedado siempre como una isla de vegetación tropical respecto a los alrededores que se convertían en sabanas, favoreciéndose la especiación alopatrica. En los períodos sucesivos, más cálidos, al manifestarse la expansión de los bosques, las especies de estos lugares se expandían y colonizaban las otras áreas de la actual Amazonía (Mac Donald, 2003).

La Reserva Nacional de Tambopata se encuentra en la región subtropical (según el sistema de zonas de vida de Holdridge, 1967) o en la selva baja (según las ecorregiones de Brack Egg, 1986) del sur-este del Perú. El relieve en esta zona no supera, entonces, los 800 msnm. El promedio anual de temperatura es de 26°C, llegando a tener máximas de 38°C. Durante el invierno (de mayo a julio), fuertes vientos fríos pueden hacer bajar las temperaturas hasta 7°C; este fenómeno se conoce como “friaje” (Alegre, 2004). Las precipitaciones en Puerto Maldonado tienen un promedio de aproximadamente 2000 mm anuales; existen cinco meses de época de lluvias (de noviembre a marzo), y tres meses de época seca (de junio a agosto), donde el promedio de precipitaciones baja hasta los 60 mm (ONERN, 1972).

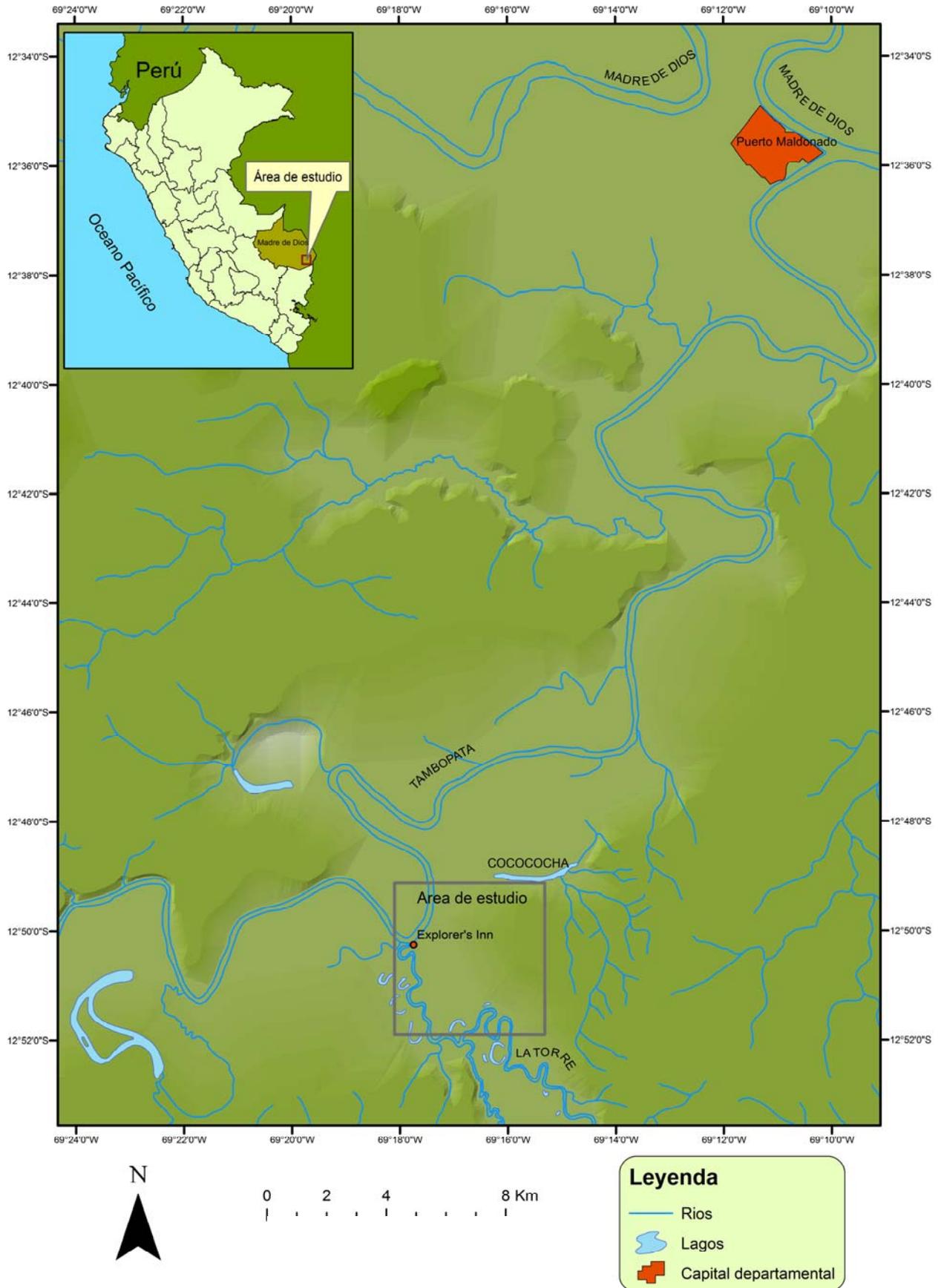


Fig. 1: Área de estudio (Curatola y Makowski, 2009; Fuente: Ministerio de Educación).

También hay una sutil diferencia vegetativa asociada a suelos fértiles aluviales, suelos poco fértiles y más antiguos, suelos arcillosos y suelos areno arcillosos poco fértiles y antiguos. La vegetación dominante de la región de Tambopata es la del bosque húmedo tropical. Al encontrarse en el extremo sur oeste de la Amazonía, esta región posee una fuerte estación seca que favorece el crecimiento de árboles caducifolios.

### 1.3 Antecedentes

*Triplaris* es un género perteneciente a la familia Polygonaceae y es conocido como Hormigo en Costa Rica, Formigueira o Pau Formiga en Brasil y Tangarana en el Perú; estos nombres se derivan de la relación simbiótica de este árbol con varias especies de hormigas que habitan a su interior (mirmecofilia). *Triplaris* está compuesto por 17 especies y una subespecie, de las cuales 14 se encuentran en el Perú (Brako y Zarucchi, 1993). Se distribuye desde el sur de México, a lo largo de América Central, hasta los trópicos de América del Sur, principalmente en la parte occidental de la cuenca amazónica. Ha sido introducida también en Hawái, en la Polinesia Francesa y en Sudáfrica, donde es considerada una especie invasiva y peligrosa (Glen, 2002).

El género *Triplaris* está compuesto por especies leñosas de gran altura y tronco delgado. Las ramas y el tronco de sus diferentes especies son huecas y segmentadas (domacios); estos están habitados por hormigas bastante agresivas (*Pseudomyrmex triplarinus*) que protegen al árbol, ya sea de otras especies vegetales que de los herbívoros (fig. 2-4). Se piensa que esta es una de las causas de la escasa vegetación alrededor de los árboles de *Triplaris* (Larrea-Alcázar y Simonetti, 2007). Una

descripción muy ilustrativa de estas hormigas fue dada por A. Raimondi en su libreta de viaje de 1869 (Raimondi, 1929):

“...En fin, en el interior del tallo y ramas de unos árboles llamados en la montaña del Cuzco, Palo santo, y en la provincia litoral Tangarana (*Triplaris peruviana*, Fisch y *Tiplaris poeppigiana*, Wedd), se encuentra otra especie de hormiga (*Myrmica triplarina*), la que lleva el nombre del árbol en donde vive; llamándose en las montañas del Cuzco, hormiga del palo santo y en la provincia litoral, hormiga Tangarana. Esta especie es de un color amarillento, de talla pequeña y muy ágil; su picadura es muy dolorosa. Basta dar un pequeño golpe en el tronco del árbol para que salgan y traten de picar al que se acerca a su morada...”



Fig 2-4: *Pseudomyrmex Triplarinus* (Nobile, 2008. Sitio web: [www.antweb.org](http://www.antweb.org)).

Además de las hormigas existe otro insecto, una especie de cochinilla, que habita al interior del tronco de *Triplaris* y que mantiene una relación muy estrecha con las hormigas: los *Pseudococcidae* (Schremmer, 1984).

*Triplaris americana* es una especie dioica y la más difundida geográficamente dentro del género. La dispersión del polen se realiza gracias a la acción de los insectos, y las semillas se distribuyen por medio del viento (Opler y Bawa, 1975). Sin embargo, es posible que tenga, además, un comportamiento de propagación vegetativa a través de sus raíces adventicias (Melampy y Howe, 1976). Los individuos en esta especie pueden medir entre los 8 a 20 m de altura y tienen una copa piramidal (fig. 5). Las hojas son

alargadas de 15 a 25 cm (anexo 1). La inflorescencia es numerosa y tiene colores crema-rosados; las flores se producen en la época de lluvias. Los individuos estaminados producen más flores por inflorescencia que los pistilados (Opler y Bawa, 1978). El período de producción de frutos es, en cambio, de octubre a marzo en el hemisferio sur (Lorenzi, 2000).



Fig. 5: *Triplaris americana* (Curatola, 2008).

En Brasil esta especie es utilizada para el paisajismo porque tiene una inflorescencia atractiva y es de rápido crecimiento (Lorenzi, 2000). La madera también es utilizada como material para la manufactura de objetos pequeños. Por esta razón se han realizado investigaciones sobre sustancias acuosas que permitan un más rápido crecimiento de este árbol (Mendonça et al., 2005).

La primera investigación sobre la relación entre *Triplaris* y las hormigas fue realizada en 1942 por Wheeler. Sin embargo, el primer estudio sobre los factores de su distribución fue hecho en Costa Rica por Melampy y Howe en 1976. En este se determinó que la proporción de individuos pistilados (femeninos) y estaminados (masculinos) en *Triplaris* no es igual. Existe un mayor número de individuos pistilados debido a una tasa de mortalidad diferenciada que refleja las distintas estrategias usadas por ambos sexos para maximizar su éxito reproductivo. Los resultados de este estudio muestran que los individuos pistilados logran sobrevivir y crecer en el bosque maduro como una especie de subdosel con más éxito que los individuos masculinos, enfrentándose a una más dura competición interespecífica por la luz. El esfuerzo reproductivo tardío en los individuos pistilados permite un gasto de energía mayor para el crecimiento y para sobrellevar condiciones competitivas. Los individuos estaminados son, entonces, más frecuentes en ambientes alterados.

Otro estudio relacionado directamente con *Triplaris* explica la sistemática, la biogeografía y la evolución de las especies de hormigas asociadas. Sin embargo, se concluye que la identidad de las hormigas que interactúan con *Triplaris* es poco conocida (Ward, 1999).

Otra investigación, relacionada con esta especie, ha centrado su atención en la relación simbiótica entre esta y las hormigas que la habitan y en las causas de la escasa vegetación bajo su copa (Larrea-Alcázar y Simonetti, 2007). En este estudio, realizado

en Bolivia en “La Estación Biológica del Beni”, se observa un comportamiento diferencial en la colonización de la planta por parte de las hormigas en bosques continuos y fragmentos de bosque. El escaso crecimiento de plantas bajo la copa de *Triplaris americana* incluye individuos con- y hetero-específicos, lo que sugiere la existencia de agentes químicos y/o biológicos que afectan ambos grupos de plantas.

Actualmente el proyecto “Biodiversidad y Conservación - Tambopata” lleva a cabo estudios para determinar cuál es la causa de la escasa vegetación alrededor de estos árboles. Por un lado, podrían ser las hormigas que tienen una función de agente alelopático; por el otro, podría ser el mismo árbol el que, por medio de las raíces, exuda sustancias alelopáticas contra las plantas vecinas que puedan significar una competencia.

Sin embargo, muy pocos estudios se han enfocado en los aspectos ecológicos, biológicos y en la distribución espacial de *Triplaris americana*.

#### 1.4 Motivos del estudio

Este tema ha sido seleccionado por diferentes razones.

- En primer lugar, desde el punto de vista ecológico, *Triplaris americana* es una especie que ha sido muy poco estudiada. Las investigaciones más recientes se han concentrado en observar las relaciones entre el árbol y las hormigas (Larrea-Alcázar y Simonetti, 2007), y en la sistemática y la biogeografía de las hormigas asociadas (Ward, 1999). Solamente un estudio ha focalizado el tema en la relación entre el sexo y la distribución de los individuos de la especie en diferentes hábitats (Melampy y Howe, 1976). Sin embargo, en el Perú no

existen estudios ecológicos sobre los patrones de distribución espacial de este árbol y su relación con las otras especies.

- Por otro lado, se ha inferido que esta especie crece mayormente en ambientes alterados pero no se ha realizado ningún estudio que demuestre esta distribución, ni que determine los factores que podrían estar afectando la distribución espacial de esta especie en la comunidad.
- Finalmente, comprender la dinámica de *Triplaris americana* en las zonas alteradas puede servir para conocer cuál es su impacto en la regeneración del bosque amazónico.

## 1.5 Objetivos

### 1.4.1 Objetivo general

El objetivo de esta tesis es identificar en qué condiciones ambientales se desarrolla *Triplaris americana* para un acercamiento a la comprensión de los mecanismos que determinan su distribución espacial.

### 1.4.2 Objetivos específicos

Los objetivos específicos son los siguientes:

- Identificar los patrones de distribución espacial (agrupado, uniforme o disperso) de *T. americana* en los distintos tipos de bosque y en las zonas perturbadas.
- Establecer la variabilidad espacial de las características físicas de *T. americana* (altura y diámetro).

- Determinar la variabilidad espacial del radio sin vegetación alrededor de *T. americana*.

## 1.6 Hipótesis

La hipótesis que se plantea en esta tesis es que *Triplaris americana* crece mayormente en bosques alterados, ya que en estos encuentra un ambiente favorable para su desarrollo y crecimiento. Además, en este tipo de ambiente se presume encontrar una distribución agrupada, a diferencia del patrón disperso en los bosques primarios. Se presume encontrar, además, siguiendo los resultados de Melampy y Howe (1976), obtenidos en el bosque tropical costarricense, que los árboles más altos y con mayor diámetro podrían más fácilmente ubicarse en el bosque maduro, mientras que los más pequeños y con diámetro inferior en las zonas perturbadas. Por último, en las áreas perturbadas del bosque se podría suponer que el área de escasa vegetación alrededor de *Triplaris americana* es mayor dada la baja densidad vegetal de la zona y la mayor presión de herbivoría. Si asumimos que las zonas perturbadas favorecen el crecimiento de la población de esta especie, entonces *Triplaris americana* podría ser un elemento negativo en la dinámica de los bosques fragmentados, en cuanto puede disminuir la biodiversidad de estas áreas y llevar a la extinción a ciertas especies más susceptibles al nuevo hábitat.

## 2 Marco teórico

### 2.1 Características abióticas y bióticas del bosque húmedo tropical

Según la clasificación de Holdridge (1967), basada en la relación entre formaciones vegetales y promedio de la temperatura, precipitación y evapotranspiración anuales, la zona de Tambopata corresponde a la zona de vida conocida como “bosque húmedo tropical” (fig. 6).

El bosque húmedo tropical es semiperennifolio a causa de la existencia de dos estaciones diferenciadas: una seca que dura de 2 a 4 meses y una de lluvias. En la época seca se tienen alrededor de 10 cm de lluvia al mes, mientras que en el período lluvioso es entre 25 y 100 cm al mes. También la temperatura, con un promedio anual de 24°C, es un poco más variable respecto a la del bosque lluvioso (Kricher, 1989).

El suelo del bosque húmedo tropical es muy pobre de nutrientes a causa de un continuo y fuerte proceso de lixiviación. Este fenómeno ocurre por la presencia de un clima cálido y húmedo donde las lluvias producen un lavado de los nutrientes en el horizonte A, el más superficial. El tipo de suelo es, por lo general, oxisol, de color rojo oscuro dada la presencia de óxidos de hierro (MacDonald, 2003).

Los organismos que habitan este ecosistema presentan un comportamiento que responde a estos cambios estacionales. En cuanto a las especies vegetales, por ejemplo, muchos árboles florecen en la época seca pues la menor intensidad de lluvias favorece la actividad polinizadora de los insectos. Luego las semillas germinan justo al inicio de la época de lluvias, período que presenta las condiciones más favorables para el crecimiento de las plantas. Las especies que comienzan a desarrollarse primero (al inicio del período de lluvias), son las especies pioneras como las lianas y los árboles

que pertenecerán luego al dosel, ya que germinan antes de que comience la caída de árboles y la producción de claros donde estas especies serán dominantes (Kricher, 1989). La producción de hojas se da mayormente en la época de lluvias, ya que en la época seca las hojas nuevas están expuestas a una actividad más dinámica de los insectos (Coley, 1982).



Fig. 6: Vista del bosque húmedo tropical en la zona de estudio (Makowski, 2008).

Los bosques húmedos tropicales poseen una estratificación vegetal bastante definida. Normalmente se pueden encontrar cinco niveles de estratificación en los bosques menos perturbados. El primer nivel está formado por plántulas, hierbas y helechos, muy bien adaptados a la poca radiación solar que logra alcanzar el suelo. El segundo nivel, bastante sombreado y más húmedo, lo conforman arbustos, árboles jóvenes, helechos y hierbas altas. Al tercer estrato pertenecen los árboles del subdosel, las copas son en forma más conoidal. El cuarto nivel está conformado por el dosel continuo con árboles que poseen una altura entre los 20 a 40 m. Finalmente el quinto y

último estrato, muy discontinuo, está constituido por los árboles emergentes, cuyas copas pueden alcanzar los 50 a 60 m de altura. Las copas de los árboles en estos dos estratos son bastante frondosas (Smith, 1990).

En cuanto a la estructura horizontal del bosque húmedo tropical de la zona de estudio, se han realizado diversas clasificaciones de tipos de bosque y de suelos (Erwin, 1985; Phillips, 1993; Nicholson, 1994; Nicholson y Edwards, 1994; Barr et al., 2004).

**Forest types in the proximity of the Explorer's Inn, Tambopata, Madre de Dios, Perú**

Paolo Palmero, Stuart Barr, and Oliver Phillips  
28 June 2001

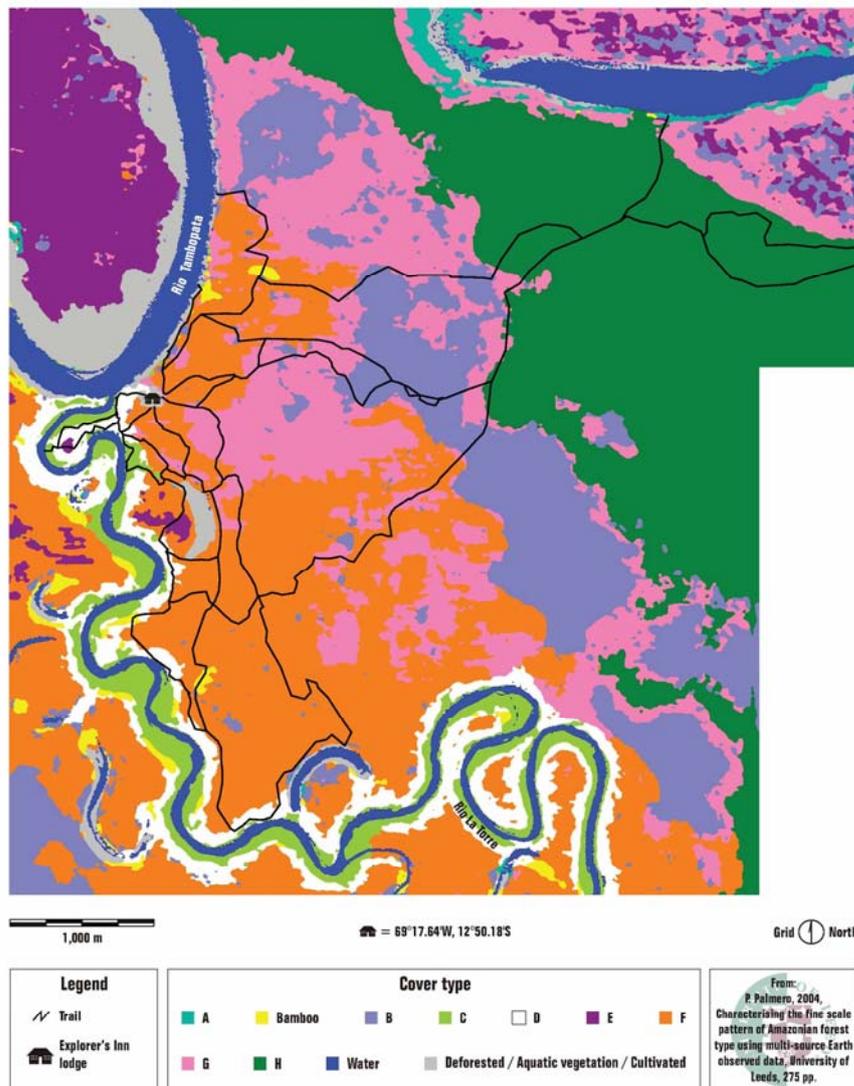


Fig. 7: Mapa de tipos de bosque del área de estudio (Palmero et al., 2001).

En esta investigación se ha utilizado el mapa resultante de la última clasificación espacial de tipos de bosque realizada por Palmero et al. (2001), la cual se basa en factores físicos como la predisposición de un área a inundarse, las condiciones geomorfológicas locales, el tipo de suelo, la etapa sucesional y la estructura física del bosque (fig. 7). A continuación se presentará una breve descripción de cada uno de los tipos de bosque presentes en el área de estudio (Erwin, 1985; Phillips, 1993; Nicholson, 1994; Nicholson y Edwards, 1994; Barr et al., 2004).

- Bosque pantanoso permanentemente inundado (tipo A):

Asociado frecuentemente con áreas pobremente drenadas alrededor de las cochas; este bosque es considerado como una de las fases sucesionales en el lento proceso de recolonización del bosque luego de la presencia de estos lagos. El agua puede tener hasta 1.5 m de profundidad en la época seca; sin embargo, el nivel puede subir hasta de 0.5 m en la época de lluvias. El suelo es predominantemente arcilloso.

- Bosque pantanoso estacionalmente inundado (tipo B):

Se caracteriza por la abundancia de palmeras altas. El dosel es normalmente bajo (<20 m) y discontinuo, con un denso sotobosque de arbustos y pequeñas palmeras. Las plantas y hierbas trepadoras son moderadamente abundantes; sin embargo, las grandes lianas son raras. La vegetación del suelo está restringida a las áreas de suelo seco en lo alto de los pequeños mogotes, donde es bastante común el helecho. Este bosque forma un mosaico con el bosque de arcilla de la tierra firme. El suelo es predominantemente arcilloso.

- Bosque de la llanura aluvial baja (tipo C):

Se trata de un bosque abierto de sucesión primaria, situado a los bordes del río, dominado por la caña y especies pioneras demandantes de luz. Este bosque es frecuentemente perturbado por el aumento de las aguas de los ríos luego de fuertes

tormentas, particularmente durante la época de lluvias (nov. - abr.). Pocos árboles superan los 20-25 m de altura. Pequeñas lianas son comunes y pueden formar localmente densas matas. La cobertura del suelo es difusa. El suelo es de tipo aluvial reciente y consiste en una mezcla de arenas, limos y arcillas.

- Bosque de la llanura aluvial media (tipo D):

El dosel es cerrado y bastante alto con ocasionales árboles emergentes. También el sotobosque es moderadamente denso. Este tipo de bosque es muy raramente inundado (menos de una vez por año); cuando esto ocurre, una capa fina de sedimentos se deposita sobre el suelo. El suelo es de origen aluvial y generalmente es de textura franco arenoso limoso o franco arcillo limoso.

- Bosque de la llanura aluvial alta (tipo E):

La composición vegetal es parecida a la del bosque de la llanura aluvial media. Aquí, sin embargo, las inundaciones son muy raras (menos de una vez cada 10 años). Las palmeras son frecuentes, sin embargo, también están presentes grandes árboles de hojas amplias. Los suelos son de tipo arcilloso, franco arcillo limosos o arcillo limosos.

- Bosque de la llanura aluvial antigua (tipo F):

Es la versión madura del bosque de la llanura aluvial alta (tipo E), excepto por la gran predominancia de palmeras (30%) y de grandes árboles emergentes de hojas amplias. El dosel es alto (>30 m) y es más continuo que en los otros tipos de bosque. La fuerte sombra causada por el dosel cerrado inhibe el crecimiento de un sotobosque denso, con el resultado de un sotobosque bastante abierto. Sin embargo, el helecho es dominante en el estrato inferior. Los suelos son arcillo limosos y franco arcillo limosos.

- Bosque de arcilla de la tierra firme (tipo G):

El dosel es bastante denso pero más discontinuo que en el bosque de la llanura aluvial antigua (tipo F); las palmeras son frecuentes y el sotobosque es denso. El drenaje es

pobre; por lo tanto, en ciertos períodos, este tipo de bosque puede estar inundado. Los suelos son arenosos o arcillo limosos.

- Bosque de arena y arcilla de la tierra firme (tipo H):

Este bosque se ubica en una meseta baja elevada aproximadamente 20-30 m del nivel de las tierras circundantes. El dosel es relativamente alto y denso con ocasionales árboles emergentes. También el sotobosque es bastante denso con frecuentes palmeras. El suelo es de tipo arenoso, arcillo arenoso o franco arenoso; por lo tanto, el drenaje es muy bueno y nunca ocurren inundaciones.

- Bosque de bambú:

Este tipo de bosque se encuentra entre los más pobremente drenados y/o perturbados. Se pueden encontrar grupos de bambú los cuales agregan diversidad al área.

- Agua:

A esta categoría pertenecen principalmente los ríos Tambopata y La Torre y las cochas Cocococha y Katicocha entre otras.

- Deforestado/Vegetación-acuática/Cultivado:

El área deforestada, en la zona de estudio, está definida principalmente por el claro del Explorer's Inn y algunas áreas en la margen izquierda del Tambopata, donde se ubican viviendas de la comunidad Infierno. La vegetación acuática se encuentra principalmente en los bordes de los ríos y cochas, y en las cochas secas. La zona cultivada se presenta en la margen izquierda del Tambopata, fuera de la reserva, y ocupa varios niveles del bosque como la llanura aluvial antigua, la alta y la media (bosques tipo F, E y D); en la llanura aluvial baja, por lo general, no existen cultivos. La tala y quema se realiza al final de la época seca (ago. – set.), y la época de cultivo es inmediatamente después, al inicio de la estación de lluvias.

## 2.2 Perturbación y fragmentación del bosque

Pickett y White (1985) formularon la siguiente definición del término perturbación: “Una perturbación es cualquier evento discreto en el tiempo que altera la estructura de los ecosistemas, las comunidades o de las poblaciones y cambia la disponibilidad de recursos o el ambiente físico”.

Connell (1978) desarrolló una teoría que relaciona la perturbación con la diversidad. Según la teoría de perturbación intermedia, las perturbaciones generan heterogeneidad espacial y cambios físicos y biológicos en los ecosistemas. En efecto, algunas especies necesitan este tipo de ambientes para poder sobrevivir. De esta manera, ecosistemas estables van a ser inadecuados para ciertas especies que necesitan perturbaciones continuas y pequeñas en el ambiente, llevándolas a la extinción. Por otro lado, ambientes muy perturbados pueden llevar a la extinción a especies sensibles a las perturbaciones. Finalmente, se puede concluir, entonces, que los más altos niveles de diversidad de especies se encuentran en los ambientes con niveles intermedios de perturbación.

Kessler (2001) comparó en los bosques montanos bolivianos el nivel de endemismo en diferentes hábitats con niveles distintos de perturbación, llegando a la conclusión que el nivel de endemismo es mayor a niveles intermedios de perturbación; un moderado uso de los bosques tropicales, entonces, puede ser compatible con la conservación de plantas endémicas.

Melampy y Howe (1976) relacionan la perturbación del bosque con la ecología de *Triplaris americana*. Sugieren que en el bosque maduro sobreviven principalmente los individuos pistilados; en estos la tasa de crecimiento es más lenta, pero pueden soportar mejor las condiciones de sombra y competición interespecífica. Estos

individuos, efectivamente, al no tener que gastar tempranamente energías para la reproducción pueden aprovechar esta ventaja para ser más resistentes. Los individuos estaminados, por otro lado, son más numerosos en las áreas recientemente colonizadas por esta especie, las cuales son, por lo general, áreas con niveles de perturbación bastante altos (ejm. riberas del río perturbadas por sus fluctuaciones e inundaciones estacionales). Aquí, además, el promedio del área basal será más pequeño.

La fragmentación de los bosques tiene consecuencias en las condiciones bióticas y abióticas del espacio que ha sido alterado; se crea el llamado un efecto de “borde”. Es importante tomar en cuenta el tamaño del fragmento y su forma porque de esto dependerá el mayor o el menor grado de impacto que se manifestará.

En cuanto a los factores abióticos, un fragmento de bosque recibe mayor radiación solar, la humedad disminuye, el suelo cambia su composición y el viento tiene un mayor impacto en la vegetación; por otro lado, existirán cambios en la fisiología y comportamiento de las especies implicadas, habrán cambios en el tamaño de la población, en la composición de las comunidades y en la estructura genética. Las especies pueden reaccionar de diferentes maneras: disminuyen drásticamente su número, se expanden rápidamente o bien su densidad no cambia en absoluto. De todas formas muchas investigaciones coinciden en que se presenta una pérdida de la biodiversidad (Bruna, 2004).

Sin embargo, Kramer et al. (2008) argumentan que no hay suficientes investigaciones que puedan probar la degradación genética en los fragmentos de bosque, pues no se pueden ignorar la miríada de factores ecológicos alterados por la fragmentación. Por ejemplo, los patrones de polinización y la dispersión de semillas son fenómenos poco conocidos en los bosques maduros y menos en los fragmentos de bosque.

Respecto al efecto de la fragmentación de los bosques en las relaciones mutualistas, en el marco del proyecto “Dinámicas Biológicas del Bosque Fragmentado” en Brasil, Bruna et al. (2005) sugieren que las poblaciones de mirmecofitas podrían persistir en los fragmentos solamente 25 años luego que un área es aislada; esto podría ser debido a la vulnerabilidad ecológica que presenta el hecho de mantener una relación obligada entre las hormigas y la planta.

Dos trabajos de investigación relacionan la fragmentación del bosque con la ecología de *Triplaris americana*. Simonetti et al. (2001) explican que las tasas de ocupación de *Pseudomyrmex triplarinus* (la especie de hormiga que habita *Triplaris americana*) son distintas en áreas fragmentadas y en bosque continuo, siendo mayores en los bosques fragmentados. Larrea-Alcázar y Simonetti (2007) muestran que la remoción de semillas bajo los individuos de *Triplaris americana* es mayor en las zonas fragmentadas que en el bosque continuo. Esto podría deberse en parte al hecho que las colonias de hormigas cortadoras de hojas, *Atta sexdens*, son bastante más comunes en los bosques fragmentados que en los bosques continuos (Lorini, 2000).

### 2.3 Plantas mirmecofitas

La mirmecofilia es la asociación defensiva entre plantas y hormigas. Por un lado, las plantas reciben protección contra los herbívoros en cuanto las hormigas no permiten que estos se alimenten de las hojas u otros tejidos vegetales. En ciertos casos, las hormigas también eliminan plantas vecinas que puedan competir con las mirmecofitas, o no permiten el establecimiento de epifitas, hemiepifitas y lianas sobre su planta hospedadora.

En otros casos las hormigas podrían también proveer a la planta de alimento en forma de nutrientes como el nitrógeno (Davidson et al., 1988). Por otro lado, las hormigas reciben a cambio alimento y un lugar donde vivir. Las plantas mirmecofitas generalmente tienen una estructura especial para poder albergar a las hormigas, conocida como domacios. Los domacios son cavidades dentro del tronco, ramas, espinas, peciolo, etc., especiales para el alojamiento de la colonia de hormigas. Por otro lado, el alimento puede ser en forma de néctar, azúcares, lípidos y proteínas empacados en corpúsculos o ambos a la vez (Del Val y Dirzo, 2004).



Fig. 8 y 9: *Triplaris americana* y hormigas (Makowski, 2008). En ambas fotografías son visibles los orificios de los domacios por donde ingresan las hormigas *Pseudomyrmex triplarinus* al interior del tronco de *T. americana*.

En el caso de *Triplaris americana*, la relación mutualista no es aún muy conocida. Las hormigas *Pseudomyrmex* protegen al árbol del herbivorismo, como también de que otras plantas no utilicen a *T. americana* como apoyo mecánico o hábitat (como las lianas y las epífitas que son parásitos estructurales). Además, parece que la escasa vegetación alrededor de este árbol es debida a la acción protectora de las hormigas (Shremmer, 1984; Larrea-Alcázar y Simonetti, 2007). Sin embargo, no hay aún suficientes estudios que comprueben esta hipótesis (Larrea-Alcázar y Simonetti,

2007). *T. americana*, por otro lado, ofrece refugio a las hormigas mediante sus domacios situados en las ramas y tronco (fig. 8 y 9).

Frederickson y Gordon (2007) han investigado los factores que limitan el crecimiento de poblaciones de hospederos (plantas mirmecofitas) implicadas en relaciones mutualistas. En la Estación Biológica Madre Selva en Loreto se investigó la relación densidad-herbivoría en los “jardines del diablo” (áreas donde se agrupan numerosos individuos de una misma especie, por lo general se trata de especies mirmecofitas) creados por la hormiga *Myrmelachista shumanni* de la planta mirmecofita *Duroia hirsuta*; se compararon, además, estos resultados con el nivel de herbivoría en otras zonas del bosque. Finalmente, se concluyó que, al crear estos “jardines”, estas hormigas aumentan la presión de herbivoría en su árbol hospedero.

Otros estudios sobre la herbivoría en las especies de *Tococa* (Michelangeli, 2003), demuestran que la defensa contra los herbívoros por parte de las hormigas que habitan este árbol es distinta según el tipo de ambiente y que en áreas abiertas, claros del bosque y zonas perturbadas la presión del herbivorismo es más fuerte.

## 2.4 Patrones de distribución espacial

Conocer la distribución de las especies siempre ha sido un objetivo importante en las ciencias naturales y en la biogeografía (Gelfand, 2006). Actualmente este estudio se ha simplificado y enriquecido gracias al uso de los sistemas de información geográficos y al análisis de imágenes satelitales.

Los patrones de dispersión son las diferentes maneras en que los individuos de una población pueden estar distribuidos en el espacio y/o relacionados el uno con el otro

(Harms, 2002). Esta distribución puede presentarse principalmente de tres formas: aleatoria, uniforme o agrupada (fig. 10).

La distribución aleatoria no presenta ningún patrón de orden, pues cada individuo se localiza de manera independiente. En un bosque, por ejemplo, los árboles de una misma especie, cuyas semillas se dispersan por el viento, podrían crecer en cualquier parte del espacio independientemente de los otros individuos de su misma especie (Smith, 2001).

La distribución uniforme presenta un distanciamiento bastante equitativo entre un individuo y otro. Este patrón puede manifestarse, por ejemplo, cuando existe una fuerte competencia entre especies vegetales en un ambiente determinado donde el agua o la luz son muy escasas (Smith, 2001).

Finalmente, la distribución agrupada es la más común en los ecosistemas; manifiesta la presencia de zonas despobladas, zonas con distribución dispersa y áreas densamente pobladas (Demers, 1999). Este patrón se puede deber a una distribución no uniforme de los recursos y a un comportamiento social de la especie en estudio entre otros factores posibles (Smith, 2001).

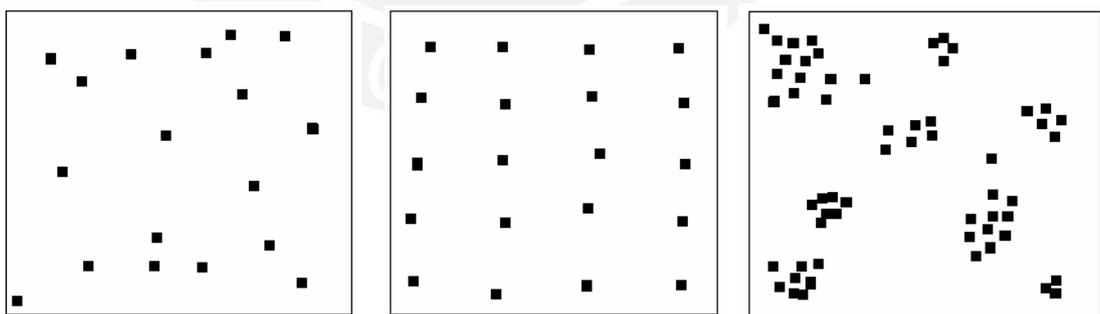


Fig. 10: Patrón de distribución disperso, uniforme y agrupado (Adaptación de la figura de Smith, 2001).

## 3 Materiales y metodología

### 3.1 Materiales

Para el trabajo de campo los materiales utilizados fueron los siguientes:

- GPS marca Garmin modelo GPSMAP 60CSx.

Instrumento utilizado para localizar los individuos de *Triplaris americana* en la zona de estudio. Este modelo de alta precisión (<10m de error) logra captar la señal de los satélites también en el bosque tropical bajo un dosel de árboles bastante denso.

- Cinta diamétrica.

Instrumento utilizado para medir el diámetro a la altura del pecho (DAP) de los individuos de *T. americana*.

- Cinta métrica.

Se usó para medir el radio de escasa vegetación en el suelo alrededor de cada individuo de *T. americana*.

- Libreta de campo.

Mediante esta se tomaron datos sobre las coordenadas, la altura, el DAP, el radio de escasa vegetación alrededor de los individuos de *T. americana*; también fueron anotadas observaciones sobre las características ambientales (bióticas y abióticas) del bosque donde se encontraba cada uno de estos individuos.

- Guía fotográfica de las hojas, semillas y flores de *T. americana* y *T. poeppigiana* (anexo 1).

Estas imágenes fueron de gran utilidad para identificar los individuos de *T. americana* durante el trabajo de campo y no confundirlos con la especie *T. poeppigiana* perteneciente al mismo género y morfológicamente bastante parecida.

- Cámara fotográfica marca OLYMPUS modelo X-775 (7.1 megapíxeles).

El uso de este instrumento sirvió para obtener un registro fotográfico de algunos individuos de *T. americana*, como también del bosque donde estos se encontraban.

Los instrumentos necesarios para la elaboración de los datos fueron los siguientes:

- Imagen IKONOS 26-09-04 (5 bandas: azul, verde, roja, infrarroja cercana y pancromática. Resolución: 1m pancromática, 4 m multiespectral) (anexo 2).

Esta imagen que cubre un área de de 10x10 km, aproximadamente, sirvió como base para el análisis espacial de la zona de estudio y para identificar zonas de distinto grado de perturbación del bosque.

- Mapa de tipos de bosque (Palmero et al., 2001) (fig. 8).

Gracias a esta imagen se pudo obtener un mapa sobre la distribución de *T. americana* en los distintos tipos de bosque.

- Programa MapSource de Garmin.

Este programa sirvió para trasladar los puntos tomados con el GPS al disco duro y luego a los programas ArcGIS y ERDAS.

- Programa ERDAS Imagine 9.1 de Leica Geosystems Geospatial Imaging.

Este programa se usó para procesar y clasificar la imagen satelital IKONOS.

- Programa ArcGIS 9.2 de ESRI.

Este programa se utilizó para la creación de los mapas de distribución de *T. americana*.

- Programa Microsoft Office Excel 2003.

Este programa se usó para el procesamiento estadístico de los datos tomados en el campo y para la creación de las tablas y gráficos.

## 3.2 Metodología

### 3.2.1 Distribución espacial de *Triplaris americana*

Para determinar los patrones de distribución espacial de *Triplaris americana* se realizó inicialmente un reconocimiento de campo, luego se procesó la imagen satelital, se creó un sistema de información geográfico (GIS) y se realizó un mapa de distribución de esta especie en la zona de estudio. En este capítulo se va a presentar la metodología que busca responder a las siguientes preguntas:

- ¿Cual es el patrón de distribución de *T. americana* (uniforme, agrupado o disperso)?
- ¿En qué tipo de bosque crece principalmente *T. americana*?
- ¿Qué efecto tienen las perturbaciones del bosque en la distribución de *T. americana*?

#### 3.2.1.1 Trabajo de campo

La presente investigación se realizó durante un período de 14 meses. El trabajo de campo duró 36 días y se realizó en dos etapas: del 4 al 9 de diciembre del 2007 y del 10 de febrero al 10 de marzo del 2008. En diciembre se llevó a cabo un proceso exploratorio de la zona de estudio y la toma de algunos puntos de ubicación de *Triplaris*

*americana*. En febrero y marzo se siguió con la toma de datos sobre la ubicación geográfica de cada individuo de *T. americana*.

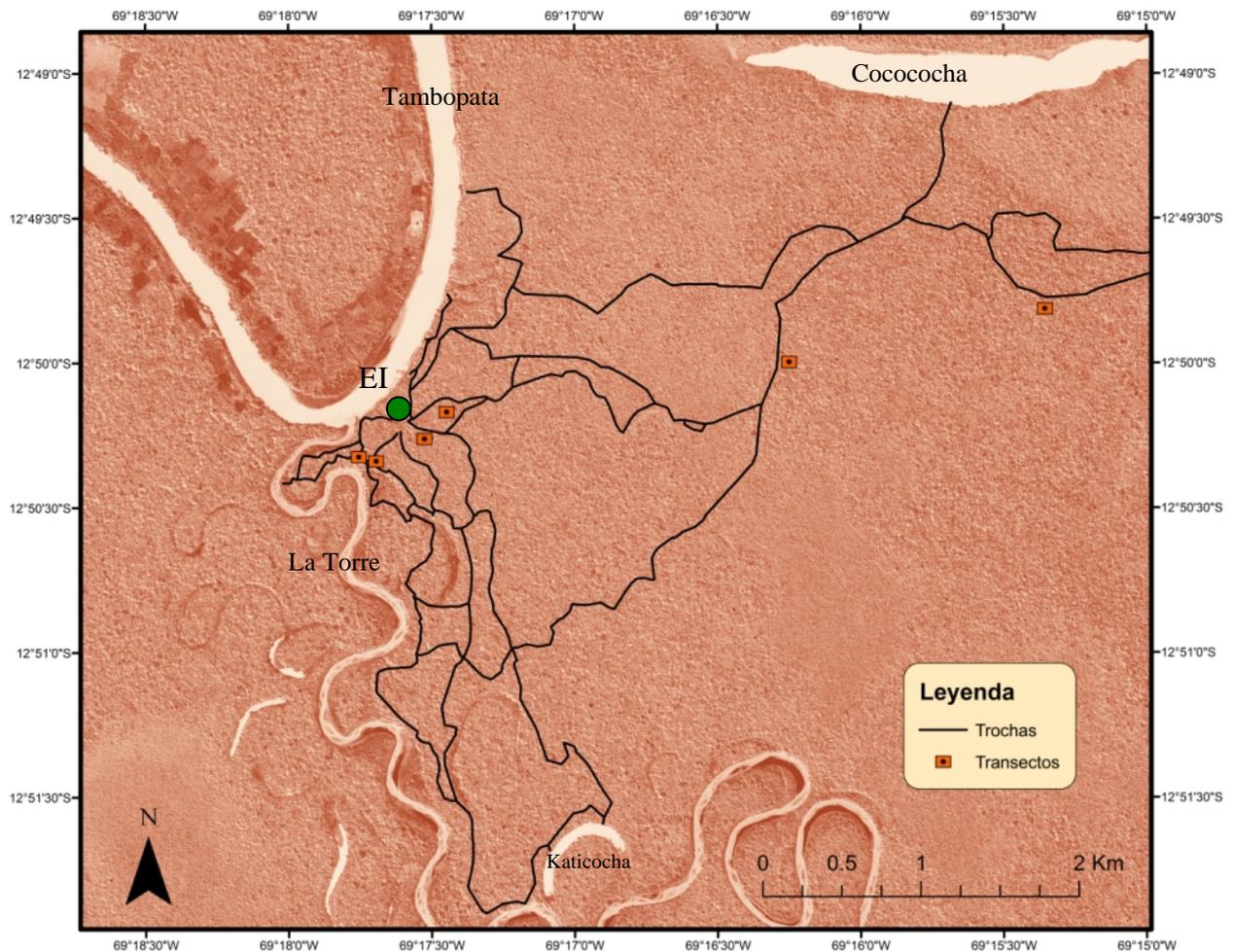


Fig. 11: Red de trochas y transectos en la zona de estudio sobre la banda pancromática de la imagen satelital IKONOS.

Para localizar los individuos de *Triplaris americana* se recorrió toda la red de trochas del *Explorer's Inn* (EI), la cual cubre una extensión total de 37 km y se expande en un área de aproximadamente 30 km<sup>2</sup>; además, con el apoyo de personas locales se pudieron ubicar algunos individuos de esta especie fuera de las trochas, en la margen izquierda del río Tambopata. Se utilizaron también seis transectos de 10x100 m, realizados por Makowski (2009), en distintos tipos de bosque donde fueron estudiadas todas las especies existentes en esta área (fig. 11). Dos transectos se ubicaron en el

bosque de arena y arcilla de la tierra firme (tipo H), dos en el bosque de la llanura aluvial antigua (tipo F) y dos en el bosque de la llanura aluvial media (tipo D).

Para distinguir correctamente la especie *Triplaris americana* de la especie *Triplaris poeppigiana*, se usaron fotografías del Herbario del Jardín Botánico de Missouri a modo de guía de identificación (anexo 1). Sin embargo, las características más importantes que se deben tomar en cuenta para diferenciar *T. americana* de *T. poeppigiana* son las siguientes:

1. Identificar el área de escasa vegetación en el suelo y alrededor de la base del tronco de *T. americana*.
  2. El tronco debe estar totalmente libre de epifitas y trepadoras.
  3. Golpear ligeramente el tronco para que las hormigas *Pseudomyrmex triplarinus* salgan del interior del individuo de *T. americana*; estas hormigas deben presentar un comportamiento bastante agresivo.
  4. Observar detenidamente la forma, estructura, color y textura de las hojas, sobre todo si el individuo es aún muy joven y no presenta la colonia de hormigas.
- Para esto, se tomaron en consideración las características morfológicas descritas por Brandbyge (1986) que diferencian ambas especies (tab. I).

Tab. I: Diferencias morfológicas entre *Triplaris americana* y *Triplaris poeppigiana*.

<i>Triplaris americana</i>	<i>Triplaris poeppigiana</i>
1. Árboles que pueden llegar hasta 30 m de alto.	1. Árboles que pueden llegar hasta 15 m de alto.
2. Ramitas glabras (sin pubescencia).	2. Ramitas con pubescencia hispida-ferruginea.
3. Hojas ovaladas a oblongas.	3. Hojas oblongas.
4. Hojas 10-16 cm de ancho.	4. Hojas 8-10 cm de ancho.
5. Frutos de 3 a 4 (raro 5) cm de largo.	5. Frutos de 5.5 hasta 7.5 cm de largo.

Cada individuo de *Triplaris americana* fue georreferenciado usando el GPS (anexo 3); adicionalmente, las coordenadas fueron anotadas en la libreta de campo

relacionando, en ciertos casos, la posición de algunos árboles con sus respectivas fotografías.

Finalmente, para poder luego detectar en la imagen satelital IKONOS (de setiembre del 2004) los individuos de *Triplaris americana* pertenecientes al dosel, se tuvo que hacer un análisis durante el trabajo de campo (pues solo aquí se podían analizar las múltiples variables ambientales). Ciertos individuos, que en el momento del trabajo de campo pertenecían al dosel, puede que no hayan pertenecido a este cuatro años atrás. Por esta razón, luego de determinar la pertenencia al dosel, la vegetación circundante fue analizada. Individuos pertenecientes al dosel en el 2008, ubicados en zonas deforestadas hace más de tres años, fueron inmediatamente considerados dentro de este grupo. Individuos en claros del bosque, donde la vegetación del claro se encontraba en un estado bastante desarrollado, también se consideraron como pertenecientes al dosel en el 2004. De los 76 individuos identificados, 15 fueron seleccionados como pertenecientes al dosel para la imagen IKONOS del 2004.

### 3.2.1.2 Procesamiento de la imagen

Clark et al. (2004) han demostrado que, mediante la información que proporcionan las imágenes IKONOS, es posible estudiar la vegetación de los bosques tropicales a escala de los árboles individuales, ya sea en el bosque maduro como en las áreas deforestadas (Read et al., 2003).

*Triplaris americana* es una especie que puede alcanzar el dosel pues ciertos individuos poseen hasta 30 m de altura; por esta razón podría ser detectada por medio de las imágenes satelitales de alta resolución. Sin embargo, hasta el momento no hay estudios que hayan identificado a *T. americana* por medio de la teledetección espacial.

Si bien no posee una copa muy frondosa, cada individuo está rodeado por un área circular sin vegetación alrededor del tronco (con un radio de aproximadamente 1 m); este fenómeno podría producir un patrón especial de reflectancia de la cobertura vegetal que diferencie a nivel visual y luego espectral la copa de *T. americana* de las otras especies del dosel.

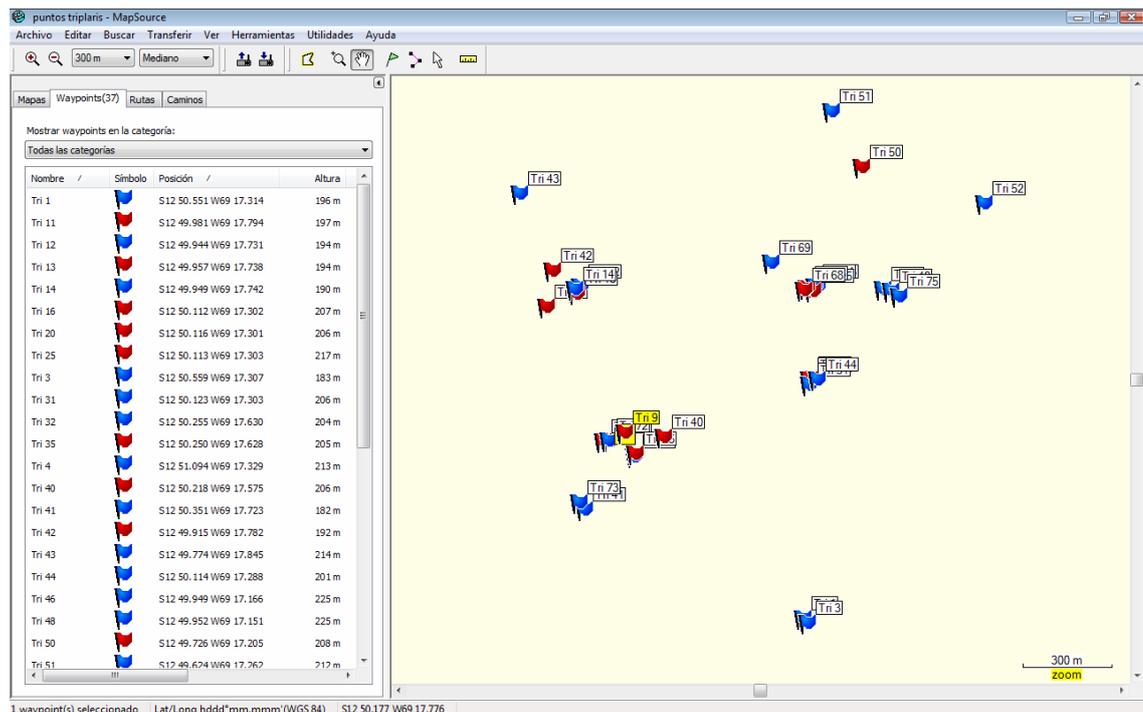


Fig. 12: Vista del programa MapSource con los puntos de ubicación de los individuos de *Triplaris americana* colectados con el GPS durante el trabajo de campo (en rojo los individuos pertenecientes al dosel).

En primer lugar, las coordenadas de cada individuo tomadas mediante el GPS fueron importadas como archivo DXF y luego convertidas a formato SHP, a partir del programa MapSource de Garmin (fig. 12). Mediante el programa ArcGIS, estos puntos fueron transformados a UTM-WGS84 zona 19S, a través de la herramienta “Proyect” del “Arc Tool Box”. Los puntos identificados como pertenecientes al dosel fueron seleccionados e importados en un archivo SHP distinto.

Luego, en el programa ERDAS se trabajó con las 5 bandas del satélite IKONOS: 4 multiespectrales con resolución espacial de 4 m y una pancromática con 1 m de resolución (anexo 2).

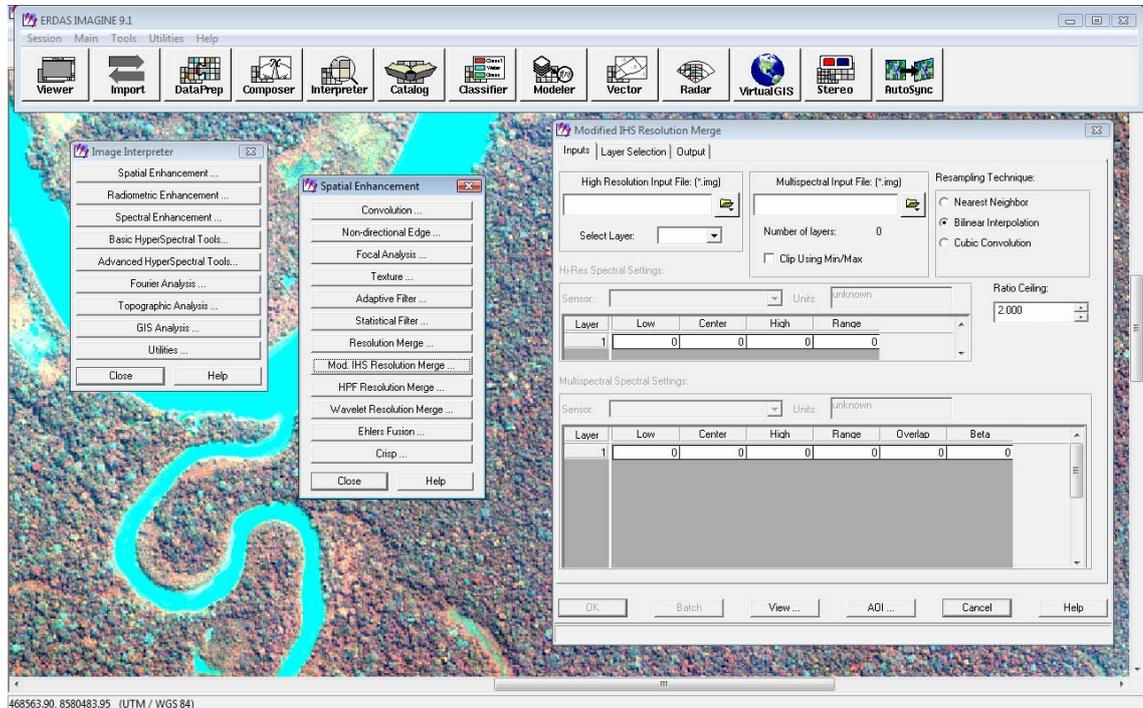


Fig. 13: Vista del ERDAS durante el proceso de mejoras de la imagen.

En primer lugar, para crear una imagen a partir de las cuatro bandas multiespectrales, se usó el comando “*Layer Stack*”. Como parte del proceso de mejoras de la imagen, se realizó el análisis de componentes principales (PCA) para resumir el grupo de variables iniciales en un nuevo conjunto más pequeño sin perder una parte significativa de la información original (Chuvieco, 1996). Una vez obtenida la composición de las bandas multiespectrales, se realizó el “*Sharpening*” de la imagen, es decir, se fusionó la banda pancromática de 1 m de resolución con la imagen de 4 m de resolución (fruto de la unión de las cuatro bandas multiespectrales); se obtuvo así una imagen de alta resolución apta para la interpretación visual (anexo 4). A través del comando “*IHS Resolution Merge*” se realizó también la transformación “Tono-Saturación-Intensidad”, la cual mejora notablemente la calidad de la imagen (fig. 13).

Para analizar la imagen, se creó la composición de las bandas infrarrojo cercano, verde y azul asignadas a los colores rojo, verde y azul respectivamente (RGB 421); según Read et al. (2003), esta combinación es, en efecto, la más apropiada para obtener un mayor contraste entre el suelo y el dosel vegetal. Sin embargo, se realizó también la composición de las bandas infrarrojo cercano, rojo y verde asignados a los colores rojo, verde y azul respectivamente (RGB 432); Chuvieco (1996) afirma que la combinación en falso color tradicional (BGR 432) garantiza una buena discriminación de las cubiertas vegetales.

Para localizar visualmente desde la imagen IKONOS de 1 m de resolución las copas de los individuos de *Triplaris americana*, se abrió el archivo SHP con los 15 individuos pertenecientes al dosel; mediante acercamientos en cada uno de estos puntos, se determinó la visibilidad de la copa.

### 3.2.1.3 Interpretación visual de la imagen

Para poder identificar el grado de perturbación en distintas áreas del bosque de la zona de estudio, se utilizaron técnicas cualitativas específicas para el análisis visual de las imágenes satelitales. La ventaja del análisis visual radica en la posibilidad de combinar múltiples procesos complejos de análisis que superan en ciertos casos los procesos automatizados de la computadora (Chuvieco, 1996). Sin embargo, es importante, como requisito para el análisis visual, un conocimiento previo de la zona de estudio.

Para hacer un análisis visual de imágenes satelitales hay que tomar en cuenta los siguientes elementos principales: tono, color, textura y contexto espacial. Es importante, entonces, elegir una buena combinación de bandas que facilite el proceso

interpretativo de la imagen. Se utilizó, por tanto, la composición de la imagen IKONOS realizada por Makowski (2009), a partir del índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) y de las bandas azul y verde; esta combinación produce una imagen que facilita la interpretación visual de las zonas perturbadas, pues distingue bien los matices de la cobertura vegetal, a nivel de colores, tonos y texturas.

El NDVI sirve para distinguir claramente la cobertura vegetal del suelo y del agua. Por medio del programa ERDAS es posible aplicar el NDVI a las bandas del rojo e infrarrojo cercano de la siguiente manera:

$$NDVI_i = \frac{P_{i,IR} - P_{i,R}}{P_{i,IR} + P_{i,R}}$$

$P_{i,IR}$  = Reflectividad del píxel  $i$  en la banda del infrarrojo cercano (IR)

$P_{i,R}$  = Reflectividad del píxel  $i$  en la banda del rojo (R)

Los resultados de este índice oscilan entre el 1 y el -1: valores positivos indican la presencia de vegetación, valores alrededor del 0 indican normalmente las áreas sin vegetación y los valores entre 0 y -1 indican la presencia de agua. Dentro de los valores relacionados a la cubierta vegetal, un valor NDVI en torno a 0,1 indica valores críticos de la vegetación, mientras valores en torno al 0,5 indican una vegetación densa.

Gracias a la combinación NDVI-NIR-G 312 y al conocimiento del territorio adquirido durante el trabajo de campo, se determinó el grado de perturbación de las áreas del bosque donde fueron encontrados los individuos de *Triplaris americana*. Se determinaron tres clases: alto grado de perturbación (A), nivel medio de perturbación (M) y bajo nivel de perturbación (B).

#### 3.2.1.4 Elaboración del mapa de distribución de *Triplaris americana*

Para crear el mapa de distribución de *Triplaris americana* se utilizó el programa ArcGIS. En primer lugar, se abrió el archivo SHP con los puntos de ubicación de los individuos de *T. americana*; a la vez se abrió el mapa de tipos de bosques, previamente georreferenciado. El mismo proceso se realizó, luego, para crear otro mapa sobre la distribución de *T. americana* en las zonas perturbadas; en este caso, en lugar de abrir el mapa de tipos de bosque, se usó la imagen IKONOS con la composición de bandas NDVI, azul y verde.

#### 3.2.1.4 Análisis del patrón de distribución de *Triplaris americana*

Para analizar el patrón de distribución de *Triplaris americana* se realizó en el ArcGIS el análisis estadístico “Average Nearest Neighbor”, es decir, el “promedio del vecino más próximo” (fig. 14). Este análisis espacial consiste en determinar la distancia de cada punto a su vecino más cercano, y en comparar los valores obtenidos con un promedio de la distancia entre puntos vecinos (Getis y Boots, 1978). Los resultados de este análisis pueden tomar un rango de valores entre 0 y 2.15; valores cercanos al 0 indican agrupamiento, valores alrededor del 1 indican una distribución aleatoria y valores cercanos al 2.15 indican uniformidad (Hammond y McCullagh, 1974). El resultado obtenido del análisis del vecino más próximo se verificó mediante la aplicación del índice probabilístico descrito por King (1969).

Para identificar el patrón de distribución de cada individuo de *Triplaris americana*, es decir, para determinar su condición espacial “aislada” o “agrupada”, se

consideraron como individuos agrupados a los que tenían por lo menos a otro individuo a menos de 30 m.

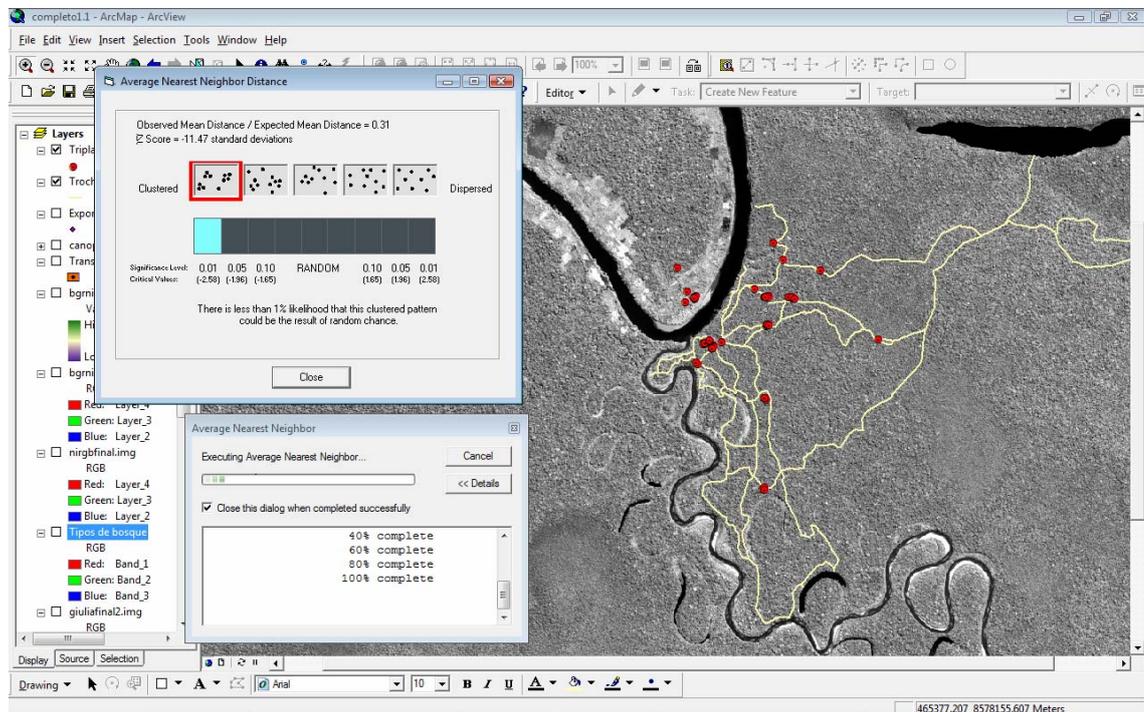


Fig. 14: Vista del ArcGIS durante el cálculo del “promedio del vecino más cercano”.

### 3.2.2 Variabilidad espacial de las características físicas de *Triplaris americana*

En esta segunda parte se van a responder las siguientes preguntas:

- ¿En qué tipo de bosque y con qué grado de perturbación se encuentran principalmente los individuos de *Triplaris americana* de mayor altura y mayor DAP?
- ¿El promedio de la altura y del diámetro de los individuos de *T. americana* es mayor en los árboles distribuidos de forma dispersa o en aquellos distribuidos de forma agrupada?

### 3.2.2.1 Trabajo de campo

La altura y el diámetro son las medidas más utilizadas en estudios de especies arbóreas. Durante el trabajo de campo se tomó la medida de la altura y el diámetro de cada individuo de *Triplaris americana* junto con las coordenadas respectivas. Para medir el diámetro se usó la cinta diamétrica, tomando la medida convencional a la altura del pecho (DAP), es decir, a 1,3 m aproximadamente del suelo. La medida de la altura fue calculada mediante estimaciones visuales (cualitativas), dada la dificultad del uso de un clinómetro en el bosque tropical. Esta medida se calculó a una distancia de aproximadamente 10 m del tronco del árbol en estudio, posicionando una persona (cuya altura es conocida) junto a este; se estimó las veces que esta medida se repetía hasta el punto más alto de la copa del individuo de *T. americana*. En el caso de los árboles pequeños se utilizó una cinta métrica.

### 3.2.2.2 Ordenamiento de los datos

Todos los datos sobre altura y DAP fueron transcritos en el programa Excel (anexo 3). Además, cada individuo de *Triplaris americana* fue correlacionado con un tipo de bosque según el mapa de Palmero et al. (2001). Para lograr esto se abrieron en el programa ArcGIS los 76 puntos de ubicación de *T. americana*, junto con el mapa de tipos de bosque. De esta manera se pudo determinar la pertenencia de cada punto a un tipo de bosque particular.

### 3.2.2.3 Análisis de los datos y elaboración de gráficos

En primer lugar se realizó un gráfico de correlación entre la altura y el DAP de todos los individuos de *Triplaris americana*. Luego se calcularon los promedios, los valores máximos y mínimos y la desviación estándar de la altura, y del DAP por tipo de bosque, grado de perturbación y según el patrón de agrupación/aislamiento.

### 3.2.3 Variabilidad espacial del radio sin vegetación de *Triplaris americana*

En esta última parte se van a tratar de responder las siguientes preguntas:

- ¿Existe alguna correlación entre el radio sin vegetación alrededor de los árboles de *Triplaris americana* y el nivel de perturbación del bosque?
- ¿Existe alguna correlación entre el radio de escasa vegetación y la tasa altura/DAP en los individuos de *T. americana*?

#### 3.2.3.1 Trabajo de campo

Durante el trabajo de campo se tomó la medida del radio de escasa vegetación alrededor de cada individuo de *Triplaris americana* usando la cinta métrica y las correspondientes coordenadas con el GPS. Esta distancia se midió desde la base del árbol de *T. americana* hasta el primer arbusto o árbol más cercano. Esta metodología nunca ha sido utilizada para analizar el grado de protección espacial que proporcionan las hormigas a las especies mirmecofitas, pero se considera como un adecuado indicador de la protección a cada individuo arbóreo.

### 3.2.3.2 Ordenamiento de los datos

Los datos fueron transcritos en Excel (anexo 3), y cada individuo de *Triplaris americana* fue relacionado con un tipo de bosque según el mapa de Palmero et al. (2001). Los 76 puntos de ubicación de *T. americana* fueron abiertos en el programa ArcGIS, junto con el mapa de tipos de bosque. De esta manera se pudo observar la pertenencia de cada punto a un tipo de bosque distinto.

### 3.2.3.3 Análisis de los datos y elaboración de gráficos

Se calculó el promedio, los valores máximos, mínimos y la desviación estándar del radio de escasa vegetación alrededor de cada individuo de *Triplaris americana* en los distintos tipos de bosque según el grado de perturbación, y según el patrón espacial agrupado/aislado. Con estos datos fueron realizados gráficos de barras mediante el programa Excel.

Por otro lado se analizó la correlación entre la tasa altura/DAP con el radio de escasa vegetación. LA tasa altura/DAP se usó como un indicador indirecto de la tasa de crecimiento vertical (rápido vs. lento) de los árboles; a mayor valor de la tasa altura/DAP, se tiene una tasa más alta de crecimiento. Esto significa que el individuo de *Triplaris americana* podría estar invirtiendo mayor energía en el crecimiento vertical, que en las defensas contra herbívoros y parásitos estructurales.

## 4 Resultados

### 4.1 Patrones de distribución de *Triplaris americana*

#### 4.1.1 Visibilidad de la copa de *Triplaris americana* desde la imagen IKONOS

A pesar de la precisión del GPS, con el cual se tomaron los puntos de ubicación de los individuos de *Triplaris americana*, y a pesar de la alta resolución de la imagen utilizada, no fue posible distinguir claramente la copa de los individuos de *T. americana* del resto de especies circundantes en el bosque (fig. 15).

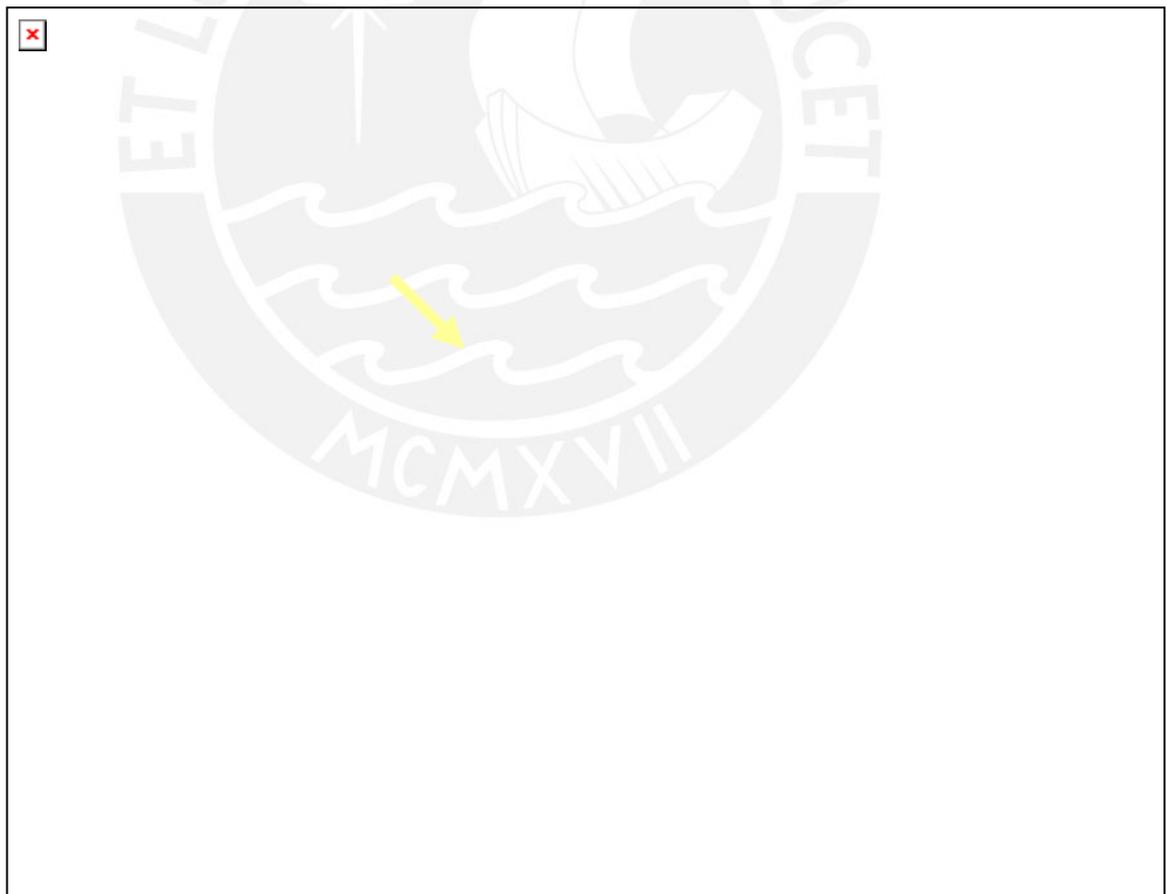


Fig. 15: Acercamiento en la imagen IKONOS (26-09-04) de 1 m de resolución que muestra la dificultad en identificar la copa de *Triplaris americana*. Por el contrario, la copa grande y frondosa de *Dipteryx micrantha* (la flecha indica la posición de un individuo emergente), es bien evidente.

El no poder distinguir visualmente la copa de *Triplaris americana* impide, a su vez, el análisis a nivel espectral. Es probable que la copa de *T. americana* sea muy pequeña y poco frondosa para ser detectada; además, es posible que el área de escasa vegetación alrededor de los individuos de *T. americana* sea reflejada y confundida (a nivel espectral) con otras áreas de suelo casi desnudo, como lo son los claros en el bosque.

#### 4.1.2 Distribución de *Triplaris americana* según el tipo de bosque

En ninguno de los seis transectos de 10x100 m (dos en el bosque tipo H, dos en el tipo F y dos en el tipo D) se encontraron individuos de *Triplaris americana*. Todos los individuos identificados fueron encontrados recorriendo las trochas (que cruzan todos los tipos de bosque de la zona de estudio), y en la margen izquierda del río Tambopata mediante el apoyo de las personas locales. En total, se identificaron 76 individuos en los siguientes tipos de bosques: 49 en el bosque de la llanura aluvial antigua (tipo F), 12 en el bosque Deforestado/Vegetación-acuática/Cultivado (Def./Veg.ac./Cult.), ocho en el bosque de arcilla de la tierra firme (tipo G), tres en el bosque de la llanura aluvial media (tipo D), dos en el bosque pantanoso estacionalmente inundado (tipo B), uno en el bosque de la alta llanura aluvial (tipo E) y uno en el bosque de bambú (tab. II – fig. 16).

Tab. II: Número de individuos de *Triplaris americana* según el tipo de bosque.

Tipo de bosque	F	Def./Veg.ac./Cult.	G	D	B	E	Bambú
Nº individuos	49	12	8	3	2	1	1

El análisis estadístico del vecino más próximo dio como resultado 0.31, es decir, se trata de una distribución que presenta un patrón agrupado. Este resultado fue

evaluado mediante el índice probabilístico de King; el resultado que se obtuvo,  $Z=11.47$ , nos indica que existe menos del 1% de probabilidades que este patrón agrupado sea resultado del azar (a partir de un valor de  $Z \geq 3.5$  se puede rechazar el factor “azar”).



Fig. 16: Distribución de *Triplaris americana* en los distintos tipos de bosque de la zona de estudio (Fuente del mapa de tipos de bosque: Palmero et al., 2001).

#### 4.1.3 Distribución de *Triplaris americana* en las zonas perturbadas

Como resultado de la determinación de las áreas con diferentes grados de perturbación se obtuvo la figura 17; además, la tabla III muestra el número de individuos encontrados en cada nivel de perturbación del bosque. El número mayor de individuos se encontró en el bosque medianamente perturbado (51 ind.), luego en el bosque con alto grado de perturbación (21 ind.) y, finalmente, en el bosque con bajo grado de perturbación (4 ind.).

Tab. III: Número de individuos de *Triplaris americana* según el grado de perturbación del bosque (A=alto; M=medio; B=bajo).

Grado de perturbación	A	M	B
N° de individuos	21	51	4



Fig. 17: Grado de perturbación del bosque en las áreas donde fueron identificados los individuos de *Triplaris americana*.

#### 4.1.4 Distribución de *Triplaris americana* según el patrón de agrupamiento

A pesar de haber encontrado en total 76 individuos de *Triplaris americana*, el número de áreas donde estos fueron identificados fue 20 (fig. 17). Los individuos encontrados de forma aislada fueron en total nueve y se ubican en los siguientes tipos de bosque: tres en el bosque tipo Deforestado/Vegetación-acuática/Cultivado (Def./Veg.ac./Cult.), dos en el bosque de la llanura aluvial antigua (tipo F), uno en el bosque estacionalmente inundado (tipo B), uno en el bosque de la llanura aluvial alta (tipo E), uno en el bosque de bambú y uno en el bosque de arcilla de la tierra firme (tipo G). El único bosque en el cual no se encontraron individuos de *T. americana* de forma aislada fue el bosque de la llanura aluvial media (tipo D). Las áreas donde se encontraron individuos de *T. americana* de forma agrupada fueron 11, y el total de individuos de estas fue 67 (tab. IV).

Tab. IV: Distribución de *Triplaris americana* según el patrón de agrupamiento.

Patrón de agrupamiento	Agrupado (A)	Aislado (D)
Nº áreas	11	9
Nº individuos	67	9

Por otro lado, respecto a la relación entre el patrón de agrupamiento y el grado de perturbación del bosque, se observó lo siguiente: cinco individuos aislados fueron identificados en el bosque con alto grado de perturbación, tres en el bosque con perturbación media y uno en el bosque con perturbación alta.

## 4.2 Variabilidad espacial de las características físicas de *Triplaris americana*

### 4.2.1 Resultados generales

La correlación entre la altura y el DAP de los individuos de *Triplaris americana* dio como resultado un índice de correlación de  $R^2 = 0.9027$ ; existe, pues, una alta correlación entre estas dos variables (fig. 18).

El promedio general de la altura de los individuos de *Triplaris americana* es de 11.2 m y la desviación estándar es de 8.89; la altura mínima es de 0.4 m y la máxima de 30 m. El promedio general del DAP de los individuos de *T. americana* es de 7.57 cm y la desviación estándar es de 6.06; el valor mínimo es de 0.5 cm y el máximo es de 23 cm.

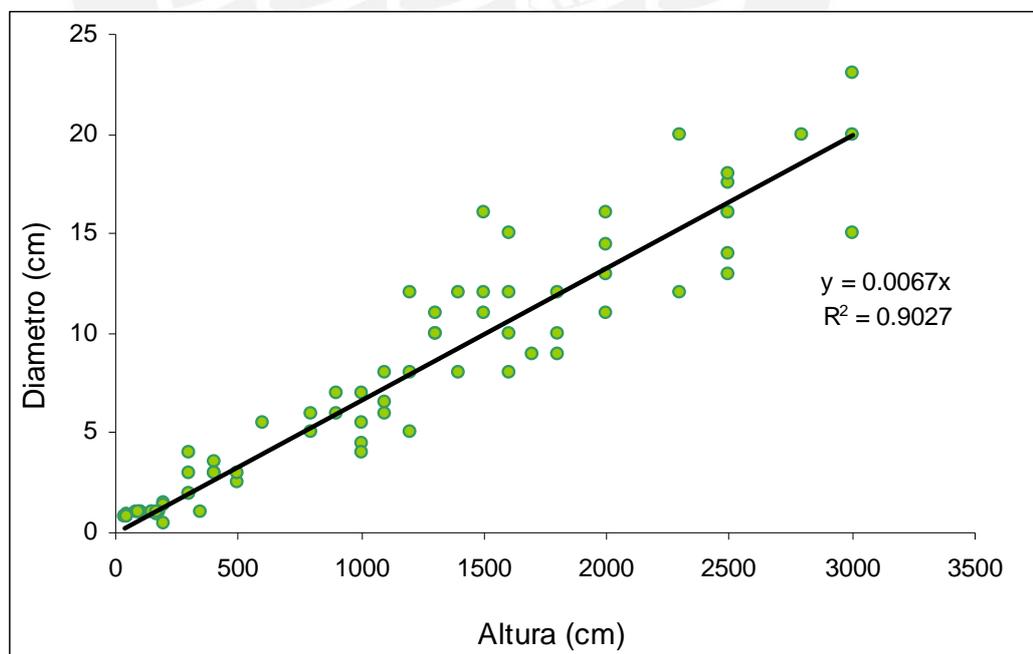


Fig. 18: Correlación entre la altura y el DAP de los individuos de *Triplaris americana*.

#### 4.2.2 Variabilidad de la altura y del DAP según el tipo de bosque

En la tabla V y en la figura 19 se puede observar el promedio de la altura de los individuos de *Triplaris americana* en cada tipo de bosque. El promedio más alto ocurre en el bosque de bambú, sin embargo, aquí solamente fue identificado un individuo de 28 m de alto; lo mismo ocurre en el bosque de la llanura aluvial alta (tipo E), donde fue identificado el individuo con el promedio más pequeño (5 m).

Tab. V: Promedio de la altura de los individuos de *Triplaris americana* según el tipo de bosque.

Tipo de bosque	Bambú	B	D	Def./Veg.ac./Cult.	F	G	E
N° individuos	1	2	3	12	49	8	1
Altura promedio (m)	28	19	17	11.5	9.64	8.95	5
Desviación estándar	0	1.41	12.12	10.12	8.39	5.24	0

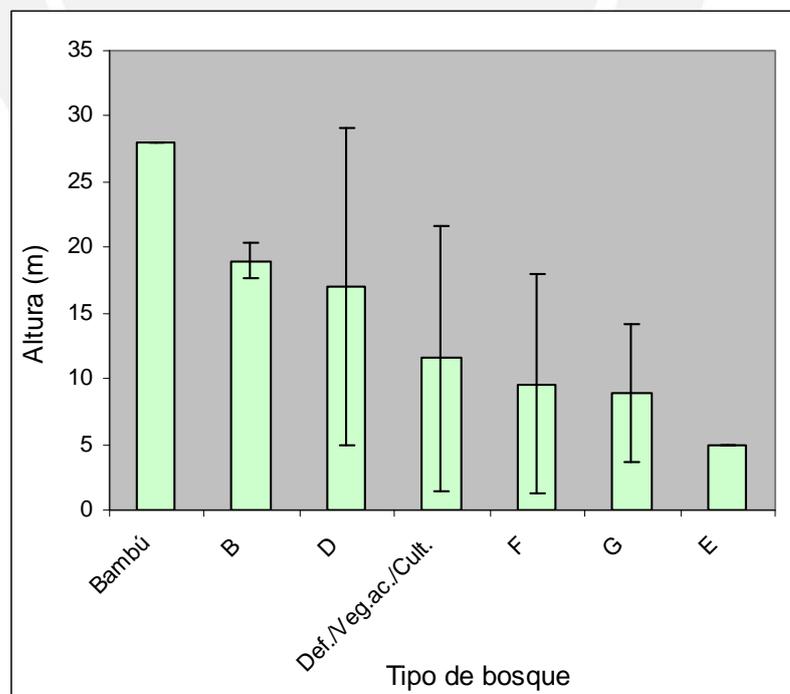


Fig. 19: Promedio de la altura de los individuos de *Triplaris americana* por tipo de bosque.

En la tabla VI y en la figura 20 se pueden observar el promedio del DAP en cada tipo de bosque. Como en el caso de la altura, el promedio más alto del DAP (20 cm) fue encontrado en el bosque de bambú y el más bajo (2.5 cm), en el bosque de la llanura aluvial alta (tipo E); en ambos casos el valor indica el DAP de un solo individuo.

Tab. VI: Promedio del DAP de los individuos de *Triplaris americana* según el tipo de bosque.

Tipo de bosque	Bambú	B	D	Def./Veg.ac./Cult.	G	F	E
N° individuos	1	2	3	12	49	8	1
DAP promedio (cm)	20	13.3	12.2	10	7.4	6.3	2.5
Desviación estándar	0	1.8	7.3	6.8	5.5	5.5	0

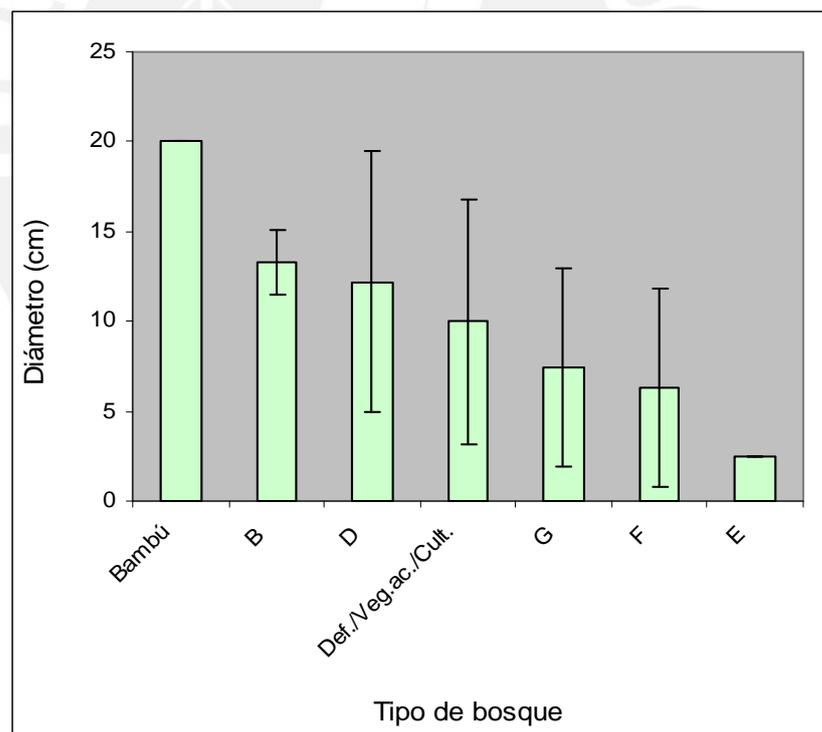


Fig. 20: Promedio del DAP de los individuos de *Triplaris americana* por tipo de bosque.

El valor de la desviación estándar, ya sea en el caso de la altura que del DAP, nos indica fluctuaciones evidentes en los valores encontrados.

### 4.2.3 Variabilidad de la altura y del DAP según el grado de perturbación del bosque

Separando los individuos de *Triplaris americana* según el grado de perturbación del bosque para determinar la variabilidad de la altura y del DAP, se obtuvieron los resultados que se muestran en las tablas VII y VIII y en las figuras 21 y 22.

El promedio más alto de la altura (18.25 m), se obtuvo en el bosque con bajo grado de perturbación donde fueron encontrados cuatro individuos. El promedio más bajo (10.23 m), se obtuvo en el bosque con grado medio de perturbación; aquí fueron encontrados 51 individuos. En el bosque con alto grado de perturbación, el promedio de la altura fue de 12.16 m y el número de individuos encontrados fue 21.

Tab. VII: Promedio de la altura de los individuos de *Triplaris americana* según el grado de perturbación del bosque.

Grado de perturbación	Alto (A)	Medio (M)	Bajo (B)
Número de individuos	21	51	4
Promedio altura (m)	12.16	10.23	18.25
Desviación estándar	9.8	8.52	5.85

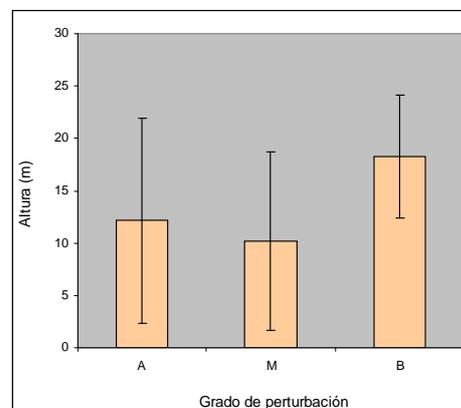


Fig. 21: Promedio de la altura de los individuos de *Triplaris americana* según el grado de perturbación del bosque.

En cuanto al DAP, al igual que la altura, el promedio más alto se encontró en el bosque con bajo grado de perturbación (11.88 cm), seguido por los bosques con alto grado (8.4 cm) y grado medio de perturbación (6.89 cm). La desviación estándar nos indica poca homogeneidad en los valores encontrados, ya sea para la altura que para el DAP.

Tab. VIII: Promedio del DAP de los individuos de *Triplaris americana* según el grado de perturbación del bosque.

Grado de perturbación	Alto (A)	Medio (M)	Bajo (B)
Número de individuos	21	51	4
Promedio DAP (cm)	8.4	6.89	11.88
Desviación estándar	6.54	5.9	3.97

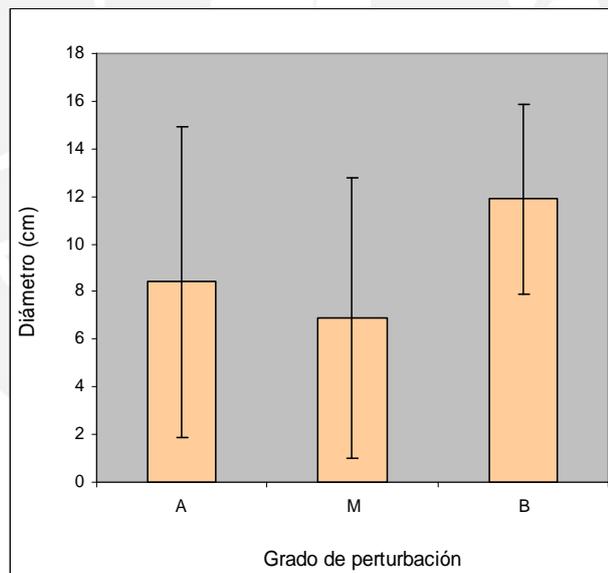


Fig. 22: Promedio del DAP de los individuos de *Triplaris americana* según el grado de perturbación del bosque.

#### 4.2.4 Variabilidad de la altura y del DAP según el patrón de agrupamiento

En total se encontraron nueve individuos de forma aislada, y 67 de forma agrupada en 11 áreas (anexo 5). Los resultados para el promedio de la altura y del DAP nos indican que los árboles encontrados con valores más altos fueron los distribuidos de forma aislada, con un promedio de 15.33 m de altura (tab. IX – fig. 23), y de 11.06 cm de DAP (tab. X – fig. 24). Los individuos encontrados de forma agrupada tienen un promedio de altura de 10.64 m (tab. IX– fig. 23) y de 7.11 cm de DAP (tab. X – fig. 24). En todos los casos la desviación estándar indica una amplia oscilación de los valores encontrados.

Tab. IX: Promedio de la altura de los individuos de *Triplaris americana* según el patrón de agrupamiento.

Tipo de distribución	Agrupado (A)	Aislado (D)
N° individuos	67	9
Altura promedio (m)	10.64	15.33
Desviación estándar	8.69	9.79

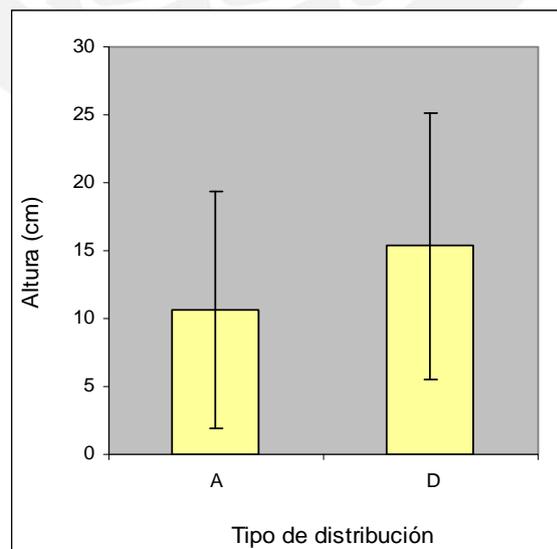
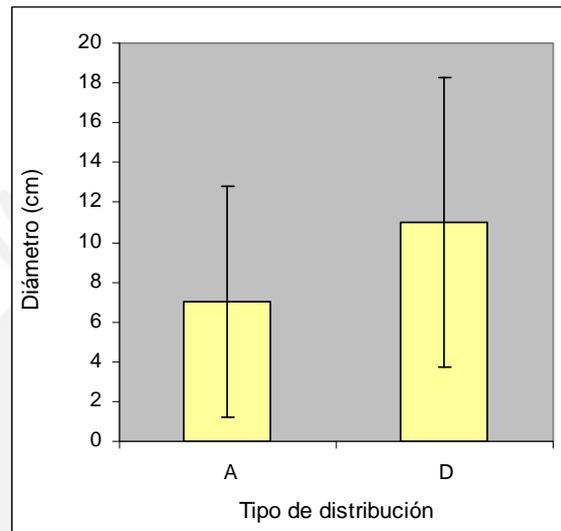


Fig. 23: Promedio de altura de los individuos de *Triplaris americana* según el patrón de agrupamiento (A= agrupado; D= aislado).

Tab. X: Promedio del DAP de los individuos de *Triplaris americana* según el patrón de agrupamiento.

Tipo de distribución	Agrupado (A)	Aislado (D)
N° individuos	67	9
DAP promedio (cm)	7	11
Desviación estándar	5.8	7.3

Fig. 24: Promedio del DAP de los individuos de *Triplaris americana* según patrón de agrupamiento (A= agrupado; D= aislado).

### 4.3 Variabilidad espacial del área de escasa vegetación de *Triplaris americana*

#### 4.3.1 Resultados generales

El promedio general del radio de escasa vegetación encontrado fue de 84.48 cm y la desviación estándar de 45.63; el valor mínimo encontrado fue de 40 cm y el máximo de 2 m. Resultado de la correlación entre el índice altura/DAP y el radio de

escasa vegetación, se obtuvo un valor de  $R^2=0.0005$ , es decir, no existe correlación entre ambas variables (fig. 25).

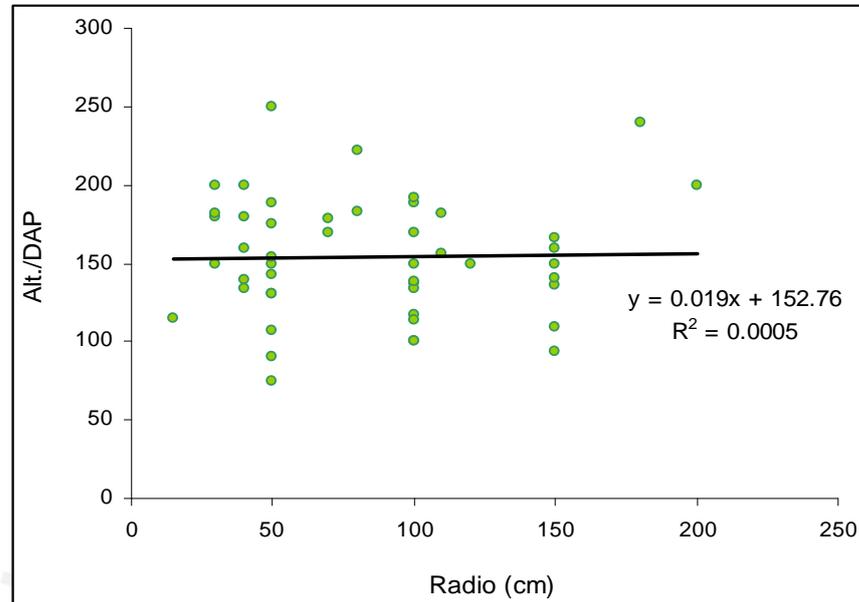


Fig. 25: Correlación entre el radio de escasa vegetación alrededor de los individuos de *Triplaris americana* y el índice altura/DAP.

#### 4.3.2 Variabilidad espacial del radio según el tipo de bosque, el grado de perturbación y el patrón de agrupamiento

Los resultados sobre la variabilidad espacial del área de escasa vegetación alrededor de los individuos de *Triplaris americana* en los distintos tipos de bosque, según el grado de perturbación y según el patrón de agrupamiento, están representados en las tablas XI-XIII y en las figuras 26-28.

El valor promedio más alto del radio de escasa vegetación según el tipo de bosque (150 cm) se da en el bosque de bambú, donde fue encontrado un solo individuo; el valor promedio más bajo (30 cm) se obtuvo en el bosque de la llanura aluvial alta (tipo E), donde también fue encontrado un solo individuo.

Tab. XI: Promedio del radio de escasa vegetación alrededor de los individuos de *T. americana* según el tipo de bosque.

Tipo de bosque	Bambú	D	B	G	Def./Aqua./ Cult.	F	E
N° individuos	1	2	3	12	49	8	1
Radio promedio (cm)	150	140	125	95	89	71	30
Desviación estándar	0	17.3	35.4	42.1	80.4	31.2	0

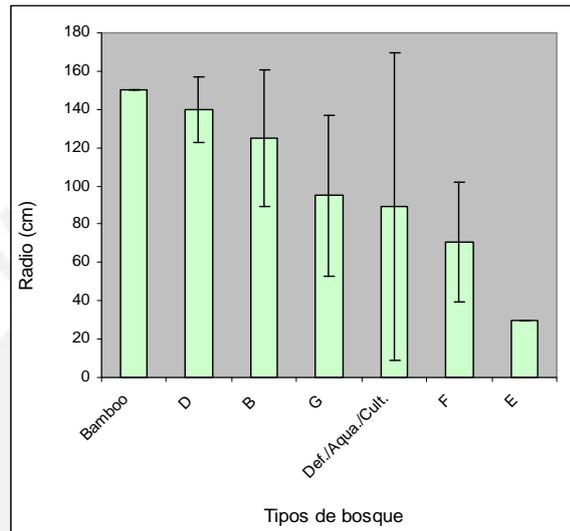


Fig. 26: Promedio del radio de escasa vegetación alrededor de los individuos de *T. americana* según el tipo de bosque.

En cuanto a la relación entre el radio de escasa vegetación y el grado de perturbación del bosque, se obtuvo un promedio alto para el bosque con bajo grado de perturbación (102.5 cm), donde fueron cuatro los individuos encontrados; un promedio menor fue hallado en el bosque con perturbación alta (87.73 cm), con 21 individuos; y media (81.21 cm), con 51 individuos.

Tab. XII: Promedio del radio de escasa vegetación alrededor de los individuos de *Triplaris americana* según el grado de perturbación del bosque.

Grado de perturbación	Alto (A)	Medio (M)	Bajo (B)
N° individuos	21	51	4
Radio promedio (cm)	87.73	81.21	102.5
Desviación estándar	64.24	41.36	5

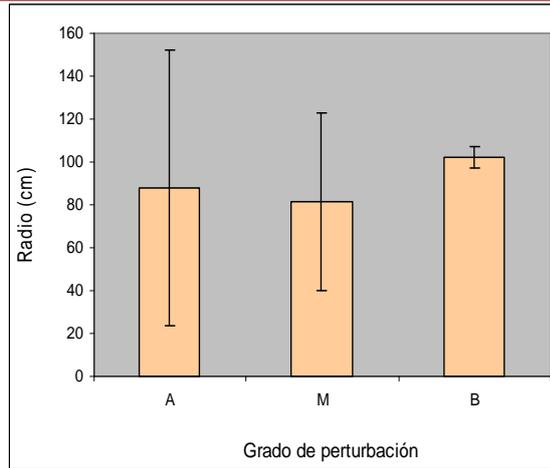


Fig. 27: Promedio del radio de escasa vegetación alrededor de los individuos de *Triplaris americana* según el grado de perturbación del bosque.

El promedio del radio de escasa vegetación es mayor en los nueve individuos aislados (99 cm), que en los 67 individuos distribuidos de forma agrupada (79 cm).

Tab. XIII: Promedio del radio de escasa vegetación alrededor de los individuos de *Triplaris americana* según el patrón de agrupamiento.

Patrón de distribución	Agrupado (A)	Aislado (D)
Nº individuos	67	9
Radio promedio (cm)	79	99
Desviación estándar	44.5	53

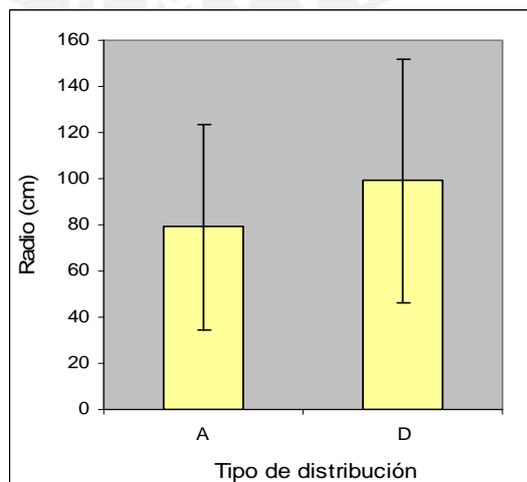


Fig. 28: Promedio del radio de escasa vegetación alrededor de los individuos de *T. americana* según el patrón de agrupamiento (A=agrupado; D=aislado).

## 5 Discusión

### 5.1 Características del bosque donde se distribuye *Triplaris americana*

Los resultados obtenidos mediante la sobreposición de los puntos de ubicación de los individuos de *Triplaris americana*, encontrados dentro del área de estudio, con el mapa de tipos de bosque realizado por Palmero et al. (2001), sugieren que todos los individuos encontrados dentro de la zona de estudio, en la margen derecha del río Tambopata (dentro la zona reservada), se ubican en los límites entre un tipo de bosque y otro, es decir, en las zonas de transición. En todos los casos se trató de la transición entre el bosque de la llanura aluvial antigua (tipo F) y los otros tipos de bosque: bosque de arcilla de la tierra firme (tipo G), bosque pantanoso estacionalmente inundado (tipo B), bosque de la llanura aluvial media (tipo D) o bosque de bambú. Una situación diferente se observó en la margen izquierda del río Tambopata, fuera de la reserva, donde el patrón de distribución de *T. americana* está fuertemente influenciado por la presencia humana. La mayoría de individuos identificados (seis ind.) pertenecen al área definida, en el mapa de tipos de bosque, como Deforestada/Cultivada, y uno solo al bosque de la alta llanura aluvial (tipo E), en el límite de la zona Deforestada/Cultivada.

Las áreas de transición donde interactúan comunidades, regiones o biomas distintos son llamadas también ecotonos. Son lugares particulares, compuestos por una mezcla de especies de ambas partes o por especies específicas del ecotono que no se encuentran en otros ambientes; por esta razón, en muchos casos, suele existir una mayor biodiversidad (Shmida y Wilson, 1985). Estas especies suelen ser oportunistas y, en el caso de los vegetales, son comúnmente especies intolerantes a la sombra (Smith y Smith, 2001). Smith et al. (1997) afirman que un rol importante de los ecotonos es

renovar la diversidad genética, generando un mayor grado de diversidad de especies en el bosque húmedo tropical. En este caso se podría comprender el rol de *Triplaris americana* como una especie importante en el mantenimiento de la biodiversidad de los ecosistemas en la zona de Tambopata.

Para establecer el tamaño de un ecotono no hay medidas definidas, pues depende en cada caso de la escala de trabajo. En este estudio se podría definir la zona de transición como el área dada por el espacio de 100 m, aproximadamente, a ambos lados del borde entre dos tipos de bosque. Esta medida surge de las observaciones en el campo y de la escala de trabajo.

Las observaciones realizadas durante el trabajo de campo demuestran, en efecto, algunas coincidencias en la estructura y en la composición del bosque donde se distribuyen los individuos de *Triplaris americana*, independientemente del tipo de bosque al que hayan sido asignados por el mapa. En efecto, aun si estos aparecen distribuidos en diferentes tipos de bosque, en realidad el bosque donde estos se encontraban tenía en la mayoría de los casos elementos en común, y no presentaba las características precisas y definidas de un tipo de bosque en particular (fig 29). Es interesante reflexionar sobre el hecho de que toda zona de transición entre un tipo de bosque y otro ha surgido en el pasado por una perturbación ambiental y se mantiene en el presente como una zona de borde con características particulares.

Por lo general, el ambiente donde se encontraron los individuos de esta especie presentaba un sotobosque bastante cerrado y un dosel alto como en el bosque de la llanura aluvial antigua (tipo F), pero, a la vez, discontinuo como en el caso del bosque estacionalmente inundado (tipo B); se notó, también, la presencia de palmeras altas y grandes árboles emergentes como en el bosque de arcilla de la tierra firme (tipo G). En cuanto al suelo, *Triplaris americana* fue identificada en suelos predominantemente

arcillosos, en ciertos casos inundados durante el período de lluvias. También fueron encontrados ciertos individuos próximos o dentro de las zonas perturbadas por las actividades humanas (agrícolas, turísticas y residenciales).



Fig. 29: Individuos de *Triplaris americana* en el bosque de la llanura aluvial antigua (tipo F) (Makowski, 2008). Es visible la abundancia de palmeras; sin embargo, el dosel aquí no es muy cerrado y el sotobosque es abundante. Esto nos podría indicar el estado de transición de este tipo de bosque, próximo al bosque de arcilla de la tierra firme (tipo G).

Por otro lado, se puede notar claramente que los individuos de *Triplaris americana* se localizan siguiendo las zonas cercanas al río hasta 800 m, aproximadamente, al interior del bosque. Solamente fue identificado un individuo fuera de este patrón, en el bosque pantanoso estacionalmente inundado (tipo B). Con estos resultados se puede, entonces, corroborar, en parte, la afirmación de Shremmer (1984), que dice que el género *Triplaris* crece preferentemente en lugares húmedos, especialmente en las orillas de los ríos. En el presente estudio no se identificaron

individuos en el bosque de la baja llanura aluvial (tipo C), pero sí en los bosques inmediatamente sucesivos a este.

También es bastante precisa la descripción del ambiente donde viven las especies mirmecofitas presentada por Del Val y Dirzo (2004), quienes describen la necesidad, por parte de estas plantas, de ambientes con abundancia de recursos (luz y/o nutrientes en el suelo), como lo son los claros del bosque, los bordes de los caminos o ríos y los lugares con perturbación humana. En el presente estudio, varios de los individuos de *Triplaris americana* fueron encontrados en claros del bosque o en los bordes de las trochas.

## 5.2 Patrones de distribución espacial de *Triplaris americana*

El resultado del análisis del vecino más próximo para toda la población de individuos de *Triplaris americana* del área de estudio muestra, en general, un patrón de distribución agrupado; este patrón indica que la especie se establece en lugares específicos, donde se presentan condiciones favorables para el crecimiento y desarrollo óptimo de esta. Las observaciones que se pueden concluir de este estudio indican una preferencia por zonas con perturbación, ya sea natural (claros del bosque y áreas cercanas a cochas secas y quebradas), que antrópica (áreas cercanas a zonas deforestadas, cultivadas y a trochas), y por zonas de transición entre un tipo de bosque y otro. El tipo de suelo parece ser también un factor determinante, pues los individuos de *T. americana* fueron encontrados en suelos principalmente arcillosos y no en otros más arenosos.

Según Melampy y Howe (1976), los individuos pistilados de *Triplaris americana* se ubican principalmente en el bosque más maduro, de forma aislada, y son

de altura y diámetro (DAP) mayor que los individuos estaminados, que se agrupan en áreas más perturbadas y con mayor luminosidad. Lamentablemente en este estudio no se pudo determinar el sexo de los individuos, pues no era la época de floración de esta especie, pero sí se analizó la variabilidad de la altura y del diámetro en distintos grados de perturbación del bosque. Al igual que en la investigación en Costa Rica de Melampy y Howe (1976), se encontró un promedio más alto de la altura (18.25 m) y del DAP (11.88 cm) en el bosque menos perturbado, en comparación del bosque más perturbado (alt.=12.16 m; DAP=8.4 cm). Esto podría deberse, como ha sido descrito por Melampy y Howe (1976), a una diferencia en el desarrollo de los individuos pistilados y de los estaminados. Los individuos estaminados gastan más energía produciendo polen desde una etapa más temprana del desarrollo, lo que causa una tasa de mortandad más alta para este género. Los individuos pistilados, por el contrario, recién comienzan a producir semillas cuando alcanzan una cierta altura, para que estas sean transportadas efectivamente por el viento. Es así que los individuos pistilados pueden gastar más energías en desarrollar un tronco más grande y ser más altos que los individuos estaminados. Además, son también mejores competidores pues no se debilitan produciendo polen en una temprana etapa del desarrollo. Estas características parecen, entonces, estar a la base de las diferencias en el tipo de ambiente y patrón de distribución de ambos sexos de esta especie (Melampy y Howe, 1976).

En la presente investigación se encontraron, en la margen izquierda del río Tambopata, varios individuos aislados de *Triplaris americana* de gran altura y diámetro (alt.=25 m y 13 m; DAP=14 cm y 11 cm), comparados con el promedio general (alt.=11.2 m; DAP=7.57 cm). En este sector la perturbación es tan fuerte que la distribución de esta especie está determinada por el ser humano. Probablemente, el

hecho de encontrar solamente individuos aislados de gran tamaño se debe a la tala de los más pequeños, que afectan los cultivos de la zona.

Por otro lado, en cuanto al factor agrupamiento/aislamiento, el promedio de la altura y del DAP de los individuos de *Triplaris americana* distribuidos de forma agrupada (alt.=10.6 m; DAP= 7 cm) fue, en general, menor que los encontrados de manera aislada (alt.=15.33 m; DAP= 11 cm).

En conclusión, debido al hecho que se trata, en prácticamente todos los casos, de bosques de transición, un análisis del comportamiento espacial de las características físicas (altura y DAP) de los individuos de *Triplaris americana*, en base a la clasificación por tipos de bosque, como al inicio de esta investigación se había planteado, puede llevar a resultados insignificantes.

### 5.3 Herbivoría, perturbación y análisis espacial

Frederickson y Gordon (2007) afirman que un factor limitante al crecimiento de las poblaciones de mutualistas podría estar dado por un incremento en la herbivoría en los claros formados por agrupaciones de estos mismos. En efecto, se ha comprobado que las tasas de herbivoría en estos lugares son las más altas del bosque (Michelangeli, 2003). En esta investigación, el radio de escasa vegetación en el suelo alrededor de los individuos de *Triplaris americana*, se ha tomado como un indicador del grado de protección que posee la planta (cuanto mayor es el valor del radio se presume que la protección contra herbívoros y otras especies vegetales es mayor). Según los resultados obtenidos, los individuos distribuidos de forma aislada presentan un promedio del radio de escasa vegetación más alto (99 cm) que el resto de individuos encontrados de manera agrupada (79 cm). En las áreas donde *T. americana* fue encontrada de forma agrupada,

el radio fue inferior debido, quizás, a un debilitamiento en las defensas de la hormiga por competencia con otros herbívoros. Estos resultados también muestran coherencia con los resultados de Michelangeli (2003), pues el promedio del radio de escasa vegetación alrededor de los individuos de *T. americana* es menor en las zonas con grado más alto de perturbación (87.73 cm), y mayor en las zonas menos perturbadas (102.5 cm).

Coley et al. (2007) sugieren una correlación entre el ritmo de crecimiento vegetativo (rápido vs. lento) y el nivel de mecanismos de defensa que la planta produce. De acuerdo a este modelo, las especies de crecimiento lento invierten gran cantidad de energía en mecanismos de protección; lo inverso ocurre con las especies de crecimiento rápido. Aunque los estudios de Coley et al. (2007) se realizaron en base a comparaciones interespecíficas, en esta investigación se examina dicha dicotomía a nivel intraespecífico. Si utilizamos los datos del radio del área sin vegetación alrededor del árbol como un indicador indirecto del nivel de inversión en defensa contra herbívoros, y el cociente altura/DAP como un estimado de la tasa de crecimiento de cada individuo de *Triplaris americana*, observamos que, al analizar el grado de correlación entre estas dos variables (fig. 26), los análisis estadísticos muestran un coeficiente de correlación bastante bajo ( $R^2 = 0.0005$ ), lo cual parecería no concordar con la hipótesis de Coley et al. (2007). Sin embargo, el modelo planteado por estos autores se enfoca principalmente en los mecanismos de defensa química (por ejemplo, producción de metabolitos secundarios como alcaloides o taninos), y no en aquellos sistemas de defensa basados en mutualismos, como es el caso de la mirmecofilia. Es probable, entonces, que estos últimos pudieran no estar restringidos por la dicotomía tasa de crecimiento vs. nivel de defensa o que, simplemente, este tipo de relaciones

biológicas sean más flexibles en las expresiones de defensas. Evidentemente se necesitan más estudios para poder examinar esta hipótesis.



## 6 Conclusiones

En primer lugar, mediante esta investigación se ha encontrado que *Triplaris americana* se distribuye con un patrón espacial agrupado en las zonas con perturbación antrópica (en los bordes de las áreas deforestadas, de las zonas cultivadas y de las trochas), y natural (en los claros del bosque y en las proximidades de quebradas y cochas secas). Por el contrario, no se han encontrado individuos de esta especie ni en el bosque más maduro (tipo H) de suelo areno-arcilloso, ni en el bosque más reciente (tipo C) de suelo arenoso, limoso y arcilloso, formado por los sedimentos depositados por el río durante las inundaciones anuales. Sin embargo, el análisis de la distribución de *T. americana* en los distintos tipos de bosque ha también puesto en evidencia la preferencia de esta especie por las zonas de transición entre un tipo de bosque y otro (ecotonos). Estas áreas poseen gran biodiversidad, pues son regiones donde se encuentran dos comunidades; además, las especies de estos hábitats son fundamentales para el mantenimiento de la diversidad de especies del bosque entero.

En segundo lugar, se observó que la altura y el diámetro de los individuos de *Triplaris americana* son mayores en el bosque menos perturbado y en los individuos que se encuentran aislados. Aunque en esta investigación no se pudo distinguir el sexo de los individuos en estudio (debido a la estación en la cual se realizó el trabajo de campo), es probable que la mayoría de los individuos altos, con diámetro grande, aislados y en el bosque menos perturbado, hayan sido individuos pistilados. En efecto, como plantearon Melampy y Howe (1976), parece existir una tasa de mortalidad diferente entre ambos sexos de esta especie que favorece a los individuos pistilados y que se manifiesta en patrones de distribución espacial particulares; la producción temprana y continua de polen por parte de los individuos estaminados impide la

inversión de energías en otros sistemas de desarrollo, como el crecimiento y el mantenimiento saludable de la planta, los cuales mejoran la capacidad competitiva de *T. americana* frente a las otras especies vegetales que comparten el mismo hábitat.

En tercer lugar, el radio de escasa vegetación en el suelo alrededor del tronco de *Triplaris americana* (utilizado como medida del grado de protección del árbol contra predadores y especies competidoras) fue, en promedio, mayor en las zonas menos perturbadas y en los individuos distribuidos de forma aislada. Este resultado, que responde negativamente a la hipótesis planteada al inicio de esta investigación, podría estar indicando una mayor presión de herbivoría en las áreas más perturbadas y en las agrupaciones o “manchas” de individuos de esta especie en el bosque. De esta manera, es posible que la expansión de esta especie en las zonas perturbadas esté limitada por el aumento del herbivorismo en estas últimas.

Finalmente, la visión de *Triplaris americana* como una posible especie que podría comenzar a multiplicarse desmesuradamente en áreas con perturbación antrópica y natural, llevando a desequilibrios en el ecosistema, es bastante criticable. Si bien las áreas con perturbación antrópica están aumentando y el cambio climático está produciendo condiciones distintas en el bosque húmedo tropical, más estudios son necesarios para comprender mejor la evolución de esta especie frente a estas nuevas condiciones. La población de *T. americana* en las zonas perturbadas podría estar controlada por las altas tasas de herbivorismo que se encuentran en estas áreas (las más altas del bosque). Más bien, sería importante profundizar aún más la investigación para comprender el rol específico de *T. americana* en los ecotonos, quizás como una especie importante en la regeneración de la biodiversidad.

## 7 Bibliografía

Alegre J.L., 2004. Relieve, geología e hidrografía. En: *Atlas Regional del Perú: Madre de Dios*. Ediciones Peisa, Lima.

Antweb. *Pseudomyrmex triplarinus*. Sitio web: [www.antweb.org](http://www.antweb.org), visitado el 29/11/2008.

Barr S., Palmero P., Phillips O., 2004. An Evidential Reasoning Contextual Approach to Tropical Forest Classification Using Very High Spatial Resolution Earth Observation Data. Ponencia presentada en la Conferencia Anual 2007 de la Sociedad de Sensoramiento Remoto y Fotogrametría. Newcastle. Sitio web: <http://www.ceg.ncl.ac.uk/rpsoc2007/papers/179.pdf>, visitado el 24/02/2009.

Brack Egg A., 1986. Las ecorregiones del Perú. *Boletín de Lima* 44, 57-70.

Brack Egg A., Mendiola C., 2004. *Ecología del Perú*. 2<sup>a</sup> ed., Bruño, Lima.

Brako L., Zarucchi J.L., 1993. Catalogue of the Flowering Plants and Gymnosperms of Peru. *Monographs in Systematic Botany* 45, Missouri Botanical Garden.

Brandbyge J., 1986. A Revision of the Genus *Triplaris*. *Nordic Journal of Botany* 6(5), 545-570.

Bruna E.M., 2004. Biological Impacts of Deforestation and Fragmentation. En: Burley J., Evans J., Youngquist J. (eds.). *The Encyclopaedia of Forest Sciences*. Elsevier Press, London, 85-90.

Bruna E.M., Vasconcelos H.L., Heredia S., 2005. The Effect of Habitat Fragmentation on Communities of Mutualists: Amazonian Ants and their Host Plants. *Biological Conservation* 124, 209-216.

Chuvieco E., 1996. *Fundamentos de teledetección espacial*. 3<sup>ra</sup> ed., Rialp, Madrid.

Clark B.C, Read J.M, Clark M.L., Cruz A.M., Fallas Dotti M., Clark D.A., 2004. Application of 1-m and 4-m Resolution Satellite Data to Ecological Studies of Tropical Rain Forests. *Ecological Applications* 14(1), 61-74.

Coley P. D., 1982. Tasas de herbivorismo en diferentes árboles tropicales. En: Leigh E., Rand A., Windsor D.M. (eds.). *Ecología de Bosques Tropicales*. Smithsonian Press, Washington D.C., 191–200.

Coley P.D., Bryant J.P., Stuart Chapin F., 2007. Disponibilidad de recursos y defensas de las plantas frente al herbivorismo. En: Leigh J., Giles E., Herre E.A., Jackson J.B., Santos-Graneros F. (eds.). *Ecología y evolución en los trópicos*. Editora Nova Art, Panamá, 49-57.

Connel J.H., 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199, 1302-1310.

Davidson D.W., Longino J.T., Snelling R.R., 1988. Pruning of Host Plant Neighbors by Ants: An Experimental Approach. *Ecology* 69, 801–808.

Del Val E., Dirzo R., 2004. Mirmecofilia: Las plantas con ejército propio. *Interciencia* 29(12), 673-679.

Demers M.N., 1999. *Fundamentals of Geographic Information Systems*. 2<sup>a</sup> ed., John Wiley & Sons Inc., New York.

ERDAS, 1999. *Erdas Field Guide*, 5<sup>a</sup> ed., Erdas Inc., Atlanta.

Erwin T.L., 1985. Tambopata Reserved Zone: History and Description of Reserve. *Rev. Per. Ent.* 27, 25-36.

Frederickson M.E., Gordon D.M., 2007. The Devil to Pay: A Cost of Mutualism with *Myrmelachista shumanni* Ants in “Devil’s Gardens” is Increased Herbivory on *Duroia hirsuta* Trees. *The Royal Society* 274, 1117-1123.

Gelfand A.E., Silander J.A., Wu S., Latimer A., Lewis P.O., Rebelo A.G., Holder M., 2006. Explaining Species Distribution Patterns through Hierarchical Modeling. *Bayesian Analysis* 1, 41-92.

Getis A., Boots B., 1978. *Models of Spatial Processes, An Approach to the Study of Point, Line and Area Patterns*. Cambridge University Press.

Glen H.F., 2002. *Cultivated Plants of Southern Africa*. Jacana, Johannesburg.

Hammond R., McCullagh P., 1974. *Técnicas Cuantitativas en Geografía*. Editorial SALTES S.A., Madrid.

Harms K.E., 2002. ¿Cómo se miden los patrones de dispersión? En: Gilbert G.S. , Mejía M. (eds.). *Manual para las investigaciones de biología de campo*. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales y Vicerrectoría de Investigación y Postgrado Universidad de Panamá, 70-74.

Holdridge L.R., 1967. *Life Zone Ecology*. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José.

Hutyra L.R., Munger J.W., Nobre C.A., Saleska S.R., Vieira S.A., Wofsy S.C., 2005. Climatic Variability and Vegetation Vulnerability in Amazonia. *Geophysical Research Letters* 32, L24172.

Kessler M., 2001. Maximum Plant-Community Endemism at Intermediate Intensities of Anthropogenic Disturbance in Bolivian Montane Forests. *Conservation Biology* 15(3), 634-641.

King L.J., 1969. *Statistical Analysis in Geography*. Prentice Hall, New Jersey.

Kramer A.T., Ison J.L., Ashley M.V., Howe H.F., 2008. The Paradox of Forest Fragmentation Genetics. *Conservation Biology* 22(4), 878-885.

Kricher J.C., 1989. *A Neotropical Companion*. Princeton University Press, New Jersey.

Larrea-Alcázar D.M., Simonetti J.A., 2007. Why are there Few Seedlings beneath the Myrmecophyte *Triplaris americana*? *Acta Oecologica* 32, 112-118.

Lorenzi H., 2000. *Árvores Brasileiras: Manual de identificação de plantas nativas do Brasil*. 3<sup>ra</sup> ed., Editora Plantarum Ltda, Nova Odessa, Sao Paulo, 1, 352.

Lorini H., 2000. *Efecto de la dispersión de semillas por Atta cf. sexdens (Hemiptera: formicidae) sobre la riqueza y abundancia de plántulas en bosque continuo y fragmentos de bosque en la Reserva de la Biósfera Estación Biológica del Beni, Bolivia*. Tesis de Bachiller, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.

Mac Donald G., 2003. *Biogeography: Introduction to Space, Time and Life*. John Wiley & Sons Inc., Los Angeles.

Makowski S., 2009. *Evaluación del efecto de la perturbación del hábitat en la estructura y abundancia de lianas en la zona reservada de Tambopata*. Tesis de licenciatura (inérita), Pontificia Universidad Católica del Perú, Lima.

Melampy M.N., Howe H.F., 1976. Sex Ratio in the Tropical Tree *Triplaris americana*. *Evolution* 31, 867-872.

Mendonça A.R., Coelho E.A., De Souza N.A., Balbinot E., Ferreira R.D., Guerra D.B., 2005. Efeito da hidratação e do condicionamento osmótico em sementes de pau-formiga. *Rev. bras. Sementes* 27(2), 111-116.

Michelangeli F.A., 2003. Ant Protection against Herbivory in Three Species of *Tococa* (Melastomaceae) Occupying Different Environments. *Biotropica* 35(2), 181- 188.

Neotropical Herbarium Specimens. *Triplaris americana* y *Triplaris poeppigiana*. Sitio web: [www.fieldmuseum.org](http://www.fieldmuseum.org), visitado el 20/09/2007.

Nicholson B., 1994. *Soils of the Tambopata Reserved Zone*. Tambopata Reserve Society, London.

Nicholson B., Edwards J., 1994. Forest Classification Project: Section A – Vegetation Analysis and Ground Truthing. En: *Report of the TReeS Tambopata-Candamo Expedition: A Biological Survey in the Tambopata-Candamo Reserve Zone, South-east Peru*. Tambopata Reserve Society, London.

ONERN, 1972. *Inventario, evaluación e integración de los recursos naturales de la zona de los ríos Inambari y Madre de Dios*. ONERN, Lima.

Opler P.A., Bawa K.S., 1975. Dioecism in Tropical Forest Trees. *Evolution* 29, 167-179.

Opler P.A., Bawa, K.S., 1978. Sex Ratio in Tropical Forest Trees. *Evolution* 32(4), 818-821.

Phillips O.L., 1993. *Comparative Valuation of Tropical Forests in Amazonian Peru*. Tesis de doctorado. Washington University and Missouri Botanical Gardens, St. Louis.

Pickett S.T.A., White P.S., 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.

Raimondi A., 1929. *El Perú; itinerario de viajes* (versión literal de las libretas originales). Imprenta Torres Aguirre, Lima.

Read J.M., Clark D.B., Venticinque E.M., Moreira M.P., 2003. Application of Merged 1-m and 4-m Resolution Satellite Data to Research and Management in Tropical Forests. *Journal of Applied Ecology* 40, 592-600.

Schremmer F., 1984. Untersuchungen und Beobachtungen zur Ökoethologie der Pflanzenameise *Pseudomyrmex triplarinus*, welche die Ameisenbäume der Gattung *Triplaris* bewohnt. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 111(3), 385-410.

Shmida A., Wilson M.V., 1985. Biological Determinants of Species Diversity. *Journal of Biogeography* 12, 1-20.

Simonetti J.A., Morales M., Bustamante R.O., Grez A., 2001. Regeneración de bosques tropicales fragmentados del Beni. En: Mostacedo B., Fredericksen T.S. (eds.). *Regeneración y silvicultura en bosques tropicales en Bolivia*. BOLFOR, Santa Cruz de la Sierra, 39-155.

Smith R.L., 1990. *Ecology and Field Biology*. Harper Collins Publishers, New York.

Smith R.L., Smith T.M., 2001. *Ecología*. Pearson Educación, S.A., 4ª edición, Madrid.

Smith T.B., Wayne R.K., Girman D.J., Bruford M.W, 1997. A Role for Ecotones in Generating Rain Forests Biodiversity. *Science* 276(4320), 1855-1857.

Smithsonian National Museum of Natural History. *Tambopata Region*. Sitio web: [www.mnh.si.edu](http://www.mnh.si.edu), visitado el 01/10/2007.

Ward P.S., 1999. Systematics, Biogeography and Host Plant Associations of the *Pseudomyrmex viduus* Group (Hymenoptera: Formicidae), *Triplaris*- and *Tachigali*-inhabiting ants. *Zoological Journal of de Linnean Society* 126, 451-540.

Wheeler W.M, 1942. Studies of Neotropical Ant-plants and their Ants. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 90, 41-65.

## 8 Anexos

Anexo 1 - Morfología de hojas, frutos y semillas de *Triplaris americana*  
y *Triplaris poeppigiana*

A.

B.





Fig. A: *Triplaris americana* (Neotropical Herbarium Specimens. Foster, 1984).

Fig. B: *Triplaris poeppigiana* (Neotropical Herbarium Specimens. Meneces, 1976).

**Anexo 2 - Bandas de la imagen satelital IKONOS (26-09-2004) de la zona de estudio**

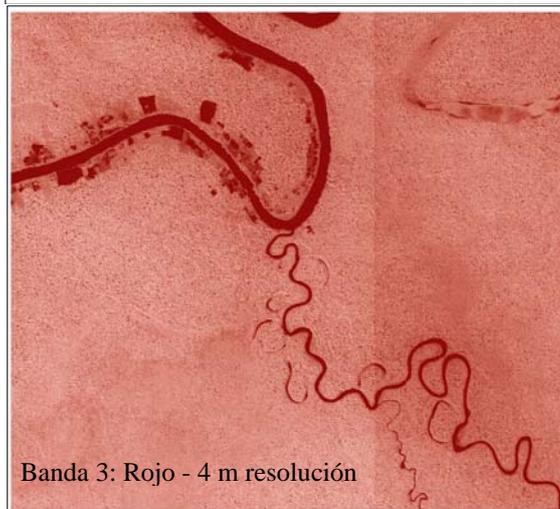




Banda 1: Azul - 4 m resolución



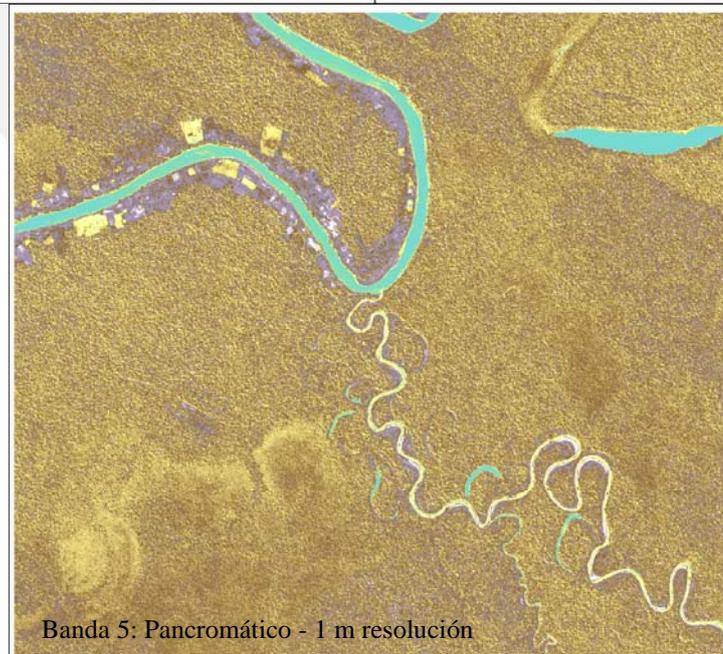
Banda 2: Verde - 4 m resolución



Banda 3: Rojo - 4 m resolución



Banda 4: Infrarrojo cercano - 4 m resolución



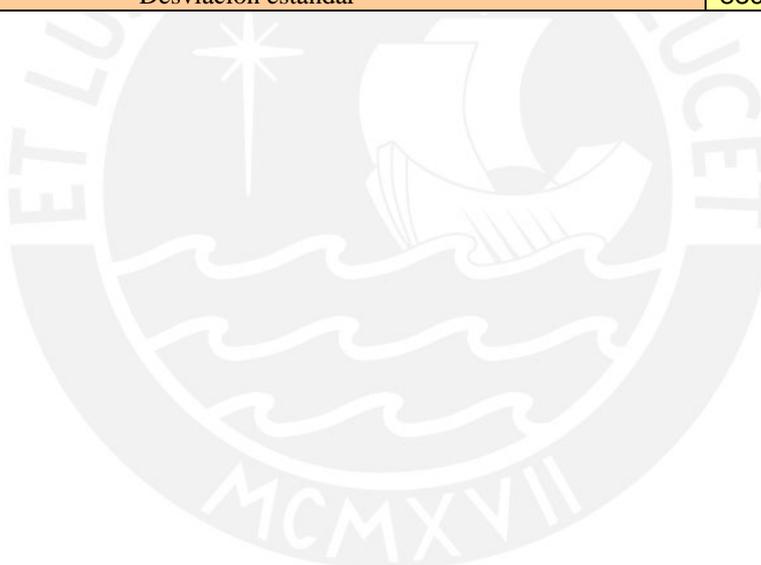
Banda 5: Pancromático - 1 m resolución

### Anexo 3 - Tabla de datos

Códigos: A=agrupado; D=aislado; M=medio; B=bajo; A=alto

Nom.	Posición	Tipo de bosque	Grado de perturbación	Agrupado/Aislado	Altura (cm)	DAP (cm)	Radio (cm)	Altura/DAP
Tri 01	S12 50.551 W69 17.314	G	M	A	800	5	1500	160
Tri 02	S12 50.552 W69 17.317	G	M	A	1200	12	100	100
Tri 03	S12 50.559 W69 17.307	G	M	A	1400	12	100	116.7
Tri 04	S12 51.094 W69 17.329	F	B	A	1100	8	100	137.5
Tri 05	S12 51.009 W69 17.317	F	B	A	1700	9	100	188.9
Tri 06	S12 51.083 W69 17.320	F	B	A	2500	16	110	156.3
Tri 07	S12 50.214 W69 17.641	De./Va./Cu.	M	A	1800	9	200	200
Tri 08	S12 50.209 W69 17.644	De./Va./Cu.	M	A	1200	5	180	240
Tri 09	S12 50.211 W69 17.648	De./Va./Cu.	M	A	2500	17.5	0	142.8
Tri 10	S12 50.209 W69 17.651	De./Va./Cu.	M	A	3000	15	0	200
Tri 11	S12 49.981 W69 17.794	De./Va./Cu.	A	D	1300	11	0	118.2
Tri 12	S12 49.944 W69 17.731	De./Va./Cu.	A	A	800	6	0	133.3
Tri 13	S12 49.957 W69 17.738	De./Va./Cu.	A	A	2300	20	15	115
Tri 14	S12 49.949 W69 17.742	De./Va./Cu.	A	A	300	2	0	150
Tri 15	S12 49.954 W69 17.741	De./Va./Cu.	A	A	300	2	0	150
Tri 16	S12 50.112 W69 17.302	F	M	A	2000	16	0	125
Tri 17	S12 50.111 W69 17.301	F	M	A	100	1	0	100
Tri 18	S12 50.111 W69 17.298	F	M	A	150	1	0	150
Tri 19	S12 50.111 W69 17.294	F	M	A	100	1	0	100
Tri 20	S12 50.116 W69 17.301	F	M	A	3000	23	0	130.4
Tri 21	S12 50.115 W69 17.299	F	M	A	200	1.5	0	133.3
Tri 22	S12 50.115 W69 17.299	F	M	A	150	1	0	150
Tri 23	S12 50.116 W69 17.297	F	M	A	50	0.9	0	55.6
Tri 24	S12 50.115 W69 17.299	F	M	A	50	0.8	0	62.5
Tri 25	S12 50.113 W69 17.303	F	M	A	2300	12	0	191.7
Tri 26	S12 50.113 W69 17.302	F	M	A	80	1	0	80
Tri 27	S12 50.114 W69 17.301	F	M	A	90	1	0	90
Tri 28	S12 50.113 W69 17.210	F	M	A	40	0.8	0	50
Tri 29	S12 50.113 W69 17.298	F	M	A	50	0.8	0	62.5
Tri 30	S12 50.112 W69 17.297	F	M	A	200	1.4	0	142.9
Tri 31	S12 50.123 W69 17.303	F	M	A	1500	12	0	125
Tri 32	S12 50.255 W69 17.630	F	M	A	100	1	0	100
Tri 33	S12 50.238 W69 17.622	De./Va./Cu.	M	A	150	1	30	150
Tri 34	S12 50.245 W69 17.624	F	M	A	300	4	50	75
Tri 35	S12 50.250 W69 17.628	F	M	A	300	3	100	100
Tri 36	S12 50.258 W69 17.637	F	M	A	400	3.5	100	114.3
Tri 37	S12 50.256 W69 17.634	De./Va./Cu.	M	A	2500	16	0	156.25
Tri 38	S12 50.251 W69 17.632	F	M	A	400	3	0	133.3
Tri 39	S12 50.253 W69 17.635	F	M	A	900	7	0	128.6
Tri 40	S12 50.218 W69 17.575	De./Va./Cu.	M	D	2500	18	40	138.9
Tri 41	S12 50.351 W69 17.723	D	M	A	1500	11	150	136.4
Tri 42	S12 49.915 W69 17.782	De./Va./Cu.	A	D	2500	14	70	178.6
Tri 43	S12 49.774 W69 17.845	E	A	D	500	2.5	30	200
Tri 44	S12 50.114 W69 17.288	F	M	A	180	1	40	180
Tri 45	S12 50.116 W69 17.289	F	M	A	1100	6.5	100	169.2
Tri 46	S12 49.949 W69 17.166	G	M	A	170	0.9	50	188.9
Tri 47	S12 49.948 W69 17.169	G	M	A	90	1	50	90
Tri 48	S12 49.952 W69 17.151	F	M	A	350	1	0	350
Tri 49	S12 49.246 W69 17.149	F	M	A	170	1	70	170
Tri 50	S12 49.726 W69 17.205	Bambú	A	D	2800	20	150	140
Tri 51	S12 49.624 W69 17.262	G	A	D	1500	16	150	93.8
Tri 52	S12 49.792 W69 16.976	F	M	D	500	3	150	166.7
Tri 53	S12 49.944 W69 17.288	G	M	A	1000	7	50	142.9
Tri 54	S12 49.944 W69 17.293	G	M	A	1000	5.5	110	181.8
Tri 55	S12 49.953 W69 17.296	B	M	A	1800	12	150	150

Tri 56	S12 49.947 W69 17.309	F	M	A	900	6	100	150
Tri 57	S12 49.000 W69 17.186	F	M	A	400	3	100	133.3
Tri 58	S12 49.246 W69 17.310	F	M	A	1400	8	50	175
Tri 59	S12 49.947 W69 17.309	F	M	A	1800	10	30	180
Tri 60	S12 49.947 W69 17.308	F	M	A	2000	11	30	181.8
Tri 61	S12 49.248 W69 17.310	F	M	A	1600	15	50	106.7
Tri 62	S12 49.646 W69 17.310	F	M	A	1300	10	50	130
Tri 63	S12 49.947 W69 17.310	F	M	A	1300	10	50	130
Tri 64	S12 49.947 W69 17.309	F	M	A	1600	12	40	133.3
Tri 65	S12 49.947 W69 17.310	F	M	A	1600	10	40	160
Tri 66	S12 49.948 W69 17.310	F	M	A	1600	8	40	200
Tri 67	S12 49.947 W69 17.310	F	M	A	1200	8	50	150
Tri 68	S12 49.950 W69 17.314	F	M	A	2000	13	50	153.8
Tri 69	S12 49.900 W69 17.374	F	M	D	200	0.5	0	400
Tri 70	S12 50.226 W69 17.689	D	M	A	3000	20	120	150
Tri 71	S12 50.226 W69 17.675	F	M	A	2500	13	100	192.3
Tri 72	S12 50.225 W69 17.678	F	M	A	1000	4.5	80	222.2
Tri 73	S12 50.338 W69 17.733	D	M	A	600	5.5	150	109.1
Tri 74	S12 49.961 W69 17.133	F	M	A	1000	4	50	250
Tri 75	S12 49.962 W69 17.136	F	M	A	1100	6	80	183.3
Tri 76	S12 50.202 W69 16.626	B	M	D	2000	14.5	100	137.9
Promedio					1119.3	7.57	84.48	148.96
Desviación estándar					889.19	6.06	84.48	45.63



## Anexo 4 - Composiciones de las bandas de la imagen satelital IKONOS (26-09-2004) de la zona de estudio

A.

B.

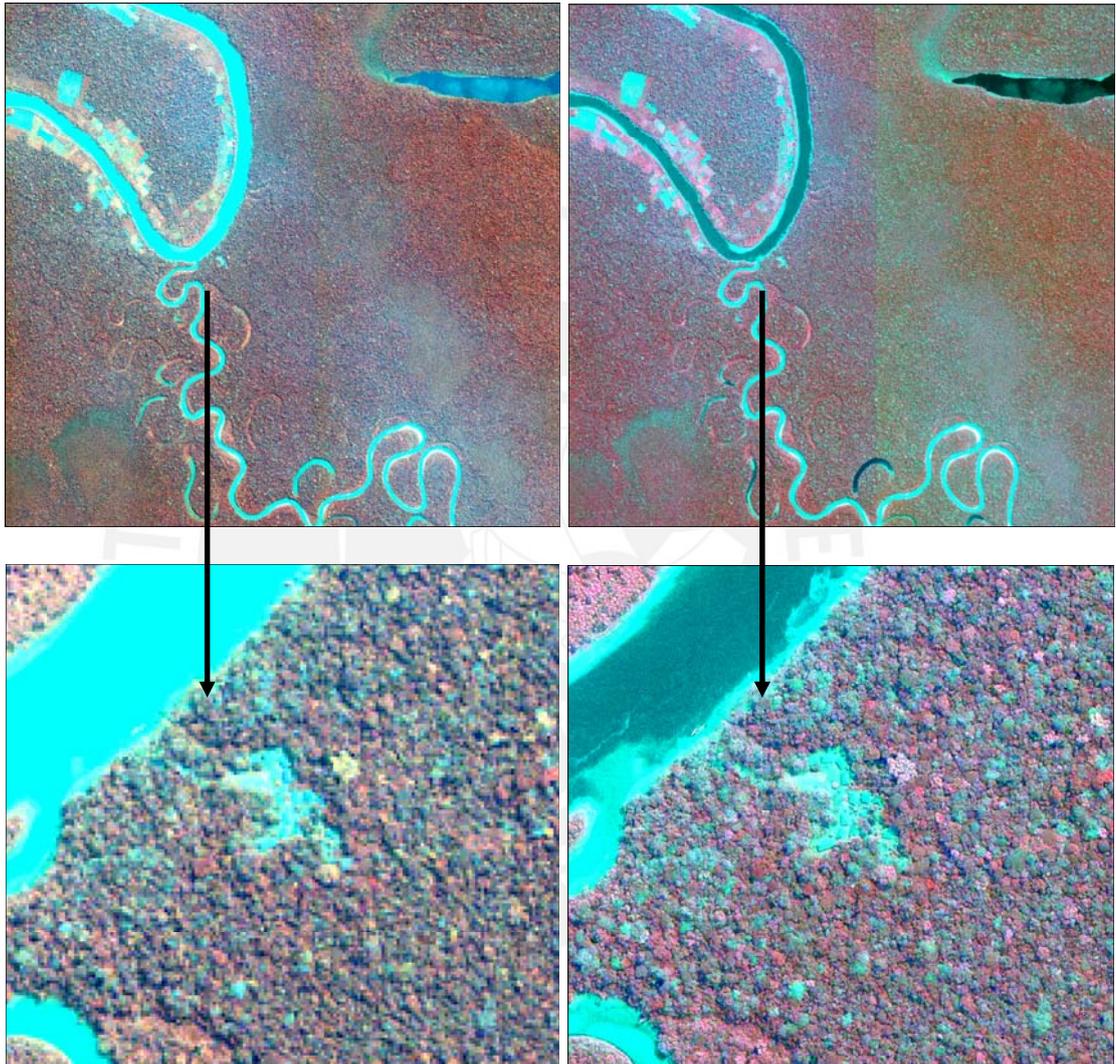
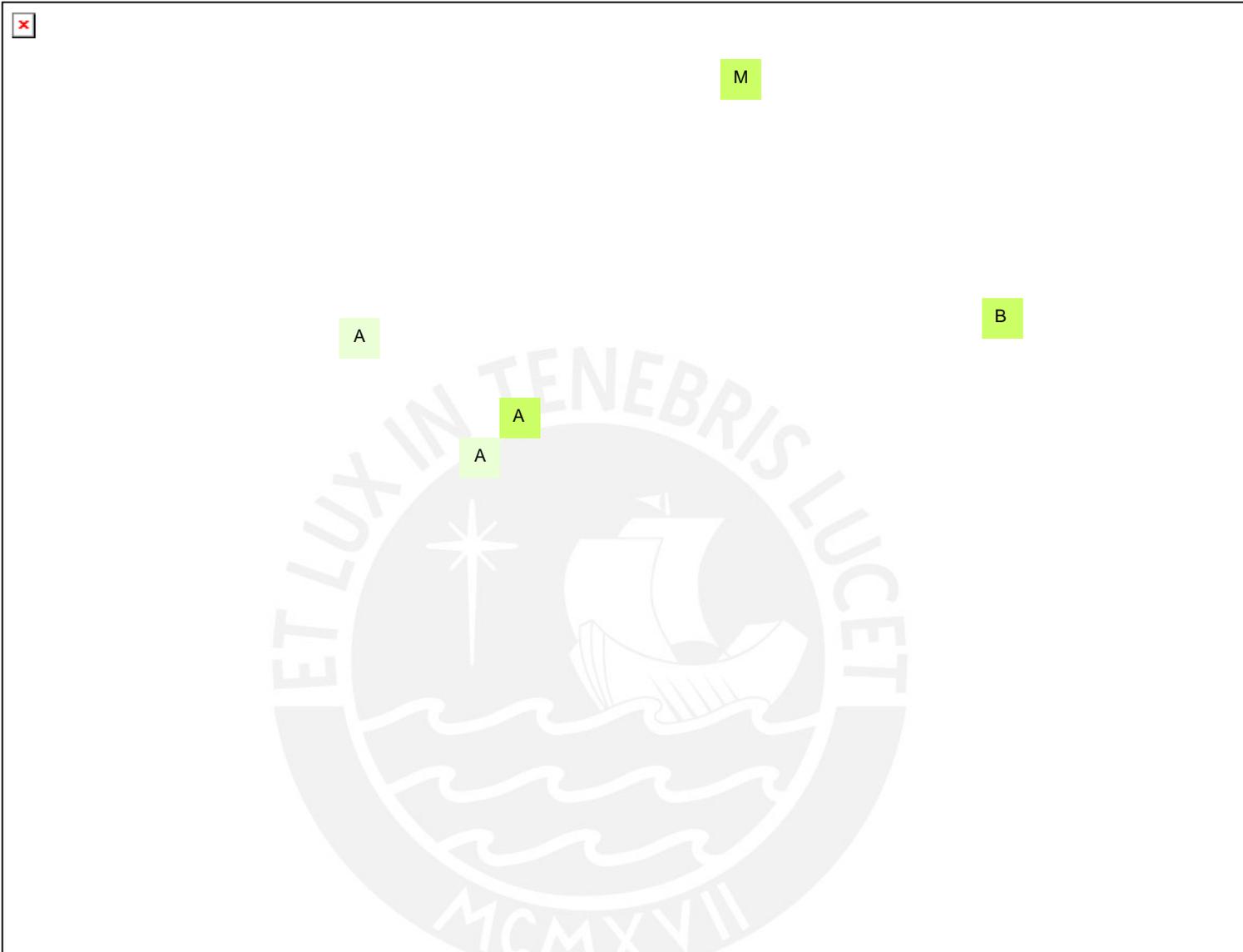


Fig. A: Imagen IKONOS de 4 m de resolución multispectral (RGB 421). Fig. B: Imagen IKONOS de 1 m de resolución fruto de la unión de la banda pancromática con las multispectrales mediante proceso IHS; en esta última la resolución facilita la interpretación visual pues existe mayor detalle.

## Anexo 5– Análisis visual de la imagen composición NIR-NDVI-Verde



Interpretación visual de las zonas perturbadas; las viñetas indican el grado de perturbación (A=alto, M=medio, B=bajo); el color verde oscuro de las viñetas indica los individuos de *Triplaris americana* distribuidos de forma aislada. En la imagen (IKONOS 26-09-2004 NIR-NDVI-Verde) el color verde indica las zonas donde el bosque está menos perturbado (más sano); el azul, el rosado y el morado muestran las áreas más perturbadas, donde existe presencia de agua o suelo sin vegetación.