



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

**EL APROVECHAMIENTO FORESTAL EN LA GUAYANA VENEZOLANA:
EVALUACION ECOLOGICA E IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACION DE
LOS MAMIFEROS DE LA REGION**

Trabajo presentado ante la Universidad de los Andes como requisito parcial para
optar al grado de Doctor en Ecología Tropical

José Ochoa G

MERIDA-VENEZUELA

Mayo, 1997

VEREDICTO

quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por OCHOA G., JOSE, para optar al título de Doctor en Ecología Tropical y que se titula:

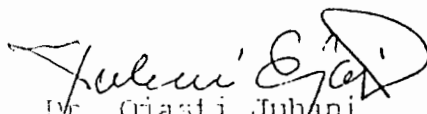
**EL APROVECHAMIENTO FORESTAL EN LA GUAYANA VENEZOLANA:
EVALUACION ECOLOGICA E IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACION DE
LOS MAMIFEROS DE LA REGION**

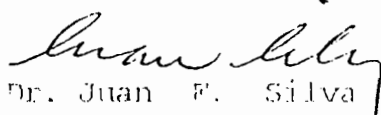
hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy 19-05-97, a las 3:30 p.m., nos constituimos como Jurado en Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado el Dr. Juan F. Silva. **SEGUNDO:** A continuación se discutió si se procedía a su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4:00 p.m. de este mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se procedió al acto público de sustentación de la Tesis presentada a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APROBABA LA TESIS DE DOCTORADO PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION.**

EL JURADO:


Dr. Stuart Strahl


Dr. Ojasti Juhani


Dr. Juan F. Silva
Tutor

El presente trabajo fue realizado en la Asociación Venezolana para la Conservación de Areas Naturales (ACOANA), Caracas, bajo la dirección de los doctores:

Juan Silva
Universidad de Los Andes (CIELAT), Mérida

y

Stuart Strahl
National Audubon, USA-Florida

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi mayor agradecimiento al Dr. Juhani Ojasti por el apoyo brindado en todo momento y su invaluable asesoría académica.

Este proyecto fue financiado por Wildlife Conservación Society, la Sociedad Audubon de Venezuela, la Asociación EcoNatura y la Empresa Intecmaca. Las siguientes personas e instituciones contribuyeron en sus diferentes etapas de ejecución: Marisol Aguilera, Luis Balbás, Mariapia Bevilacqua, Francisco Bisbal, Archi Carr III, Michael Carleton, Omar Carrero Niño, Giuseppe Colonello, Fernando Delgado, Elizandra Delgado, Philip Desenne, Mark Dillebeck, Asterio Ferrera, Ramón Gudés (Gino), Charles Handley, Otto Huber, Elizabeth Kalko, Karl Koopman, Daniel Lew, José Lozada, Alejandro Luy, Rafael Malavé, Edjuly Márquez, Douglas Mason, Timothy McCarthy, Abraham Mijares, Cesar Molina, Tina Oliveira, Alejandro Ospino, Roger Pérez, Melanio Pino, John Robinson, Clemencia Rodner, Domingo Rodríguez, Jon Paul Rodríguez, Miguel Romero, William Rondón, Jorge Ruiz del Viso, Leonardo Salinas, Dario Sierra, Juan Silva, Ramiro Silva, Pascual Soriano, Stuart Strahl, Inti Suárez, personal de la Empresa INTECMACA, Servicio Forestal Venezolano, Universidad de Los Andes, Colección W. H. Phelps, Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande, PROFAUNA, Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Museo de Historia Natural La Salle, Organización RDV, Tropical Research and Development y CVG-Edelca. A todos ellos hago llegar mi más sincero agradecimiento.

Los resultados de esta investigación están dedicados a la memoria del Sr. Angel Cordero, quien perdió la vida mientras se desempeñaba como uno de nuestros mejores asistentes de campo.

INDICE

	<u>Página</u>
Resumen	7
Introducción	10
Objetivos generales	11
Objetivos específicos	11
Área de Estudio	12
Ubicación geográfica	12
Aspectos físico-naturales	12
Tendencias socioeconómicas	14
El ordenamiento de áreas para el aprovechamiento de maderas	14
La Unidad V como área piloto del proyecto	15
Variables físico-naturales	17
Características de los bosques primarios	17
El manejo de bosques con fines maderables	19
Esquema para la presentación de resultados	20
Capítulo 1: Los mamíferos de la Región de Imataca	23
Resumen	23
Introducción	23
Metodología	24
Resultados	25
Recuento de especies	25
Discusión	42
Composición taxonómica de la mastofauna de Imataca	42
Importancia biogeográfica y ecológica	44
Prioridades en materia de investigación y conservación	44
Capítulo 2: Sensibilidades potenciales de la mastofauna de Imataca ante los impactos generados por el aprovechamiento de maderas	46
Resumen	46
Introducción	46
Metodología	47
Resultados	50
Importancia relativa y composición taxonómica de las diferentes categorías de sensibilidad	50
Valores de sensibilidad potencial para los diferentes grupos taxonómicos	52
Discusión	56
Efectos de la pérdida y degradación de bosques sobre la mastofauna de Imataca	56
Mamíferos con mayores sensibilidades a la pérdida y degradación de hábitats boscosos	59
Importancia local de la caza de subsistencia y el comercio de especies animales	61
Prioridades para la conservación de la mastofauna de Imataca	62

Capítulo 3: Efectos del aprovechamiento de maderas sobre la composición y estructura de los bosques evaluados	64
Resumen	64
Introducción	64
Metodología	66
Resultados	67
Cambios en la matriz y estructura de los bosques primarios	67
Efectos de la tumba selectiva de árboles	69
Impactos de la silvicultura en fajas sobre la masa forestal remanente	72
Discusión	74
Implicaciones de la extracción selectiva de maderas para la conservación de la biota local	74
La apertura de claros y sus consecuencias ecológicas: las fajas como un modelo de diagnóstico	76
Prioridades en el diseño de alternativas para el manejo de bosques con fines maderables	79
Capítulo 4: Efectos de la extracción de maderas sobre la diversidad de pequeños mamíferos	82
Resumen	82
Introducción	82
Metodología	84
Resultados	87
Composición de las comunidades de pequeños mamíferos en bosques primarios	87
Estructura trófica e interacciones con los diferentes estratos del bosque	90
A. Murciélagos	90
B. Marsupiales y roedores	92
Los efectos del aprovechamiento de maderas	94
A. Cambios en la composición taxonómica	94
B. Simplificación de las estructuras gremiales	97
La silvicultura en fajas y sus influencias sobre algunos componentes comunitarios	97
Discusión	99
Composición y estructura de las comunidades en bosques primarios	99
Los efectos de la pérdida y degradación de hábitats primarios	103
Implicaciones para la conservación de la diversidad biológica local	107
Capítulo 5: Diseño de una alternativa para la conservación de la diversidad biológica en bosques productores de maderas de la Guayana Venezolana	109
Resumen	109
Introducción	109
El aprovechamiento de maderas y sus efectos sobre la fauna	110
Fundamentos de la propuesta	111
Bases para el diseño	113
Características generales	117
Implicaciones para la conservación de la diversidad biológica local	119
Importancia de una estrategia a la escala regional	121
Literatura citada	123

RESUMEN

Entre 1990 y 1993 se realizó un estudio de campo fundamentado en el diagnóstico de los impactos ecológicos del manejo de bosques con fines maderables sobre las comunidades de mamíferos que habitan los ecosistemas boscosos de tierras bajas de la región nororiental de la Guayana Venezolana. El área de estudio correspondió a la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca, donde predominan bosques siempreverdes asociados con suelos arenosos de baja fertilidad, así como un patrón de relieve conformado por penillanuras (140-260 msnm). La modalidad de manejo forestal desarrollada en esta localidad se fundamenta en la extracción selectiva de árboles ≥ 40 cm DAP y la aplicación de medidas silviculturales (principalmente fajas de enriquecimiento). Para ello se ha diseñado un sistema policíclico de aprovechamiento pactado a 40 años, el cual es ejecutado técnicamente por una empresa concesionaria bajo regulaciones del Servicio Forestal Venezolano.

El estudio abarcó cinco fases: i) el inventario general de la mastofauna presente en la Región de Imataca, en base a información obtenida mediante muestreos de campo, consultas bibliográfica y la revisión de ejemplares depositados en colecciones zoológicas; ii) el análisis de las sensibilidades potenciales que muestra la mastofauna de esta localidad ante los efectos del aprovechamiento de maderas, considerando un conjunto de criterios vinculados con las posibles alteraciones en la distribución y complejidad de los hábitats, las dependencias de cada especie por los recursos que tipifican a los bosques primarios, las vulnerabilidades de aquellos mamíferos con distribuciones geográficas restringidas, la susceptibilidad de un taxón que posee niveles poblacionales bajos y los impactos generados por las actividades de caza; iii) la caracterización de los principales efectos del manejo forestal sobre la composición y estructura de los bosques existentes en la Unidad V, con énfasis en los impactos de la extracción selectiva de árboles y la silvicultura en fajas; iv) el diagnóstico de las respuestas de comunidades de pequeños mamíferos ante la degradación y pérdida de hábitats primarios; y v) la propuesta de alternativas para la protección de áreas representativas de los ecosistemas boscosos que tipifican a la Reserva Forestal de Imataca.

Al menos 144 especies, pertenecientes a nueve órdenes y 27 familias, habitan la Región de Imataca (45.6 % de los mamíferos conocidos en el país). De ellas, el 97.9% corresponde a elementos faunísticos asociados con ecosistemas boscosos de tierras bajas. Chiroptera, Rodentia y Carnívora constituyen los grupos más diversificados (79.5% de los taxa inventariados); los dos primeros agrupando a la totalidad de las especies cuyas distribuciones en Venezuela se restringen a esta región (Artibeus cinereus, Lasiurus sp., Cynomops abraxas, Molossops neglectus, Nyctinomops laticaudatus, Oecomys paricola, Oecomys rex y Proechimys cuvieri).

El carácter silvícola que posee el 77.1% de los mamíferos inventariados constituye el principal factor condicionante de las sensibilidades estimadas para la mastofauna de Imataca, seguido en importancia por la rareza en términos poblacionales, el grado de dependencia por los recursos disponibles en los estratos superiores del bosque y la utilidad de algunas especies como fuentes proteicas para el poblador local. Estas tendencias están influenciadas por un conjunto de factores intrínsecos al aprovechamiento de bosques con fines maderables, entre los cuales resaltan: i) la deforestación de algunas áreas; ii) la modificación de la condición primaria de los hábitats; y iii) el consumo de carne proveniente de especies silvestres por parte del personal que labora en los campamentos madereros. En respuesta a estos procesos, una fracción importante de la mastofauna muestra un elevado potencial de extinción local, el cual estaría determinado por: i) una reducción en la oferta de recursos claves (e.g. alimentos, refugios y estratos de movilidad); ii) la aparición de barreras ecofisiológicas al alterarse el microclima del sotobosque; iii) el predominio de las fases de crecimiento vegetativo en algunas plantas utilizadas por frugívoros y nectarívoros (como resultado de modificaciones en los patrones fenológicos); y iv) la disminución en los niveles poblacionales de aquellos mamíferos con un alto valor cinegético.

La extracción de árboles maderables y la apertura de grandes claros para la construcción de infraestructuras asociadas con el manejo forestal (e.g. picas de acarreo, patios de acopio y fajas silviculturales), generan una matriz fisionómica altamente heterogénea, la cual es consecuencia de: i) la fragmentación de masas boscosas; ii) la interrupción de los estratos arbóreos en los sectores más intervenidos; y iii) la sustitución del bosque por comunidades herbáceas y arbustivas. Internamente, la estructura y composición de los bosques explotados estuvieron tipificadas por: i) una menor cobertura del dosel; ii) un incremento en la densidad de la vegetación a nivel del sotobosque (con el predominio de especies heliófilas) como resultado de la mayor incidencia de luz al ser eliminado el techo arbóreo; iii) una mayor densidad de troncos caídos y de árboles truncados; iv) la disminución en las abundancias de lianas durante las primeras fases de sucesión; y v) una reducción en el número de árboles pertenecientes a todas las categorías diamétricas, en magnitudes proporcionales a sus abundancias relativas. Las tendencias observadas indican que los métodos extractivos utilizados en el área de estudio, lejos de tener un carácter selectivo, inciden negativamente sobre el estrato arbóreo, reduciendo su potencial de regeneración y su valor ecológico como fuente de recursos para la fauna local. Por otra parte, los niveles de afectación implícitos en estos procesos constituyen impedimentos para el logro de esquemas de aprovechamiento acordes con los principios y criterios propuestos para el manejo sostenido de bosques tropicales.

Para evaluar los impactos ecológicos de la extracción de maderas sobre las comunidades de pequeños mamíferos que tipifican al área de estudio, se utilizó un esfuerzo de muestreo equivalente a 1.904 hr-malla, 10.320 trampas-noche y 567 hr de observación. Al menos 83 especies (agrupadas en 10 familias) habitan la Unidad V de Imataca, de las cuales el 74,7% correspondió al orden Chiroptera; de ellas, 15,3%

fueron registradas únicamente en bosques primarios. En bosques aprovechados las comunidades de pequeños mamíferos estuvieron caracterizadas por: i) una menor proporción de murciélagos carnívoros e insectívoros del follaje (e.g. *Chrotopterus auritus* y *Tonatia silvicola*); ii) una mayor abundancia relativa de murciélagos frugívoros asociados con elementos vegetales típicos de estadios serales tempranos (e.g. *Artibeus lituratus* y *Sturnira lilium*); iii) un incremento en las frecuencias de aparición de murciélagos insectívoros de vuelo libre (*Molossidae*) en los estratos inferiores del bosque; iv) una simplificación en la estructura trófica de la fracción comunitaria constituida por especies no voladoras, predominando los depredadores-omnívoros y los frugívoros-omnívoros de hábitos terrestres o semiarborícolas (e.g. *Philander opossum* y *Proechimys* spp.); y 5) una disminución en las abundancias relativas de especies arborícolas dependientes del dosel (*Micoureus demerarae* y *Rhipidomys mastacalis*). Entre los factores que explican estos resultados resaltan los siguientes: i) la reducción en la disponibilidad de algunos recursos (e.g. refugios en troncos y ramas de árboles maduros; frutos y semillas producidos en el dosel); ii) el incremento en la oferta de otros renglones como invertebrados del suelo, frutos de especies colonizadoras, plantas saprófitas y refugios formados entre troncos caídos; y iii) las restricciones ecofisiológicas impuestas por el cambio en los patrones microclimáticos del sotobosque.

Como una alternativa para mitigar estos efectos y garantizar la preservación de la diversidad biológica presente en aquellas áreas destinadas al aprovechamiento de maderas, el gobierno venezolano contempla dentro de su normativa la posibilidad de proteger algunos sectores representativos de los ecosistemas boscosos existentes en cada concesión, a través de figuras como Reservorios Genéticos. No obstante, en la mayoría de los casos dichas áreas no han sido seleccionadas sobre la base de criterios ecológicos y sus características no representan a los principales gradientes comunitarios que tipifican a cada localidad, quedando además dispuestas como pequeñas islas que no satisfacen los requerimientos territoriales de muchas especies animales y dificultan el intercambio genético necesario para el mantenimiento de poblaciones viables. Basados en estos aspectos, así como en el diagnóstico de los efectos del manejo forestal sobre la mastofauna de Imataca, se describen algunos lineamientos para el diseño de un sistema de áreas protegidas fundamentado en el establecimiento de corredores de bosques primarios en asociación con los sectores destinados a la extracción de árboles con fines maderables.

INTRODUCCION

La conservación de bosques se ha convertido en una prioridad dentro de la gestión ambiental desarrollada en la región neotropical (TCA, 1993; Vega, 1993), lo que ha sido motivado por el constante incremento en las tasas anuales de deforestación y en los niveles de explotación de algunos recursos (Suárez de Freitas, 1992; Whitmore y Sayer, 1992; WRI et al., 1996). En este sentido, las políticas instrumentadas por la mayoría de los gobiernos incluyen entre sus aspectos resaltantes la búsqueda de alternativas que garanticen la protección del patrimonio biológico presente en estos ecosistemas (Castaño, 1993; MARNR, 1992a; McNeely et al., 1987; WRI et al., 1995), paralelamente al diseño de estrategias que permitan su utilización en forma sostenida (Blockhus et al., 1992; de Graaf, 1987; Hartshorn et al., 1987; WRI et al., 1992).

Como parte de esta temática, el aprovechamiento de maderas ha sido por varios años uno de los tópicos más discutidos bajo diferentes enfoques, incluyendo aquellos de orden político, socioeconómico y ambiental (Buschbaker, 1991; de Graaf, 1986; Fearside, 1989; Figueroa, 1987; Hernández et al., 1994; ITTO, 1991; Johns, 1992a; Terborgh, 1992b; Veillon, 1977; Whitmore y Sayer, 1992). Entre los aspectos tratados destaca la necesidad de información básica para establecer modelos de producción ajustados a las particularidades ecológicas de estos ambientes, tomando en cuenta los impactos negativos que generan algunos procesos extractivos (de Graaf, 1986; Frumhoff, 1995; Johns, 1986; Uhl y Vieira, 1989).

Diversos planteamientos han sido utilizados para discutir esta problemática, entre los cuales destacan los efectos de la fragmentación (Lomolino, 1986; Lovejoy et al., 1986; Terborgh, 1992a; Shafer, 1990), la propuesta de corredores ecológicos y otras áreas protegidas como alternativa para reducir la extinción de especies y favorecer el flujo genético (Harris y Gallagher, 1989; Musinsky, 1991; Vega, 1993), el estudio de las respuestas de comunidades animales ante la modificación de sus hábitats (Brown y Brown, 1992; Fonseca, 1989; Fragoso, 1991; Johns, 1986 y 1992b), y a una escala más amplia, el seguimiento de algunos cambios ambientales de carácter global (Peters y Darling, 1985). En la mayoría de los casos estos enfoques han tenido como punto focal la Amazonía, siendo aún muy escasa la información disponible para otras regiones biogeográficas como el Escudo de Guayana.

En Venezuela, cerca del 92% de la superficie destinada al manejo de bosques con fines maderables (aprox. 12 millones ha que representan el 13% del Territorio Nacional) se ubica en la Región Guayana (MARNR, 1992a), donde predominan bosques de tierras bajas asentados en suelos arenosos con un reducido valor nutricional (Mogollón y Comerma, 1995; Dezzco, 1994) y cuya productividad se concentra en los estratos arbóreos (Charles-Dominique et al., 1981; Terborgh, 1992b). Dichas características, unidas a la presencia de comunidades animales y vegetales altamente diversificadas (Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990; Gentry, 1990; Ochoa et al., 1993a; Phelps y de Schauensee,

1978), las cuales además están constituidas por un número importante de elementos endémicos, condicionan la presencia en esta región de ambientes boscosos con una alta sensibilidad ante procesos extractivos o la alteración de su condición prístina.

Para evaluar algunos de los aspectos antes señalados, entre 1990 y 1993 se realizó un estudio de campo fundamentado en el uso de comunidades de mamíferos como indicadoras de los impactos ecológicos generados por la extracción de maderas, en concesiones establecidas por el Servicio Forestal Venezolano con empresas privadas que operan en la Reserva Forestal de Imataca (Estado Bolívar). Este grupo taxonómico, además de representar una fracción muy importante de la diversidad biológica que tipifica a los bosques del Neotrópico (Eisenberg, 1980), integra a un conjunto de órdenes y familias de suma utilidad en este tipo de diagnósticos (e.g. marsupiales, murciélagos y pequeños roedores), en virtud de sus complejas radiaciones adaptativas y las estrechas interacciones especie-habitat que caracterizan a muchos de sus componentes (Bonaccorso, 1979; Charles-Dominique, et al., 1981; Emmons y Feer, 1990; Fenton, 1990; Johns, 1992a; Nowak, 1991). Por otra parte, la información disponible sobre las respuestas de estos vertebrados ante las perturbaciones ambientales condicionadas por el aprovechamiento de recursos maderables en regiones tropicales, en la mayoría de los casos corresponde a investigaciones desarrolladas en localidades del viejo mundo (e.g. Isabirye-Basuta and Kasenene, 1987; Kemper and Bell, 1985; Laurance and Laurance, 1996) o cuyos resultados no han sido publicados.

Objetivos generales

- Evaluar los impactos ecológicos del aprovechamiento de maderas sobre la diversidad biológica presente en bosques de tierras bajas de la Guayana Venezolana, utilizando a los mamíferos como grupo indicador.
- Proponer medidas para la protección de bosques primarios en aquellas Reservas Forestales y Lotes Boscosos ubicados en la región sur de Venezuela.

Objetivos específicos

- Caracterizar las comunidades de mamíferos que habitan los bosques de tierras bajas de la Región Nororiental de la Guayana Venezolana, como paso fundamental para el diagnóstico de los posibles impactos del aprovechamiento de maderas.
- Analizar los efectos del manejo forestal con fines maderables sobre la composición y estructura de hábitats boscosos primarios.

- Evaluar las respuestas de la mastofauna ante los efectos de la extracción selectiva de árboles y la aplicación de medidas silviculturales, con énfasis en aquellos grupos taxonómicos que conforman a las comunidades de pequeños mamíferos.
- Diseñar una alternativa para la protección de la diversidad biológica que tipifica a los bosques primarios de la Reserva Forestal de Imataca, en combinación con aquellos sectores destinados a la producción de maderas.

Area de estudio

Ubicación geográfica

La Reserva Forestal de Imataca se encuentra ubicada en el extremo nororiental de la Guayana Venezolana (Figura 1), donde ocupa 1.141.000 ha del Estado Delta Amacuro y 1.732.250 ha del Estado Bolívar. Ambas superficies totalizan 3.203.250 ha que representan 3,5% del Territorio Nacional (MARNR, 1992a). Geográficamente está delimitada por los meridianos 59° 50'-62° 29' y los paralelos 6° 05'-8° 30', coincidiendo en su lindero este con la zona fronteriza entre Venezuela y Guyana. La Reserva limita además con otras unidades pertenecientes al sistema venezolano de áreas protegidas (MARNR, 1992a), entre las cuales resaltan la Reserva de Biósfera Delta del Orinoco (al norte), el Lote Boscoso San Pedro (en el borde suroccidental) y el Parque Nacional Canaima (en el extremo meridional).

No obstante, para el diagnóstico de la información correspondiente a los Capítulos 1 y 2 se consideró un sector más amplio, cuyos límites fueron definidos de la siguiente manera (Figura 1): al norte con el Río Grande; al sur con el paralelo 6° 20', cerca de la Serranía de Lema y el lindero norte del Parque Nacional Canaima; al este con la línea fronteriza entre Venezuela y Guyana; y al oeste con el meridiano 62° 30'. Dicho sector incluye algunas áreas pertenecientes a los lotes boscosos Nuria, Dorado-Tumeremo, Paisolandia y San Pedro (MARNR, 1992a y b).

Aspectos físico-naturales

La Región de Imataca posee un gradiente altitudinal comprendido entre los 120 m, en los sectores intermontanos, hasta los 1000 m en la Serranía de Imataca; ésta última representando a uno de los principales sistemas montañosos de la región. Otras formaciones de importancia son la Altiplanicie de Nuria y las estribaciones septentrionales de la Sierra de Lema (Figura 1). Sin embargo, la mayor superficie se ubica por debajo de los 600 m de altitud, donde predominan paisajes fisiográficos conformados por relieves en Penillanuras (Rodríguez, 1987) asociados con Bosques Ombrófilos Altos Siempreverdes y Semidecíduos, además de Sabanas Arbustivas y Chaparrales en una superficie mucho menor (Huber y Alarcón, 1988).

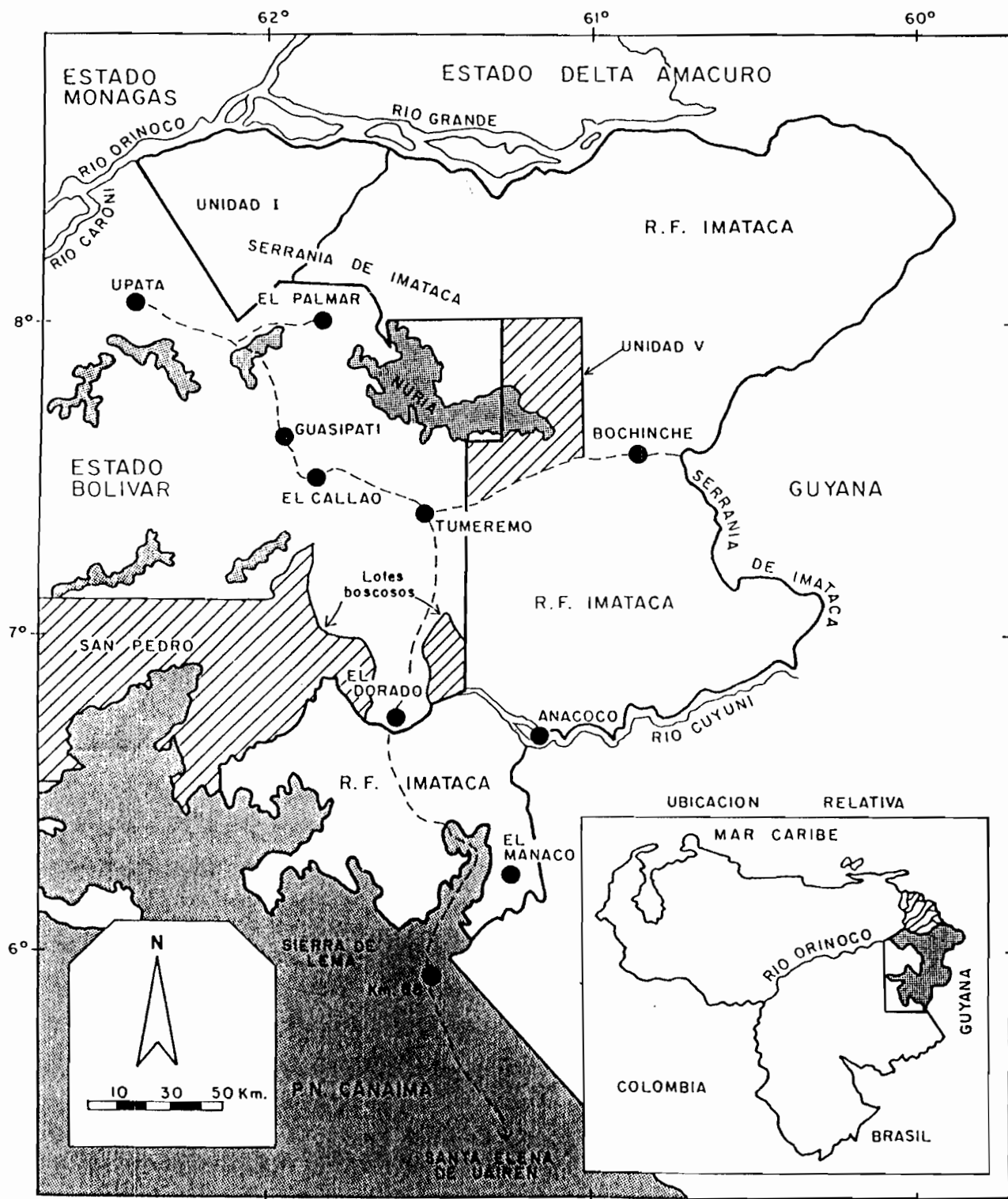


Figura 1. Ubicación geográfica de la Reserva Forestal de Imataca y otras localidades señaladas en este trabajo. Las áreas sombreadas corresponden a los pisos altitudinales superiores a 600 m.

La flora y la fauna están constituidas en su mayor parte por elementos de amplia distribución en Centro y Sur América, aunque también incluye una proporción importante de especies propias del Escudo de Guayana y la Cuenca del Río Amazonas, algunas de ellas consideradas como endémicas (Huber y Alarcón, 1988; La Marca, 1992; Ochoa et al., 1993; Phelps y de Schauensee, 1978; Prance, 1990; Steyermark, 1969; Steyermark et al., 1995; Wilson y Reeder, 1993). Por otra parte, varios sectores correspondientes a esta Reserva Forestal han sido propuestos como refugios pleistocénicos, presentando elementos florísticos y faunísticos con un alto valor proteccionista (Prance, 1990; Steyermark, 1979).

Tendencias socioeconómicas

La Reserva Forestal de Imataca se encuentra asociada con importantes polos de desarrollo, entre los cuales se destacan Upata, Guasipati, El Callao, Turneremo y el Dorado (Figura 1). Aunque el marco legal establecido para esta figura lleva implícito su utilización para la producción industrial de maderas (Venezuela, 1966), un amplio sector de la Reserva ha sido destinado a la explotación de oro en concesiones aprobadas por el gobierno nacional (TECMIN, 1994) y, en otros casos, de manera ilegal. Adicionalmente, las actividades agropecuarias representan una fuerte amenaza de carácter ambiental, principalmente en aquellas áreas circundantes a los centros poblados de mayor importancia. Sin embargo, el predominio de condiciones edáficas caracterizadas por una baja fertilidad (Franco, 1987) ha sido un factor limitante para la expansión de esta modalidad de producción, a diferencia de lo ocurrido en otras regiones del país (Catalán, 1993; Veillon, 1977).

Desde un punto de vista étnico, las principales comunidades indígenas se concentran en los sectores norte y sur de la reserva, donde las étnias Warao, Kariña y Pemón, respectivamente, conforman los grupos dominantes (Venezuela, 1992a). No obstante, un número importante de grupos familiares seminómadas se encuentran dispersos en toda el área, fundamentalmente en aquellos sectores adyacentes a las principales vías de penetración. Estos grupos poseen como medio de sustento el cultivo de conucos, la caza y la pesca artesanal.

En la actualidad, los programas de vigilancia y control ejecutados por las autoridades gubernamentales y las empresas madereras concesionarias, han impedido las colonizaciones ilegales y el establecimiento de centros poblados, con la excepción de algunas áreas donde la minería ha desplazado a la actividad forestal como estrategia económica predominante.

El ordenamiento de áreas para el aprovechamiento de maderas

Las Reservas Forestales, junto con los Lotes Boscosos, constituyen en Venezuela figuras administrativas destinadas a la producción industrial de maderas (Venezuela, 1966). En ellas, empresas concesionarias implementan planes de manejo elaborados de acuerdo a las directrices establecidas por el

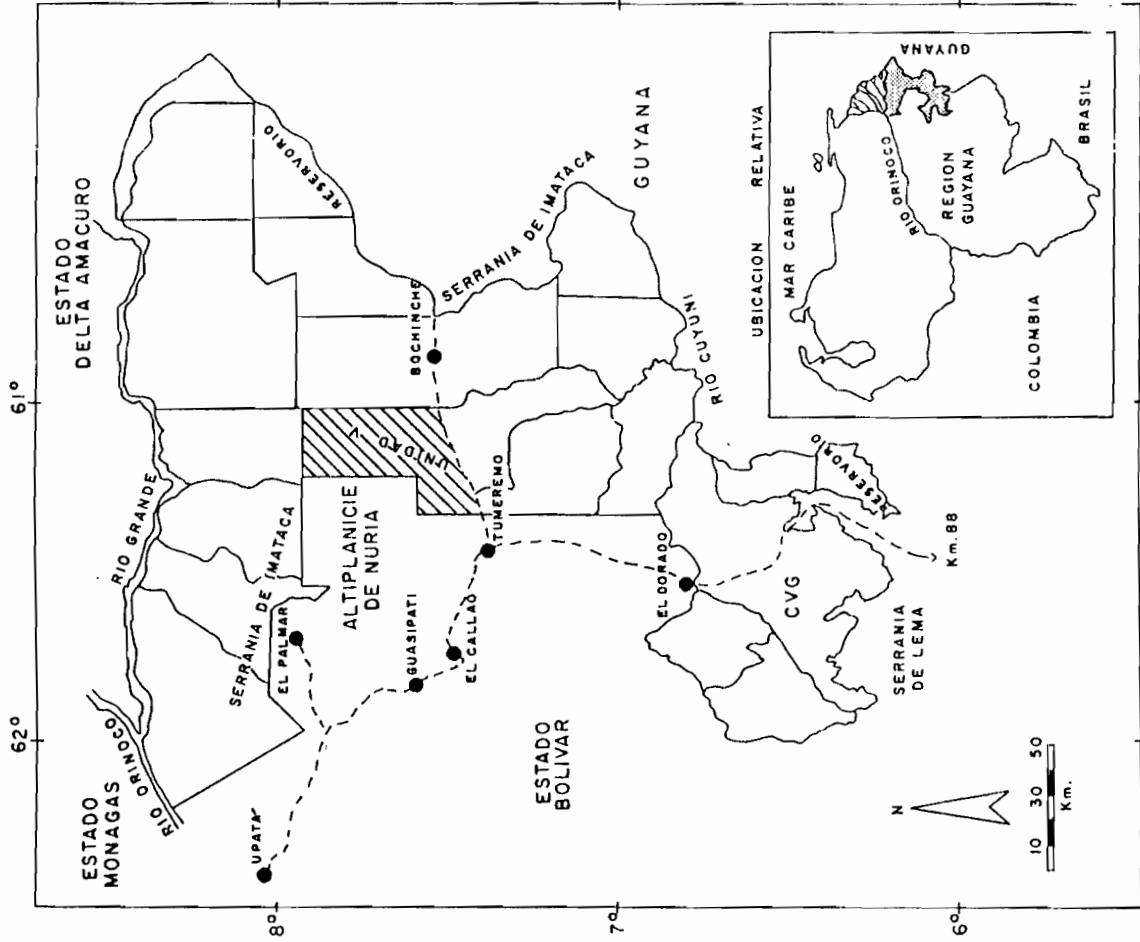
Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, por intermedio del Servicio Forestal Venezolano (SEFORVEN). Estos planes se fundamentan en el ordenamiento de cada figura mediante unidades o concesiones, así como en el diseño de programas anuales de corta que contemplan la extracción selectiva de árboles bajo sistemas policíclicos. Adicionalmente, SEFORVEN exige a cada empresa la aplicación de medidas silviculturales. Actualmente la Reserva Forestal de Imataca integra 21 unidades de manejo (MARNR, 1987) con una superficie promedio de 156.667 ha (rango: 57.500-366.500 ha).

La Unidad V como área piloto del proyecto

Con una superficie de 180.000 ha, la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca se encuentra ubicada en jurisdicción del Municipio Tumeremo (Distrito Sifontes del Estado Bolívar). Su posición geográfica corresponde a los meridianos 60° 57'-61° 18' longitud oeste y los paralelos 7° 30'-8° 00' latitud norte (Figuras 1 y 2). Esta unidad presenta un conjunto de características que han sido consideradas en su selección como área piloto para evaluar las implicaciones ecológicas del proceso extractivo de árboles e implementar alternativas para la conservación de los ecosistemas boscosos de la región:

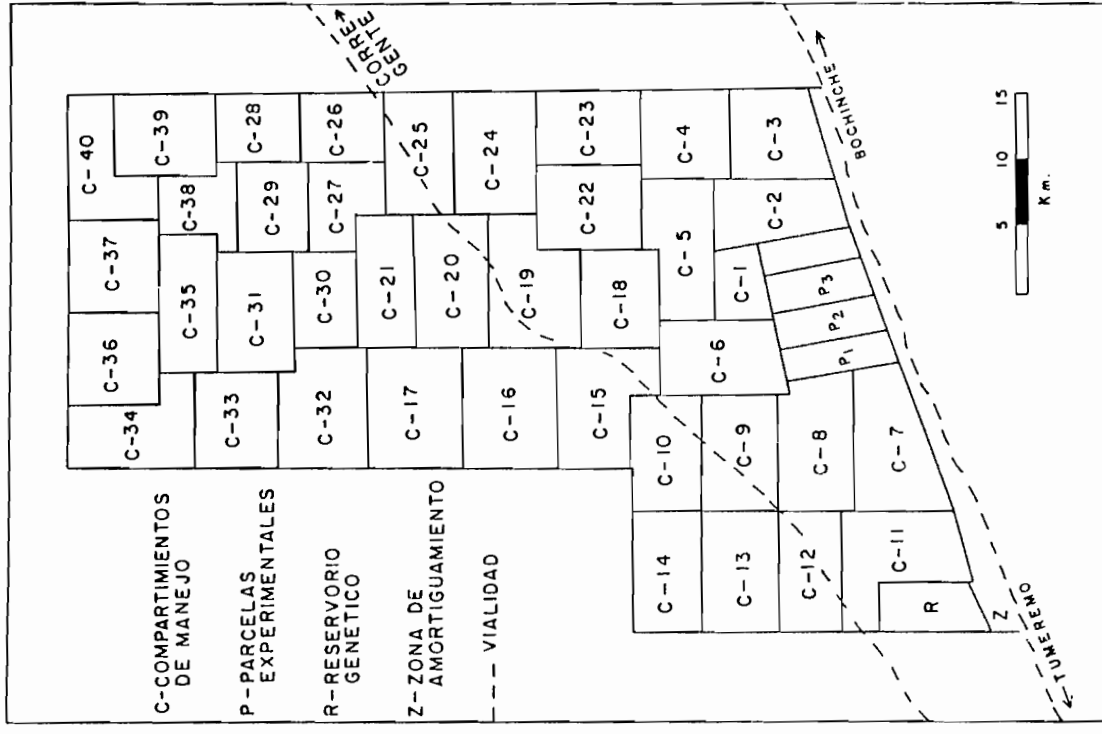
- La existencia de un programa de aprovechamiento iniciado en fechas recientes (1986), el cual deberá ser desarrollado en una superficie relativamente amplia, garantiza la presencia en el área de una extensión importante de bosques primarios para la ejecución de investigaciones de campo previas al aprovechamiento forestal. Por otra parte, esta característica favorece la instrumentación de medidas conservacionistas en el largo plazo y a una escala espacial mucho mayor.
- La actividad maderera constituye la principal modalidad de producción dentro del área, siendo muy reducida la superficie afectada por explotaciones mineras o agropecuarias. Adicionalmente, se desconoce la existencia de comunidades indígenas dentro de los sectores destinados al aprovechamiento forestal.
- La presencia de un patrón de relieve casi constante, caracterizado por paisajes fisográficos de penillanuras en un 98% de la superficie, con altitudes que apenas varían entre 140 y 260 m, condiciona una relativa homogeneidad dentro del área que permite la simplificación de aquellas metodologías requeridas para la caracterización de las comunidades animales allí presentes. Así mismo, esta particularidad amplía las posibilidades para extrapolar algunos de los resultados obtenidos en aquellos sectores seleccionados para los muestreos.
- El área cuenta con numerosos estudios básicos, entre los cuales se destacan algunos inventarios florísticos y faunísticos, una descripción de los patrones de distribución espacial que caracterizan a las

R. F. IMATACA



A

UNIDAD V



B

Figura 2. A) Ubicación geográfica de la Reserva Forestal de Imataca, incluyendo la Unidad V. B) Esquema para la zonificación de bosques con fines maderables en la Unidad V de Imataca. Los siguientes sectores fueron utilizados en los diagnósticos de campo correspondientes a este proyecto: bosques primarios (compartimientos 1, 2, 7 y 10) y bosques aprovechados (parcelas experimentales 2 y 3; zona sur del compartimiento 1).

especies arbóreas de mayor importancia económica, y un análisis de los principales gradientes climáticos, edáficos y topográficos.

- Posee fácil acceso, ya que su lindero sur corresponde al eje vial Tumeremo-Bochinche, además de existir una vía alterna de penetración representada por la carretera Tumeremo-Corre Gente (Figura 2).
- Cuenta con una importante infraestructura de servicios que incluye campamentos y vías de penetración. Por otra parte, la empresa concesionaria (INTECMACA), junto con SEFORVEN y otros organismos gubernamentales, aseguran el apoyo logístico mínimo requerido, así como la vigilancia y el control de actividades.

Variables físico-naturales

La Unidad V de Imataca presenta un gradiente altitudinal comprendido entre 140 y 260 m, donde el paisaje fisiográfico está conformado por relieves en Penillanuras (Rodríguez, 1987). En general los suelos son poco profundos, franco arenosos, ácidos y de una baja fertilidad, con predominio de entisoles y ultisoles (Franco, 1987). Sobre esta condición edáfica se han desarrollado formaciones boscosas continuas, las cuales han sido tipificadas por Huber y Alarcón (1988) como Bosques Ombrófilos Siempreverdes. La precipitación promedio anual es de 1631 mm (calculada para 14 años: 1971-1984), presentando sus máximos valores entre mayo y julio (aprox. 100 mm/mes); los menores aportes hídricos corresponden al período enero-marzo (50-100 mm/mes). La temperatura media anual es de 25 °C (evidenciando un patrón casi constante), con humedades relativas que varían entre 75% y 87% (Rodríguez, 1987).

Características de los bosques primarios

Las formaciones boscosas de la Unidad V presentan una estructura pluriestratificada, con alturas de dosel que varían entre 30-40 m (algunos estratos emergentes pueden alcanzar los 50 m) y coberturas que superan el 50%. Internamente, la densidad del sotobosque y la abundancia de lianas muestran valores relativamente bajos en aquellos sectores donde incrementa la altura del techo arbóreo y se reduce el número de claros originados por la caída natural de algunos árboles. Por otra parte, las hierbas monocotiledoneas, las palmas y las epífitas constituyen elementos muy escasos en comparación con otras localidades donde las humedades relativas son mayores y los suelos poseen un alto contenido de nutrientes (Foster, 1990; Gentry y Terborgh, 1990; Hartshorn y Hammel, 1994).

De acuerdo a los resultados de inventarios forestales realizados en unidades muestrales que representan en conjunto el 43% de la superficie de esta localidad (Siiva, 1987), la densidad de árboles ≥ 10 cm DAP es de 490 ind/ha, correspondiendo a unas 120 especies y a un volumen estimado en 63 m³/ha (Silva, 1986).

Los mismos están ubicados en tres estratos principales, de los cuales el inferior incluye a la mayor proporción de individuos (\bar{X} = 47,8%), seguido por el estrato medio (\bar{X} = 33,9%) y el superior (\bar{X} = 18,3%). La distribución de categorías diamétricas evidencia un patrón de “J invertida” similar al registrado para otros bosques de tierras bajas de la Región Neotropical (Charles-Dominique et al., 1981; Gentry y Terborgh, 1990; Lieberman y Lieberman, 1994), con la fracción más importante de árboles presentando un DAP < 35 cm (Silva, 1986).

En términos florísticos, las especies más abundantes incluyen a: Pentaclethra macroloba (Leguminosae), Alexa imperatricis (Leguminosae), Chactocarpus schomburgkianus (Euphorbiaceae), Eschweilera decolorans (Lecythidaceae), Carapa guianensis (Meliaceae), Eschweilera subgladulosa (Lecythidaceae), Sterculia pruriens (Sterculiaceae), Protium sp. (Burseraceae), Eschweilera grata (Lecythidaceae) y Clathrotopis brachypetala (Leguminosae), las cuales en conjunto representaron el 41,2% de los elementos arbóreos registrados en los inventarios forestales realizados por la empresa concesionaria (Silva, 1986). Esta tendencia se corresponde en gran medida con los patrones de dominancia hallados en otros ecosistemas boscosos de la Guayana y la Amazonía Oriental (Charles-Dominique et al., 1981; Prance, 1990; Thiollay, 1992), donde las familias Leguminosae, Euphorbiaceae y Lecythidaceae están incluidas entre los componentes arbóreos más comunes. No obstante, algunas especies que no aparecen en estos listados podrían presentar distribuciones sectorizadas, siendo relativamente abundantes en áreas donde se conjugan una serie de factores que favorecen el incremento en sus densidades relativas (Bazzaz, 1986; Lieberman y Lieberman, 1994; Thorington et al., 1985). Esta particularidad está ejemplificada en especies como Erisma uncinatum (Vochysiaceae), la cual representa el 75% del volumen explotado (Ochoa y Dillenbeck, 1992) y al igual que el género Eschweilera (Lecythidaceae), constituyen importantes indicadores de la baja fertilidad de los suelos en esta localidad (Foster, 1990).

Desde un punto de vista comercial, las especies arbóreas presentes en la Unidad V han sido clasificadas en cuatro grupos, de acuerdo a su importancia actual y potencial para la industria maderera (Durán, 1987): 1) con una alta demanda en el mercado (n= 25); 2) con demanda limitada (n= 17); 3) potencialmente comerciales con demanda limitada o desconocidas en el mercado (n= 22); y 4) desconocidas en el mercado, con propiedades tecnológicas no evaluadas o cuyas densidades son relativamente bajas. En base a estos criterios, el aprovechamiento de maderas en esta concesión hace énfasis en la extracción selectiva de al menos 25 especies pertenecientes al grupo 1: Catostemma commune, Alexa imperatricis, Carapa guianensis, Inga spp., Erisma uncinatum, Manilkara bidentata, Protium decandrum, P. sagotianum, Terminalia amazonia, Spondias mombin, Simaruba amara, Pithecellobium pedicellare, P. jupumba, Enterolobium cyclocarpum, Cordia fallax, Loxopretygium sagotti, Diploptropis purpurea, Peltogyne

porphyrocardia, *Mora congripitii*, *Ceiba petandra*, *Virola surinamensis*, *Tabebuia avellanae*, *Hieronyma laxiflora*, *Cedrela angustifolia* e *Hymenaea courbaril*.

El manejo de bosques con fines maderables

Para el aprovechamiento de las especies de mayor demanda industrial, la empresa concesionaria (INTECMACA) ha diseñado un plan de manejo pactado a 40 años, sujeto a modificaciones o ajustes cada dos años. Su instrumentación se corresponde con un patrón de zonificación conformado por 40 compartimientos con una superficie promedio de 4.200 ha (Figura 1), además de tres parcelas experimentales de 2.000 ha cada una, utilizadas entre 1986 y 1989 para el levantamiento de la información básica requerida en la elaboración del plan (Tabla 1). Hasta 1994, el 9,6% de la superficie de esta Unidad (17.313 ha) había sido explotado, incluyendo las parcelas experimentales y tres compartimientos con un promedio de 3.771 ha. El número de árboles y el volumen aprovechado durante este período se indica en la Tabla 1.

Tabla 1 Algunas características de los planes anuales de corta desarrollados entre 1986 y 1994 en la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca (Guayana Venezolana). Nd= datos no disponibles.

Compartimiento o Parcela	Año de Explotación	Superficie (ha)	Arboles/ha		Volumen (m ³ /ha)	
			Autorizado	Explotado	Autorizado	Explotado
P1	1986	2.000	nd	nd	nd	nd
P2	1987	2.000	nd	nd	nd	nd
P3	1988	2.000	2,9	nd	5,8	nd
C1	1990	2.652	7,3	2,3	14,2	7,1
C2	91-92	4.408	5,8	2,3	11,9	4,5
C3	93-94	4.253	3,0	1,2*	8,5	6,5*

* No incluye los valores correspondientes a noviembre y diciembre de 1994.

Para la elaboración de los planes anuales de corta, en cada compartimiento la empresa realiza el inventario total de aquellos elementos arbóreos ≥ 40 cm DAP. El número de árboles a ser extraídos se calcula al sustraer de estos inventarios los individuos que serán dejados en el bosque como productores de semillas. Cada árbol cortado es seccionado en el sitio de la tumba, para luego ser transportado mecanizadamente hacia los lugares destinados al acopio y venta de la madera. Estas actividades generan una matriz de paisaje conformada por la combinación de áreas boscosas explotadas y sectores

deforestados para la construcción de infraestructuras (Figura 3), las cuales incluyen carreteras principales, vías secundarias de acceso a los lugares de tumba, picas para la transportación de rolas y patios de acarreo (Johns, 1988; Mason, 1996; Thiollay, 1992; Uhl y Vieira, 1989).

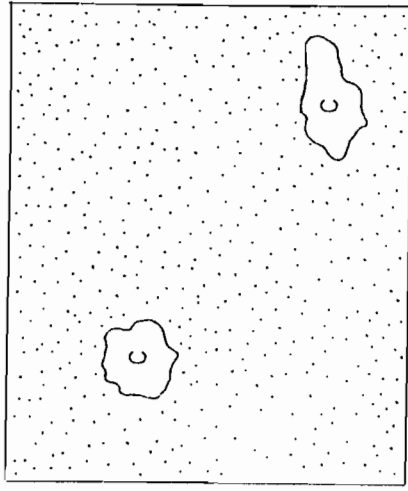
Entre 1986 y 1994 el número de árboles registrados anualmente en los patios de acopio fue inferior a 2,3 ind/ha, con un volumen que varió entre 4,5-7,1 m³/ha (Tabla 1). Estos valores son menores, en un orden de magnitud, a los señalados en regiones tropicales del viejo mundo (Johns, 1988, 1992a; Mason, 1996), aunque coinciden con los datos publicados para bosques de tierras bajas del Neotrópico, donde las densidades de árboles comerciales tienden a ser menores (Thiollay, 1992; Uhl y Vieira, 1989). Sin embargo, es importante tomar en cuenta que las tasas de extracción correspondientes al área de estudio podrían estar subestimadas debido a la falta de registros en los primeros años, así como la existencia de algunos árboles que son dejados en los lugares de tumba y no son incorporados en las estadísticas forestales.

Una vez culminado el proceso anual de explotación, SEFORVEN exige a cada empresa concesionaria la aplicación de medidas silviculturales, con las cuales se pretende mejorar la masa boscosa remanente en función de las pautas establecidas por la industria maderera (Silva, 1986). De estas medidas la más importante corresponde a las denominadas “fajas de enriquecimiento” (Frumhoff, 1995; Weaver, 1987). Estas fajas abarcan cerca de un 5% de la superficie de cada compartimiento y son construidas mediante la deforestación total de franjas longitudinales de bosques aprovechados (3-5 x 1000 m), con una separación de 30-50 m. Las mismas son abiertas en forma mecanizada o con cuadrillas de obreros apoyadas en el uso de machetes y motosierras. En ambos casos, el material vegetal cortado es depositado en los sectores boscosos adyacente, incrementando el nivel de perturbación de la vegetación secundaria remanente (Mason, 1996).

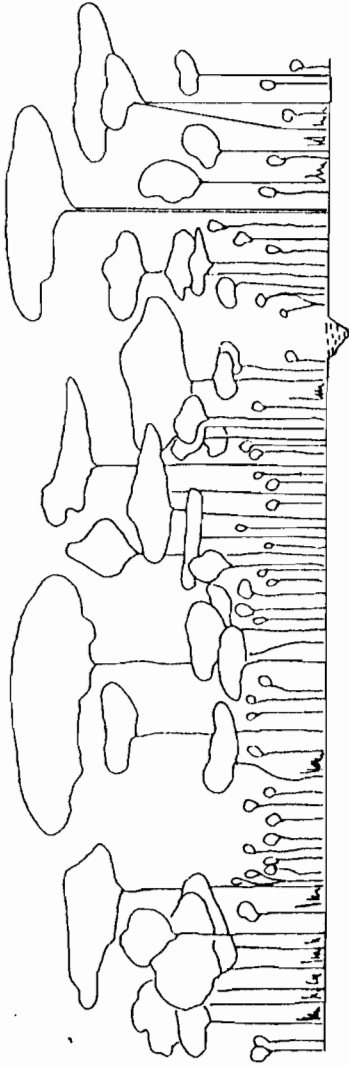
Con el uso de este método silvicultural SEFORVEN intenta aumentar la productividad de maderas en áreas explotadas, mediante la siembra (cada 2,5 m) de plántulas que representan en su mayoría a elementos arbóreos autóctonos de crecimiento rápido o con un alto valor comercial (e.g. Jacaranda copaia, Erisma uncinatum, Tabebuia serratifolia, Manilkara bidentata, Enterolobium cyclocarpum, Cedrela odorata, Carapa guianensis, Simariba amara, Mora excelsa y Spondias mombin), aunque frecuentemente son utilizadas también especies introducidas (e.g. Tectona grandis, Switenia macrophylla y Gmelina arborea).

Esquema para la presentación de resultados

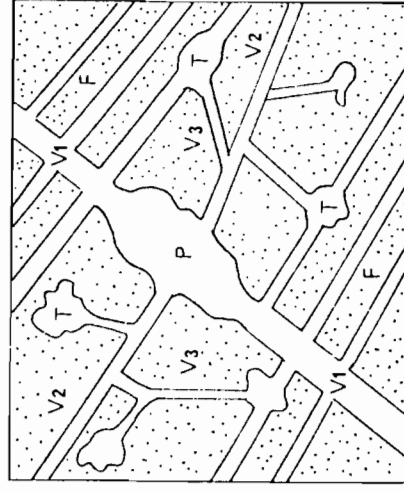
La información relacionada con este proyecto corresponde a cinco fases de diagnóstico, las cuales son presentadas en cinco capítulos y han sido diseñadas de acuerdo al siguiente esquema temático:



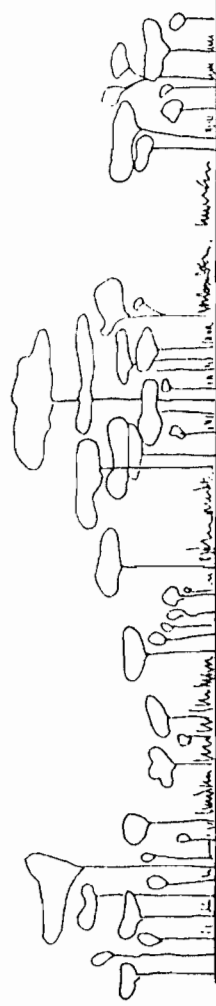
BOSQUE PRIMARIO



BOSQUE PRIMARIO



BOSQUES APROVECHADOS
CON FAJAS SILVICULTURALES



BOSQUE APROVECHADO

Figura 3. Diagramas de perfiles estructurales y matrices fisionómicas predominantes en bosques primarios y en sectores aprovechados de la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca (Guayana Venezolana). C = claros originados por la caída natural de árboles; F = fajas silviculturales; P = patio de acarreo; T = claros inducidos por la tumba selectiva; V1 = carreteras selectiva; V2 = vialidad secundaria; y V3 = picas de acarreo

La primera fase (Capítulo 1) se relaciona con el inventario de los mamíferos registrados en ecosistemas de tierras bajas de la Reserva Forestal de Imataca y localidades adyacentes, en base a los estudios de campo desarrollados en la Unidad V de esta reserva forestal, el análisis de información bibliográfica y la revisión de ejemplares depositados en colecciones zoológicas.

En la segunda fase (Capítulo 2) se caracterizan de manera hipotética los impactos ecológicos del aprovechamiento de maderas, en base a una estimación de sensibilidades potenciales para los diferentes grupos taxonómicos evaluados. Para ello se toman en cuenta un conjunto de criterios vinculados con las posibles alteraciones en la distribución y complejidad de los hábitats, las dependencias de cada especie por los recursos que tipifican a los bosques primarios, las vulnerabilidades que puedan mostrar aquellos mamíferos con distribuciones geográficas restringidas, la susceptibilidad de un taxon que posee niveles poblacionales bajos y los impactos generados por las actividades de caza.

La tercera fase (Capítulo 3) se fundamenta en el diagnóstico de los principales efectos del manejo forestal con fines maderables sobre la composición y estructura de los hábitats boscosos que tipifican al área de estudio, con énfasis en el análisis de las perturbaciones generadas por la extracción selectiva de árboles, su acarreo mecanizado y la silvicultura en fajas.

La cuarta fase (Capítulo 4) incluye una evaluación de las respuestas de comunidades de pequeños mamíferos (marsupiales, murciélagos y roedores de las familias Sciuridae, Muridae y Echimyidae) ante la degradación y pérdida de bosques primarios, con énfasis en el estudio de los efectos de estos procesos sobre la composición taxonómica y las estructuras gremiales de estas comunidades.

Finalmente, en la fase cinco (Capítulo 5) se propone una alternativa para la protección de algunos sectores representativos de los ecosistemas boscosos que caracterizan a la Reserva Forestal de Imataca, tomando en cuenta los principios y criterios aplicados al diseño de corredores biológicos en asociación con áreas destinadas al manejo de bosques con fines maderables.

Capítulo 1

LOS MAMIFEROS DE LA REGION DE IMATACA

Resumen

Se actualiza el listado de los mamíferos conocidos en la Región de Imataca, en base a estudios de campo, la revisión de ejemplares depositados en colecciones zoológicas y el análisis de información bibliográfica. Al menos 144 especies, pertenecientes a nueve órdenes y 27 familias, han sido registradas en esta región (45.6 % de los mamíferos conocidos en el país). De ellas, el 97.9% corresponde a elementos faunísticos asociados con bosques húmedos de tierras bajas (<600 m). Chiroptera, Rodentia y Carnívora constituyen los grupos más diversificados (79.5% de los taxa inventariados); los dos primeros agrupando a la totalidad de las especies cuyas distribuciones en Venezuela se restringen a la Región de Imataca (*Artibeus cinereus*, *Lasiurus* sp., *Cynomops abraxus*, *Molossops neglectus*, *Nyctinomops laticaudatus*, *Oecomys paricola*, *Oecomys rex* y *Proechimys cuvieri*). Los datos presentados evidencian la importancia de esta región como reservorio de la diversidad biológica que caracteriza a la Guayana Venezolana, donde se conoce la presencia de al menos 237 mamíferos que conforman el 75% de las especies registradas en el país

Introducción

La información más actualizada sobre los mamíferos que habitan el Territorio Venezolano, ha puesto en evidencia el valor estratégico de la Región Guayana como uno de los mayores reservorios de la diversidad que caracteriza a este grupo de vertebrados en el norte de Sur América (Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990; Handley, 1976; Ochoa et al., 1993a). Al menos 237 especies son conocidas en Venezuela para esta región (75% de los mamíferos registrados en el país), de las cuales seis son endémicas y 59 poseen distribuciones restringidas al sur del Río Orinoco (Ochoa et al., 1993a)

Dentro del ámbito geográfico definido para la Guayana Venezolana (Huber, 1994), una proporción importante de las localidades representadas en las colecciones mastozoológicas corresponde al sector nororiental del Estado Bolívar, principalmente la Reserva Forestal de Imataca y localidades adyacentes (Figura 1). Estos datos son el resultado de diversos proyectos conducidos en los últimos 30 años, la mayoría de ellos vinculados con el inventario de la fauna regional o el diagnóstico de los impactos ecológicos de actividades como la minería y la caza de subsistencia (e.g. Bisbal, 1994a; Handley, 1976).

Aunque la información generada por estos proyectos constituye un aporte fundamental para el conocimiento de los mamíferos de la región, Imataca continua siendo un área de suma importancia para la ejecución de estudios mastozoológicos y el diseño de alternativas para la conservación de este grupo faunístico. Entre los aspectos que justifican estos planteamientos se destacan los siguientes:

- Son aún escasos los esfuerzos dirigidos a caracterizar la estructura y dinámica de las comunidades presentes en muchos de los ecosistemas que caracterizan a esta región. Entre otras cosas, esto se debe a que la mayoría de los inventarios zoológicos se han fundamentado en evaluaciones rápidas con fines estrictamente museísticos.
- Resulta muy probable la presencia en Imataca de algunos mamíferos aún no registrados en Venezuela,

cuyas distribuciones abarcan la Provincia Oriental de la Guayana (principalmente Guyana y Surinam) y el noreste del Brasil (Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990; Ochoa et al., 1993a); la mayoría de ellos poseen un alto interés proteccionista y constituyen elementos claves para el manejo de la biota regional.

- Una gran parte de las investigaciones de campo realizadas en este sector del país se relaciona con ambientes boscosos ubicados por debajo de los 600 m, existiendo muy poca información sobre las comunidades de mamíferos presentes en otros biomas o en áreas de mayor altitud.
- Algunos de los mamíferos conocidos en la Guayana Venezolana poseen distribuciones restringidas a Imataca (Ochoa et al., 1993a y b), por lo que representan elementos faunísticos prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en un contexto regional.
- Una amplia superficie de Imataca ha sido destinada al desarrollo de la industria maderera y la minería, lo que implica la pérdida o degradación continua de algunos habitats primarios utilizados por un grupo de especies sensibles a estos procesos, muchas de las cuales posiblemente requieran tratamientos especiales para su preservación y manejo dentro de los programas previstos para el aprovechamiento de recursos.

Fundamentados en estos aspectos y como un primer paso para el diagnóstico de la mastofauna que habita el área de estudio, en este capítulo se presenta un catálogo de los mamíferos registrados en el sector nororiental de la Guayana Venezolana, incluyendo la Región de Imataca y localidades adyacentes (ver Área de Estudio). Los datos aportados para cada especie abarcan una descripción general de sus patrones de distribución geográfica, así como una lista de las localidades de colección con sus respectivas fuentes de información.

Metodología

La información aquí presentada proviene de las siguientes fuentes:

- Datos obtenidos durante los inventarios de campo realizados en el marco de este proyecto, en un área cuyos límites corresponden a las localidades señaladas en la Figura 2. Para ello se implementó un esfuerzo de muestreo equivalente a 10.320 trampas-noche, 1.904 hr-malla y 567 hr de observación. Adicionalmente, se utilizaron métodos acústicos para la detección de algunas especies de murciélagos.
- Ejemplares depositados en museos y colecciones zoológicas: Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (EBRG), Museo de Historia Natural La Salle (MHNLS), Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), Colección de Vertebrados de la Universidad de los Andes (CVULA) y Carnegie Museum of Natural History (CMNH).
- Datos bibliográficos relacionados con catálogos mastozoológicos (Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990; Jones y Carter, 1976; Koopman, 1982; Nowak, 1991; Swanepoel y Genoways, 1979; Wilson y Reeder, 1993), estudios taxonómicos (Eger, 1977; Handley, 1987; Ojasti et al., 1992; Patton y Reig, 1989; Sanborn, 1937) e inventarios regionales (Bisbal, 1989 y 1991; Bodini y Pérez, 1987; McCarthy y Ochoa, 1991; Ochoa et al., 1993a y b; Pérez, 1989; Pérez et al., 1994; Tate, 1939), incluyendo la

información publicada por Handley (1976) para las siguientes localidades: Km 33, 28 Km SE El Dorado y El Manaco, 56 a 68 km SE El Dorado (Figura 1).

- Entrevistas con pobladores locales y observaciones de campo llevadas a cabo en el sector noroccidental de esta reserva, en un área que corresponde a la Unidad I (Figura 1).

Para cada taxon se indican las localidades donde ha sido registrado, incluyendo el número de ejemplares examinados y las fuentes de información consultadas; además se señala su distribución general en Venezuela, de acuerdo a las siguientes categorías: Amplia, cuando se extiende al norte del Río Orinoco; Regional, cuando se limita a la Guayana (Ochoa et al., 1993a); Restringida, conformada por las especies conocidas únicamente en la Región de Imataca; y Desconocida, asignada a aquellos mamíferos cuya identidad no pudo ser determinada.

La nomenclatura taxonómica utilizada sigue los criterios propuestos en la obra editada por Wilson y Reeder (1993), con las siguientes excepciones: Choeromyscus intermedius es tratado como una forma coespecífica con Choeromyscus minor (Handley, 1976; Ochoa e Ibañez, 1985); Tonatia bidens es considerado sinónimo de T. saurophila (Williams et al., 1995); se mantiene el género Cynomops como un ente separado de Molossops (Emmons y Feer, 1990; Thomas, 1920); Artibeus planirostris es considerado sinónimo de Artibeus jamaicensis (Handley, 1987); Nyctinomops laticaudatus es reconocido como un taxon diferenciado de Nyctinomops gracilis (Handley, 1976); se reconoce la validez de las especies Artibeus gnomus, Micronycteris microtis, Eptesicus andinus, Cynomops parvus y Spliggurus melanurus (Emmons y Feer, 1990; Handley, 1976 y 1987; Ochoa e Ibañez, 1985; Ochoa et al., 1993b); Sciurus gilvicularis es incluido en la sinonimia de Sciurus aestuans (Cabrera, 1957); y Makalata armata es considerado sinónimo de Echimyus didelphoides (Emmons, 1993). Para aquellos taxa no descritos o cuya identidad no pudo ser determinada, se indica únicamente su denominación a nivel genérico.

Resultados

Recuento de especies

De acuerdo a los criterios taxonómicos aquí utilizados, al menos 144 mamíferos (agrupados en 9 órdenes y 27 familias) habitan la Región de Imataca. A continuación se presenta el recuento de especies:

Orden Didelphimorphia

Familia Didelphidae

Caluromys philander (Linnaeus, 1758)

Registros.- Carretera Tucereño-Bochinche, Km 1 (1 EBRG); Carretera Tucereño-El Dorado, km 2 (1 MHNS).

Distribución.- Amplia.

Didelphis albiventris Lund, 1840

Registros.- Unidad V (3 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 88 (Pérez, 1989).

Distribución.- Amplia.

Didelphis marsupialis Linnaeus, 1758

Registros.- Unidad I (observado); Unidad V (2 EBRG); Anacoco, Río Cuyuní (Pérez, 1989); San Martín de Turumbán, Anacoco (2 MIINLS); Carretera El Dorado-Santa Elena, Kms 70 y 88 (3 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Marmosa murina (Linnaeus, 1758)

Registros.- El Palmar (2 EBRG); Unidad V (6 EBRG); El Manaco (2 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Kms 28-88 (1 MIINLS; Pérez, 1989).

Distribución.- Amplia.

Marmosops parvidens Tate, 1931

Registros.- Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 88 (1 EBRG, Pérez, 1989).

Distribución.- Amplia.

Metachirus nudicaudatus (Desmarest, 1817)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MIINLS); Unidad V (6 EBRG); Km 38, S El Dorado (Pérez, 1989).

Distribución.- Amplia.

Micoureus demerarae (Thomas, 1905)

Registros.- Unidad V (6 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Monodelphis brevicaudata (Erxleben, 1777)

Registros.- Unidad V (1 EBRG); Carretera Bochinche-Corregente (2 EBRG); Anacoco, Río Cuyuní (Pérez, 1989); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MIINLS); Km 38, S El Dorado (Pérez, 1989); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 88 (Pérez, 1989).

Distribución.- Amplia.

Philander opossum (Linnaeus, 1758)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MIINLS); El Palmar (1 EBRG); Unidad V (24 EBRG); Carretera Bochinche-Corregente (1 EBRG); Anacoco, Río Cuyuní (Pérez, 1989); San Martín de Turumbán, Anacoco (4 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Orden Xenarthra

Familia Bradypodidae

Bradypus tridactylus Linnaeus, 1758

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (5 EBRG); Unidad V (1 EBRG); EL Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Familia Megalonychidae

Choloepus didactylus (Linnaeus, 1758)

Registros.- El Palmar (5 EBRG); Unidad V (observado).

Distribución.- Amplia.

Familia Dasypodidae

Cabassous unicinctus (Linnaeus, 1758)

Registros.- El Palmar (2 EBRG); Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Dasypus kappleri Krauss, 1862

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (9 EBRG); Unidad V (2 EBRG).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Dasypus novemcinctus Linnaeus, 1758

Registros.- Unidad V (observado); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 33 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Priodontes maximus (Kerr, 1792)

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (3 EBRG); Unidad V (observado); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 33 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Familia Myrmecophagidae

Cyclopes didactylus (Linnaeus, 1758)

Registros.- El Palmar (2 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Myrmecophaga tridactyla Linnaeus, 1758

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (1 EBRG); Unidad V (observado); Carretera Tumeremo-El Dorado (1 CVULA).

Distribución.- Amplia.

Tamandua tetradactyla (Linnaeus, 1758)

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (1 EBRG); Tumeremo (1 MHNLS); Unidad V (observado); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 33 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Orden Chiroptera**Familia Emballonuridae**

Cormura brevirostris (Wagner, 1843)

Registros.- Unidad V (6 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Diclidurus albus Wied-Neuwied, 1820

Registros.- Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Diclidurus scutatus Peters, 1869

Registros.- Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Peropteryx kappleri Peters, 1867

Registros.- El Callao (Sanborn, 1937); Unidad V (registro acústico).

Distribución.- Amplia.

Peropteryx macrotis (Wagner, 1843)

Registros.- Km 38, S El Dorado (1 MBUCV); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Rhynchonycteris naso (Wied-Neuwied, 1820)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (2 MHNLS); El Palmar (1 EBRG, 1 MBUCV); Unidad V (3 EBRG); San Martín de Turumbán, Anacoco (5 MHNLS); El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Saccopteryx bilineata (Temminck, 1838)

Registros.- El Palmar (1 EBRG, 1 MBUCV); Unidad V (5 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 33 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Saccopteryx canescens Thomas, 1901

Registros.- Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Saccopteryx leptura (Schreber, 1774)

Registros.- Unidad V (3 EBRG); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Familia Noctilionidae

Noctilio albiventris Desmarest, 1818

Registros.- Unidad V (2 EBRG); San Martín de Turumbán, Anacoco (3 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Noctilio leporinus (Linnaeus, 1758)

Registros.- Unidad V (2 EBRG); Embalse de Tumeremo (observado).

Distribución.- Amplia.

Familia MormoopidaePteronotus parnelli (Gray, 1843)

Registros.- Unidad I (observado); Río Grande, desembocadura del Río Acoima (2 MHNLS); El Palmar (2 MBUCV); Unidad V (53 EBRG); Yejecaru-Bochinche (1 MBUCV); Km 6, SE de Tumeremo (4 CVULA); San Martín de Turumbán, Anacoco (2 MHNLS); El Manaco (2 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 85 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Familia PhyllostomidaeChrotopterus auritus (Peters, 1856)

Registros.- Unidad V (1 EBRG); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Lonchorhina sp.

Registros.- Km 85, S El Dorado (1 CMNH).

Distribución.- Regional.

Comentarios.- Taxon no descrito relacionado con L. marinkellei (Handley y Ochoa, en prensa).

Macrophyllum macrophyllum (Schinz, 1821)

Registros.- Río Botanamo, Unidad V (1 MHNLS); Yejecaru-Bochinche (1 MBUCV); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Micronycteris daviesi (Hill, 1964)

Registros.- Unidad V (2 EBRG).

Distribución.- Regional (McCarthy y Ochoa, 1991; Ochoa et al., 1993a).

Micronycteris megalotis (Gray, 1842)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MHNLS); Unidad V (2 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Micronycteris microtis Miller, 1898

Registros.- Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Micronycteris minuta (Gervais, 1856)

Registros.- El Palmar (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Micronycteris nicefori Sanborn, 1949

Registros.- Unidad V (8 EBRG); Km 85, S EL Dorado (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Mimon crenulatum (E. Geoffroy, 1810)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MHNLS); Unidad V (8 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Phylloderma stenops Peters, 1865

Registros.- Unidad V (5 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Phyllostomus discolor Wagner, 1843

Registros.- El Manaco (2 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Phyllostomus elongatus (E. Geoffroy, 1810)

Registros.- El Palmar (1 EBRG); Unidad V (5 EBRG); Carretera Tumeremo-Bochínche, km 50 (1 MBUCV); Yejecaru-Bochínche (5 MBUCV); El Manaco (1 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 88 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Phyllostomus hastatus (Pallas, 1767)

Registros.- Unidad V (20 EBRG); El Manaco (4 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Tonatia brasiliense (Peters, 1866)

Registros.- Carretera Bochínche-Corregente, Unidad V (1 EBRG); Km 6, SE Tumeremo (1 EBRG, 1 CVULA); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MHNLS); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Tonatia saurophila (Koopman y Williams, 1951)

Registros.- El Palmar (1 EBRG); 10 km E Río Grande (2 MBUCV); Unidad V (10 EBRG); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Tonatia silvicola (d'Orbigny, 1836)

Registros.- El Palmar (1 EBRG, 2 MBUCV); Unidad V (15 EBRG, 1 CVULA); Carretera Tumeremo-Bochínche, km 50 (1 MBUCV).

Distribución.- Amplia.

Trachops cirrhosus (Spix, 1823)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MHNLS); 10 km E Río Grande (1 MBUCV); Unidad V (13 EBRG); Yejecaru-Bochínche (2 MBUCV); San Martín de Turumbán, Anacoco (4 MHNLS); El Manaco (5 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Vampyrum spectrum (Linnaeus, 1758)

Registros.- Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Lionycteris spurelli Thomas, 1913

Registros.- San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MHNLS); El Manaco (13 EBRG).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Lonchophylla thomasi J. A. Allen, 1904

Registros.- Unidad I (observado); Unidad V (13 EBRG); Yejecaru-Bochinche (1 MBUCV); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MHNLS); El Manaco (Handley, 1976); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 85 (2 MHNLS).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Anoura geoffroyi Gray, 1838

Registros.- El Manaco (6 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Anoura latidens Handley, 1984

Registros.- Km 28, E El Palmar (1 CMNI); El Manaco (9 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Choeromiscus godmani (Thomas, 1903)

Registros.- Unidad V (2 EBRG); El Manaco (3 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Choeromiscus minor (Peters, 1868)

Registros.- El Palmar (1 EBRG); El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Glossophaga soricina (Pallas, 1766)

Registros.- El Palmar (2 EBRG); Unidad V (23 EBRG); Carretera Bochinche-Corregente (1 EBRG); Carretera Tumeremo-Bochinche, km 50 (2 MBUCV); San Martín de Turumbán, Anacoco (4 MHNLS); El Manaco (19 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Lichonycteris obscura Thomas, 1895

Registros.- Unidad V (1 EBRG); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Carollia brevicauda (Schinz, 1821)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MHNLS); El Palmar (2 EBRG); 10 km E Río Grande (1 MBUCV); Unidad V (46 EBRG, 2 CVULA); Carretera Bochinche-Corregente (12

EBRG); Yejecaru-Bochinche (2 MBUCV); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 88 (1 MIINLS); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Carollia perspicillata (Linnaeus, 1758)

Registros.- Unidad I (observado); Río Grande, desembocadura del Río Acoima (8 MIINLS); El Palmar (5 EBRG, 5 MIINLS); 14 km E Río Grande (8 MBUCV); Unidad V (276 LBRG, 7 CVULA); Carretera Tumeremo-Bochinche, km 50 (12 MBUCV); Carretera Bochinche-Corregente (13 EBRG); Yejecaru-Bochinche (6 MBUCV); Km 6, SE de Tumeremo (7 CVULA); Carretera Anacoco-Tumeremo, Km 13 (6 MIINLS); San Martín de Turumbán, Anacoco (50 MIINLS); El Manaco (50 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Kms 70 y 88 (32 MIINLS).

Distribución.- Amplia.

Rhinophylla pumilio Peters, 1865

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (2 MIINLS); Unidad V (50 EBRG); Carretera Bochinche-Corregente (1 EBRG); El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Sturnira lilium (E. Geoffroy, 1810)

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (1 MBUCV); Unidad V (227 EBRG, 1 CVULA); Carretera Bochinche-Corregente (12 EBRG); Carretera Tumeremo-Bochinche, km 50 (7 MBUCV); Carretera El Dorado-Santa Elena, Kms 33 y 88 (7 MIINLS); El Manaco (88 EBRG); Km 85, S El Dorado (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Sturnira tildae de la Torre, 1959

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MIINLS); El Palmar (1 EBRG); Unidad V (23 EBRG, 2 CVULA); Carretera Tumeremo-Bochinche, km 50 (2 MBUCV); Yejecaru-Bochinche (6 MBUCV); El Manaco (2 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Ametrida centurio Gray, 1847

Registros.- Unidad V (14 EBRG); San Martín de Turumbán, Anacoco (16 MIINLS); El Manaco (2 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Artibeus cinereus (Gervais, 1856)

Registros.- Serranía de Nuria (1 MBUCV); Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Restringida (Handley, 1987; Ochoa et al., 1993a).

Artibeus concolor Peters, 1865

Registros.- Unidad V (1 EBRG); Anacoco (1 MHNLS); El Manaco (2 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 88 (1 MHNLS).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Artibeus glaucus Thomas, 1893

Registros.- Unidad V (13 EBRG); Km 6, SE de Tumeremo (2 CVULA); Anacoco (1 MHNLS); El Manaco (3 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Artibeus gnomus Handley, 1987

Registros.- Unidad V (7 EBRG); El Manaco (4 EBRG).

Distribución.- Regional (Handley, 1987; Ochoa et al., 1993a).

Artibeus jamaicensis Leach, 1821

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (1 MBUCV, 2 MHNLS); 10-14 km E Río Grande (5 MBUCV); Unidad V (45 EBRG, 6 CVULA); Carretera Bochínche-Corregente (2 EBRG); Carretera Tumeremo-Bochínche, km 50 (1 MBUCV); Yejecaru-Bochínche (10 MBUCV); El Manaco (1 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 88 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Artibeus lituratus (Olfers, 1818)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (2 MHNLS); Unidad V (60 EBRG); Carretera Bochínche-Corregente (3 EBRG); Carretera Tumeremo-Bochínche, km 50 (6 MBUCV); Yejecaru-Bochínche (4 MBUCV); San Martín de Turumbán, Anacoco (5 MHNLS); El Manaco (2 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 88 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Artibeus obscurus Schinz, 1821

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (6 MHNLS); El Palmar (1 EBRG); Unidad V (28 EBRG); Carretera Bochínche-Corregente (5 EBRG); El Manaco (Handley, 1987).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Chiroderma trinitatum Goodwin, 1958

Registros.- Km 28, E El Palmar (1 CMNH); El Manaco (3 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Chiroderma villosum Peters, 1860

Registros.- Unidad V (5 EBRG); El Manaco (5 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Mesophylla macconnelli Thomas, 1901

Registros.- El Palmar (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Platyrrhinus brachycephalus (Rouk y Carter, 1972)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (2 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Platyrrhinus helleri (Peters, 1866)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MHNLS); Unidad V (19 EBRG); Carretera Bochínche-Corregente (4 EBRG); Yejecaru-Bochínche (1 MBUCV); Km 6, SE de Tumeremo (1 CVULA); Anacoco (3 MHNLS); El Manaco (2 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Uroderma bilobatum Peters, 1856

Registros.- El Palmar (1 MBUCV); Unidad V (23 EBRG, 1 CVULA); Carretera Bochínche-Corregente (1 EBRG); El Manaco (4 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Uroderma magnirostrum Davis, 1968

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MHNLS); Unidad V (3 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Vampyressa bidens (Dobson, 1878)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MHNLS); 10 km E Río Grande (1 MBUCV); Unidad V (8 EBRG); Yejecaru-Bochínche (1 MBUCV); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Vampyressa pusilla (Wagner, 1843)

Registros.- Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Vampyroides caraccioli (Thomas, 1889)

Registros.- Unidad V (1 EBRG); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Desmodus rotundus (E. Geoffroy, 1810)

Registros.- Unidad V (6 EBRG); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Familia ThyropteridaeThyroptera tricolor Spix, 1823

Registros.- El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Familia Vespertilionidae

Eptesicus andinus J. A. Allen, 1914

Registros.- Unidad V (5 EBRG, 1 CVULA).

Distribución.- Amplia.

Eptesicus brasiliensis (Desmarest, 1819)

Registros.- El Palmar (2 EBRG); Unidad V (3 EBRG); El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Eptesicus furinalis (d'Orbigny, 1847)

Registros.- Unidad V (2 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Lasiurus sp.

Registros.- Unidad V (13 EBRG).

Distribución.- Restringida.

Comentarios.- Taxon no descrito relacionado con L. borealis.

Myotis nigricans (Schinz, 1821)

Registros.- Unidad V (3 EBRG); Anacoco (1 MHNLS); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Myotis riparius Handley, 1960

Registros.- Unidad V (8 EBRG); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Familia Molossidae

Eumops auripendulus (Shaw, 1800)

Registros.- Río Grande, desembocadura del Río Acoima (3 MHNLS); Km 28, E El Palmar (1 CMNH); Unidad V (1 EBRG); El Dorado, Río Cuyuni (Eger, 1977).

Distribución.- Amplia.

Eumops hansae Sanborn, 1932

Registros.- Unidad V (4 EBRG); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Cynomops abraxus (Temminck, 1827)

Registros.- El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Restringida (Handley, 1976; Ochoa et al., 1993a).

Cynomops greenhalli (Goodwin, 1958)

Registros.- El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Cynomops paranus Thomas, 1901

Registros.- El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Molossops neglectus Williams y Genoways, 1980

Registros.- Unidad V (3 EBRG, 1 CVULA).

Distribución.- Restringida (Ochoa et al., 1993a y b).

Molossus ater E. Geoffroy, 1805

Registros.- Unidad V (74 EBRG); El Manaco (3 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Molossus molossus (Pallas, 1766)

Registros.- El Palmar (15 MBUCV); Tumeremo (2 EBRG, 7 MHNLS); Unidad V (37 EBRG); El Manaco (4 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Nyctinomops laticaudatus (E. Geoffroy, 1805)

Registros.- El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Restringida (Handley, 1976; Ochoa et al., 1993a).

Orden Primates

Familia Cebidae

Alouatta seniculus (Linnaeus, 1766)

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (6 EBRG); Unidad V (observado); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MHNLS); El Manaco (3 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Cebus olivaceus Schomburgk, 1848

Registros.- Unidad I (observado); Río Grande, desembocadura del Río Acoima (1 MHNLS); El Palmar (5 EBRG); Unidad V (2 EBRG); Carretera Bochinche-Corregente (1 EBRG); Km 6, SE Tumeremo (2 CVULA); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MHNLS); El Manaco (8 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 33 (4 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Pithecia pithecia (Linnaeus, 1766)

Registros.- El Palmar (15 EBRG); Unidad V (observado); Río Botanamo (1 MHNLS); Carretera Bochinche-Corregente (1 EBRG); San Martín de Turumbán, Anacoco (3 MHNLS); El Manaco (7 EBRG).

Distribución.- Regional (Bodini y Pérez, 1987; Ochoa et al., 1993a).

Orden Carnivora

Familia Canidae

Cerdocyon thous (Linnaeus, 1766)

Registros.- El Palmar (3 EBRG); Altiplanicie de Nuria, La Bomba, Tumeremo y Anacoco (Bisbal, 1989); Carretera El Callao-Tumeremo, Km 20 (1 MHNLS); Unidad V (observado).

Distribución.- Amplia.

Speothos venaticus (Lund, 1842)

Registros.- Unidad V (1 CVULA).

Distribución.- Amplia.

Familia Felidae

Herpailurus yaguarondi (Lacepede, 1809)

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (2 EBRG); Carretera Tumeremo-El Callao, Km 8 (1 MIINLS); Unidad V (observado).

Distribución.- Amplia.

Leopardus pardalis (Linnaeus, 1758)

Registros.- El Palmar (4 EBRG); Unidad V (observado); Anacoco (Bisbal, 1989); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MIINLS); El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Leopardus tigrinus (Schreber, 1775)

Registros.- Unidad V (observado).

Distribución.- Amplia.

Leopardus wiedii (Schinz, 1821)

Registros.- El Palmar (1 EBRG); Río Botanamo, Unidad V (1 MIINLS).

Distribución.- Amplia.

Puma concolor (Linnaeus, 1771)

Registros.- El Palmar (4 EBRG); Unidad V (observado); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 33 (1 MHNLS); km 60, S El Dorado (Bisbal, 1989).

Distribución.- Amplia.

Panthera onca (Linnaeus, 1758)

Registros.- Unidad V (observado); Anacoco (Bisbal, 1989); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MIINLS).

Distribución.- Amplia.

Familia Mustelidae

Lontra longicaudis (Olfers, 1818)

Registros.- El Palmar (1 EBRG); Unidad V (observado).

Distribución.- Amplia.

Pteronura brasiliensis (Gmelin, 1788)

Registros.- El Palmar (2 EBRG); Unidad V (observado).

Distribución.- Amplia.

Eira barbara (Linnaeus, 1758)

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (3 EBRG); Unidad V (1 EBRG); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MHNLS); Carretera El Dorado-Santa Elena, Kms 33 y 60 (2 MHNLS); El Manaco (2 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Galictis vittata (Schreber, 1776)

Registros.- El Palmar (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Familia Procyonidae

Bassaricyon gabbii J. A. Allen, 1876

Registros.- El Palmar (5 EBRG); Río Grande (Bisbal, 1989).

Distribución.- Amplia.

Potos flavus (Schreber, 1774)

Registros.- El Palmar (6 EBRG); Unidad V (2 EBRG); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MHNLS); El Manaco (1 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 33 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Nasua nasua (Linnaeus, 1766)

Registros: El Palmar (4 EBRG); Unidad V (observado); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MHNLS); El Dorado (Bisbal, 1989); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Procyon cancrivorus (G. Cuvier, 1798)

Registros.- El Palmar (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Orden Perissodactyla**Familia Tapiridae**Tapirus terrestris (Linnaeus, 1758)

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (1 EBRG); Unidad V (observado); Anacoco, Río Cuyumí (1 MHNLS); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 67 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Orden Artiodactyla**Familia Tayassuidae**Pecari tajacu (Linnaeus, 1758)

Registros.- Unidad V (observado); Carretera Tumeremo-El Dorado, km 60 (1 EBRG); Km 33, 28 Km SE El Dorado (Handley, 1976); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Tayassu pecari (Link, 1795)

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (11 EBRG); Unidad V (3 EBRG); Anacoco, Río Cuyumí (1 MHNLS); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 33 (6 MHNLS); Km 33, 28 km SE El Dorado (Handley, 1976); Km 39, SE El Dorado (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Familia CervidaeMazama americana (Erxleben, 1777)

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (27 EBRG); Altiplanicie de Nuria (Bisbal, 1991); Unidad V (2 EBRG); Carretera Tumeremo-Anacoco, km 25 (1 EBRG); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MHNLS); Km 33, 28 km SE El Dorado (Handley, 1976); El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Mazama gouazoubira (G. Fischer, 1814)

Registros.- El Palmar (10 EBRG); Km 15, SE El Dorado (1 EBRG); El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Odocoileus virginianus (Zimmermann, 1780)

Registros.- El Palmar (2 EBRG); Unidad V (observado); 25 km SE Tumeremo (observado).

Distribución.- Amplia.

Orden Rodentia**Familia Sciuridae**Sciurus aestuans Linnaeus, 1766

Registros.- El Palmar (1 EBRG); Unidad V (observado); El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Familia MuridaeNeacomys guianae Thomas, 1905

Registros.- Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Nectomys squamipes (Brants, 1827)

Registros.- Unidad V (2 EBRG); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Oecomys bicolor (Tomes, 1860)

Registros.- El Palmar (1 EBRG); Unidad V (4 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Oecomys concolor (Wagner, 1845)

Registros.- Unidad V (observado); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Oecomys paricola (Thomas, 1904)

Registros.- Unidad V (6 EBRG).

Distribución.- Restringida (Ochoa et al., 1993a).

Oecomys rex Thomas, 1910

Registros.- Unidad V (2 EBRG)

Distribución.- Restringida (Ochoa et al., 1993a y b).

Oligoryzomys fulvescens (Saussure, 1860)

Registros.- Unidad V (1 EBRG); San Martín de Turumbán, Anacoco (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Oryzomys capito (Olfers, 1818)

Registros.- Unidad V (6 EBRG); El Manaco (Handley, 1976).

Distribución.- Amplia.

Oryzomys macconnelli Thomas, 1910

Registros.- El Palmar (1 EBRG); Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Rhipidomys mastacalis (Lund, 1841)

Registros.- Unidad V (1 EBRG); El Manaco (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Zygodontomys brevicauda (J. A. Allen y Chapman, 1893)

Registros.- Unidad V (3 EBRG); Anacoco, Río Cuyuni (1 MIINLS); San Martín de Turumbán, Anacoco (7 MIINLS); 38 km S El Dorado (1 MBUCV).

Distribución.- Amplia.

Familia Erethizontidae

Cocndou prehensilis (Linnaeus, 1758)

Registros.- Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Sphiggurus melanurus (Wagner, 1842)

Registros.- Unidad V (2 EBRG).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a y b).

Familia Hydrochaeridae

Hydrochaeris hydrochaeris (Linnaeus, 1776)

Registros.- El Palmar (2 EBRG); Unidad V (1 EBRG); Río Botanamo (1 MHNLS)

Distribución.- Amplia.

Familia Dasyproctidae

Dasyprocta leporina (Linnaeus, 1758)

Registros.- Unidad I (observado); El Palmar (11 EBRG); Unidad V (observado); Km 33, 28 Km SE El Dorado; El Manaco (7 EBRG); 88 km S El Dorado (Ojasti, 1972).

Distribución.- Amplia.

Familia Agoutidae

Agouti paca (Linnaeus, 1766)

Registros.- El Palmar (12 EBRG); Unidad V (2 EBRG); Río Botanamo (1 MHNLS); El Manaco (4 EBRG); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 67 (2 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Familia Echimyidae

Echimyus didelphoides Desmarest, 1817

Registros.- Unidad V (1 EBRG).

Distribución.- Amplia.

Proechimys cayennensis Desmarest, 1817

Registros.- El Palmar (1 EBRG); Unidad V (14 EBRG); San Martín de Turumbán, Anacoco (2 MHNLS); km 38, S El Dorado (11 MBUCV); El Manaco (Haudley, 1976); km 85, S El Dorado (1 EBRG).

Distribución.- Regional (Ochoa et al., 1993a).

Proechimys cuvieri Petter, 1978

Registros.- 69 km SE Río Cuyuní (Patton y Reig, 1989).

Distribución.- Restringida (Patton y Reig, 1989).

Proechimys sp.

Registros.- Unidad V (2 EBRG).

Distribución.- Desconocida.

Comentarios.- Taxon no determinado, aunque probablemente corresponde a P. amphichoricus.

Orden Lagomorpha

Familia Leporidae

Sylvilagus brasiliensis (Linnaeus, 1758)

Registros.- El Palmar (32 EBRG); Unidad V (12 EBRG, 1 CVULA); Carretera El Dorado-Santa Elena, Km 24 (1 MHNLS).

Distribución.- Amplia.

Discusión

Composición taxonómica de la mastofauna de Imataca

De acuerdo a los datos resumidos en la Tabla 2, de los 144 mamíferos conocidos para la Región de Imataca, el 69,4% corresponde a los órdenes Chiroptera y Rodentia, seguidos en importancia por Carnivora, Didelphimorphia y Xenarthra (23,6%). Este patrón de dominancia coincide con la información publicada por otros autores para ambientes de tierras bajas de la Guayana (Brosset y Charles-Dominique, 1990; Charles-Dominique et al., 1981; Eisenberg, 1989; Gardner, 1988; Handley, 1976; Husson, 1978; Ochoa et al., 1993a).

En conjunto, la mastofauna de Imataca integra el 61% de los mamíferos registrados en el sur de Venezuela (Ochoa et al., 1993a) y el 45,6% de las especies conocidas en el país (Soriano y Ochoa, en prensa). Sin embargo, inventarios faunísticos más intensivos y con una cobertura geográfica más amplia, podrían evidenciar una mayor riqueza taxonómica, sobre todo si se consideran aquellas especies aún desconocidas en esta región y cuyas distribuciones se extienden a los sectores adyacentes del Escudo de Guayana (Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990; Handley, 1976; Ochoa et al., 1993a; Wilson y Reeder, 1993). Entre ellas resaltan algunos murciélagos caracterizados por presentar patrones de vuelo o densidades poblacionales que dificultan su colecta con métodos convencionales (e.g. Diclidurus ingens, Thyroptera discifera y varias especies de la familia Molossidae), así como roedores arborícolas asociados con los estratos medios y altos de la vegetación (e.g. Oecomys rutilus, O. trinitatis, Rhipidomys couesi y R. nitela).

Tabla 2. Ordenes de mamíferos presentes en la Región de Imataca. Para cada uno se indica el total de especies inventariadas, así como el número de taxa que conforman las diferentes categorías de distribución geográfica definidas en la Metodología (Ap= Amplia, Re= Regional, Rt= Restringida y De= Desconocida).

Ordenes	Número de especies inventariadas	Categorías de distribución geográfica			
		Ap	Re	Rt	De
Didelphimorphia	9	9	-	-	-
Xenarthra	9	7	2	-	-
Chiroptera	78	63	10	5	-
Primates	3	2	1	-	-
Carnivora	16	16	-	-	-
Perissodactyla	1	1	-	-	-
Artiodactyla	5	5	-	-	-
Rodentia	22	13	5	3	1
Lagomorpha	1	1	-	-	-
Total	144	117	18	8	1
Porcentaje	100	81.3	12.5	5.6	0.7

Por otra parte, existe un segundo grupo de especies cuya presencia en esta región estaría limitada por un conjunto de factores ecológicos y biogeográficos, incluyendo algunas barreras de dispersión impuestas por los principales afluentes del Orinoco: e.g. ríos Caroní y Cuyuní (Figura 1). Como ejemplos de estos mamíferos se pueden señalar varios primates (e.g. *Chiropotes satanas*, *Saimiri sciureus* y *Ateles paniscus*) conocidos en áreas adyacentes de Venezuela y Guyana (Bodini y Pérez, 1987; Eisenberg, 1989; Kinzey et al., 1988), así como murciélagos cavernícolas (e.g. *Lonchorhina aurita*, *Natalus tumidirostris* y *Pteronotus davyi*) cuyas distribuciones abarcan localidades al sur del Orinoco donde la geología y otras variables ambientales favorecen la presencia de cuevas o refugios similares (Ochoa et al., 1993a).

No obstante, es importante resaltar el número relativamente elevado de especies hasta ahora inventariadas en esta región, en comparación con otros sectores del sur de Venezuela (Gardner, 1988; Handley, 1976; Ochoa et al., 1988 y 1993a; Ojasti et al., 1992). Esto permite considerar a Imataca como una de las áreas del país mejor muestreadas a nivel mastozoológico, cuyos datos constituyen una base fundamental para el conocimiento de la fauna guayanesa.

Importancia biogeográfica y ecológica

La información hasta ahora publicada sobre los mamíferos que habitan las tierras bajas de Imataca, pone en evidencia la importancia biogeográfica de la región, así como su valor potencial para la conservación de algunas especies y comunidades típicas de la Guayana (Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990; Handley, 1976; Ochoa et al., 1993a; Tate, 1939). En este sentido, entre los mamíferos conocidos para esta localidad, 18 (12.5%), pertenecientes a los órdenes Xenarthra, Chiroptera, Primates y Rodentia (Tabla 2), poseen distribuciones en Venezuela restringidas al sur del Río Orinoco. De ellos, ocho (*Artibeus cinereus*, *Lasiurus* sp., *Cynomops abressus*, *Molossops neglectus*, *Nyctinomops laticaudatus*, *Oecomys paricola*, *Oecomys rex* y *Proechimys cuvieri*) han sido colectados dentro del territorio nacional sólo en la Región de Imataca, aunque sus distribuciones se extienden a otras localidades en Sur América (Handley, 1976 y 1987; Ochoa et al., 1993a y b; Patton y Reig, 1989; Wilson y Reeder, 1993). Es importante resaltar la ausencia de mamíferos endémicos en este sector de la Guayana Venezolana.

En adición a estos aspectos, Imataca constituye uno de los principales reservorios de la mastofauna que caracteriza a los bosques húmedos de tierras bajas del sector noroccidental del Escudo Guayanés. El 97.9% de los mamíferos registrados para esta localidad corresponde a elementos faunísticos asociados con estos ecosistemas, mientras que sólo tres especies (*Odocoileus virginianus*, *Oligoryzomys fulvescens* y *Zygodontomys brevicauda*) poseen patrones ecológicos vinculados con ambientes herbáceos y sabanas. Por otra parte, los inventarios realizados en la Unidad V (Figura 2) han permitido constatar el alto grado de diversificación taxonómica que muestran estos vertebrados, los cuales estuvieron representados por al menos 118 especies (61 de ellas pertenecientes al Orden Chiroptera) en un área que no supera las 10.000 ha y donde el gradiente altitudinal apenas varía entre 140 y 260 m.

Es necesario tomar en cuenta que los valores anteriormente señalados son el resultado de esfuerzos de muestreo poco dirigidos al estudio de aquellas comunidades presentes en pisos altitudinales superiores a los 600 m, incluyendo la Altiplanicie de Nuria y las tierras altas de la Serranía de Imataca. El diagnóstico de estas áreas podría incrementar aún más el número de especies conocidas para esta región, entre las cuales estarían algunos murciélagos como *Platyrrhinus aurarius* y *Myotis oxyotus*, así como los roedores cricétidos *Akodon urichi* y *Rhipidomys macconnelli* (Handley, 1976; Ochoa et al., 1993a).

Prioridades en materia de investigación y conservación

Aunque la mayoría de los museos nacionales han centrado sus esfuerzos en el inventario de los mamíferos que habitan un número importante de localidades de la Guayana (Lew y Ochoa, 1993), el desarrollo de prospecciones más intensivas y en aquellas áreas menos evaluadas, constituyen aún prioridades que deben ser consideradas en el corto plazo (Voss y Emmons, 1996). La ejecución de este tipo de investigaciones, además de incrementar los conocimientos sobre la sistemática y distribución de

algunos taxa escasamente representados en los listados faunísticos regionales, constituye un aporte fundamental para la caracterización de las comunidades asociadas con los principales gradientes ecosistémicos.

Conviene resaltar que los estudios mastozoológicos realizados en la Región de Imataca han hecho énfasis en el inventario de aquellos componentes comunitarios de más fácil detección (principalmente especies de portes medianos a grandes), existiendo muy poca información para otros grupos como el orden Chiroptera y los roedores de la familia Muridae; ambos taxa caracterizados por presentar los máximos niveles de diversificación (Emmons y Feer, 1990). Esto puede ser constatado por el reciente descubrimiento en esta región de una nueva especie de murciélago del género Lasiurus (Handley, 1996), así como el hallazgo de tres nuevos mamíferos para la fauna venezolana: Molossops neglectus, Oecomys rex y Sphiggurus melanurus (Ochoa et al., 1993b).

Los datos aquí señalados evidencian la necesidad de considerar a los bosques de la Reserva Forestal de Imataca como elementos clave dentro de cualquier estrategia para la conservación de la mastofauna regional. En este sentido, algunos de los aspectos que deben ser considerados en el corto plazo incluyen: 1) el diagnóstico de las comunidades asociadas con estos ecosistemas previo al desarrollo de actividades extractivas; 2) la identificación de especies con mayores prioridades proteccionistas; 3) el fomento de investigaciones orientadas al estudio de aquellos grupos taxonómicos más diversificados; y 4) la preservación de áreas representativas de la diversidad biológica que tipifica a esta localidad.

Capítulo 2

SENSIBILIDADES POTENCIALES DE LA MASTOFAUNA DE IMATACA ANTE LOS IMPACTOS GENERADOS POR EL APROVECHAMIENTO DE MADERAS

Resumen

Se evalúan las sensibilidades potenciales de la mastofauna presente en bosques productores de maderas de la Región de Imataca. El análisis se fundamenta en la estimación del potencial de extinción local para los diferentes componentes comunitarios, en función de: i) las posibles alteraciones en la distribución y complejidad de los hábitats; ii) las dependencias de cada especie por los recursos que tipifican a los ambientes boscosos primarios; iii) las vulnerabilidades que puedan mostrar aquellos mamíferos con distribuciones geográficas restringidas; iv) la susceptibilidad de un taxon que posee niveles poblacionales bajos; y v) los impactos generados por la caza de subsistencia. El carácter silvícola que posee la mayoría de las especies consideradas en el diagnóstico (77.1%) constituye el principal factor condicionante de las sensibilidades estimadas, seguido en importancia por la rareza en términos poblacionales, el grado de dependencia por los recursos disponibles en los estratos superiores del bosque y la utilidad de algunos taxa como fuentes proteicas para el poblador local. Estos resultados estarían influenciados por un conjunto de factores implícitos en el aprovechamiento de maderas, entre los cuales resaltan: i) la deforestación de algunas áreas para la construcción de infraestructuras; ii) la fragmentación de masas boscosas; iii) la modificación de hábitats primarios al interrumpirse la continuidad del dosel e incrementar la abundancia de plantas heliófilas (aún en aquellas áreas explotadas selectivamente); y iv) el consumo de carne proveniente de especies silvestres por parte del personal que labora en los campamentos madereros. En respuesta a estos procesos, una fracción importante de la mastofauna muestra un elevado potencial de extinción local, determinado por: i) una reducción en la oferta de recursos claves (alimentos, refugios y estratos de movilidad), fundamentalmente los aportados por especies arbóreas de interés maderable; ii) la aparición de barreras ecofisiológicas al alterarse los patrones microclimáticos a nivel del sotobosque; iii) el predominio de las fases de crecimiento vegetativo en la mayoría de las plantas utilizadas por frugívoros y nectarívoros, como resultado de una modificación en los patrones fenológicos; y iv) la disminución en los niveles poblacionales de aquellas especies con un alto valor cinegético. Se discuten algunas implicaciones de estos aspectos para el manejo de bosques con fines maderables y el diseño de estrategias orientadas a la conservación de la fauna presente en Reservas Forestales de la Guayana Venezolana.

Introducción

El desarrollo de los estudios ambientales relacionados con la conservación de ecosistemas boscosos neotropicales, ha puesto en evidencia la importancia que revisten los inventarios y evaluaciones de algunas comunidades de mamíferos, fundamentalmente aquellas tipificadas por su mayor grado de diversificación (Janson y Emlen, 1990; Johns, 1986; Ochoa et al., 1988 y 1993a; Terborgh, 1992a; Wilson, 1990). Desafortunadamente, muchos de los proyectos vinculados con esta temática se han limitado a la elaboración de listados de especies, los cuales por sí solos dificultan la toma de decisiones en relación al valor ecológico o proteccionista de un determinado grupo animal; sobre todo cuando el usuario de la información no posee los conocimientos necesarios para ampliar sus interpretaciones a un nivel comunitario.

En este sentido, durante las últimas dos décadas se han planteado diversos enfoques para el análisis de la estructura y composición de algunas comunidades de mamíferos presentes en bosques neotropicales,

con resultados que han servido como insumos para el diseño de estrategias orientadas a la conservación de la fauna regional. Entre ellos se pueden señalar: i) aquellos de carácter gremial (e. g. Bonaccorso, 1979; Charles-Dominique et al., 1981; Eisenberg, 1980; Ochoa et al., 1993a y 1995; Soriano, 1983), mediante los cuales se han identificado las principales interacciones especie-habitat; ii) el uso de parámetros poblacionales como indicadores de las respuestas diferenciales ante presiones selectivas (Robinson y Redford, 1986 y b, 1989); y iii) la estimación de sensibilidades potenciales (Ochoa et al., 1993a y 1995; Robinson y Redford, 1989), tomando en cuenta, entre otras cosas, los posibles impactos de actividades humanas sobre algunas poblaciones y sus hábitats.

Entre los métodos utilizados para el análisis de sensibilidades están aquellos que ponderan los efectos potenciales de un conjunto de variables sobre las probabilidades de extinción local de los diferentes componentes de una comunidad, permitiendo seleccionar a los ecosistemas o grupos taxonómicos con mayores prioridades proteccionistas (Ochoa et al., 1993a). Dichas estimaciones son una función de: i) las posibles alteraciones en la distribución y complejidad de los hábitats (August, 1983; Bennett, 1987; Foster, 1980; Friend, 1987; Heywood y Stuart, 1992; Johns, 1992a; Ochoa et al., 1988; Redford y Robinson, 1991a); ii) las dependencias de cada especie por los recursos que tipifican a la condición prístina de un determinado ecosistema (Bisbal, 1989; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Fragoso, 1991; Glanz, 1982; Johns, 1986 y 1988; Konecny, 1989; Levey et al., 1994; Terborgh, 1992b); iii) las vulnerabilidades que puedan mostrar aquellos mamíferos con distribuciones geográficas restringidas (McNelly et al., 1990; Ochoa et al., 1993a); iv) la susceptibilidad de un taxon que posee niveles poblacionales bajos, expresados en sus densidades o abundancias relativas (Emmons, 1984; Robinson y Redford, 1986b); y v) los impactos generados por la caza de subsistencia y el comercio de productos derivados de la fauna silvestre (Bisbal, 1994a; Bodmer et al., 1988; Redford y Robinson, 1991b; Robinson y Redford, 1991).

Con la idea de evaluar estos aspectos en ambientes boscosos afectados por el aprovechamiento de maderas, en este capítulo se presenta un diagnóstico de las sensibilidades potenciales estimadas para la mastofauna que habita los bosques de tierras bajas de la Reserva Forestal de Imataca y localidades adyacentes. Dicho diagnóstico, además de aportar información básica de utilidad en el diseño de alternativas para la conservación de las comunidades animales presentes en el área de estudio, constituye un importante marco de referencia para la caracterización de las respuestas de esta fracción de la fauna ante la pérdida y degradación de bosques primarios.

Metodología

La información analizada se fundamenta en el listado de los mamíferos conocidos en bosques de tierras bajas de la Región de Imataca (Capítulo 1), el cual incluye 140 especies pertenecientes a 28 familias y nueve órdenes (no se consideran aquellos taxa cuyas distribuciones ecológicas se restringen a

ambientes herbáceos y rastrojos: Odocoileus virginianus, Zygodontomys brevicauda y Oligoryzomys fulvescens). Estos valores representan el número mínimo de componentes taxonómicos que integran a las comunidades de mamíferos silvícolas presentes en esta localidad.

Como parte del análisis de las sensibilidades potenciales, para cada uno de los órdenes y familias incorporados al diagnóstico se estimó la fracción de especies cuyas poblaciones serían susceptibles a extinguirse localmente, tomando en cuenta un conjunto de criterios que fueron agrupados en las siguientes categorías (Ochoa et al., 1993a y 1995):

Silvícolas (Si).- Integrada por especies cuyas estrategias ecológicas están estrechamente asociadas con la utilización de los recursos disponibles en ambientes boscosos: e. g. Philander opossum, Dasyopus kappleri, Tonatia silvicola, Alouatta seniculus, Potos flavus, Tapirus terrestris, Tayassu pecari, Mazama americana, Proechimys cayennensis y Sylvilagus brasiliensis (Alho, 1982; Bisbal, 1989; Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990; Glanz, 1982; Handley, 1976; Hershkovitz, 1972; Janson y Emmons, 1990; Mares y Ojeda, 1982; Ochoa, obs. per.; Redford y Fonseca, 1986), por lo que se presume que este grupo de mamíferos podría extinguirse localmente en aquellos casos cuando el bosque es sustituido por otro tipo de vegetación (sabanas, herbazales o cultivos) o se promueve su fragmentación (Bennett, 1987; Heywood y Stuart, 1992; Johns, 1992a; Terborgh, 1992b; Terborgh y Winter, 1980; Wilcox, 1980). Ambos procesos determinan la acción combinada de una serie de factores vinculados con las posibilidades de acceso a recursos claves (e. g. alimento y refugios), los requerimientos ecofisiológicos de cada taxon, incluyendo aquellos vinculados con la termoregulación (Arends et al., 1995; McNab, 1982, 1989 y 1995), y las restricciones condicionadas por sus patrones de movilidad (Charles-Dominique et al., 1981; Janson y Emmons, 1990).

Asociadas con el Dosel (Ad).- Representada por mamíferos silvícolas cuyos recursos preferenciales son obtenidos en los estratos medios y altos del bosque (Bisbal, 1986; Eisenberg, 1983; Emmons y Feer, 1990; Fleck y Harder, 1995; Hershkovitz, 1972; Konecny, 1989; Novack, 1991; Ochoa, obs. per.), predominando dentro de este grupo los arborícolas estrictos: e. g. Choloepus didactylus, Pithecia pithecia, Bassaricyon gabbi, Sciurus aestuans, Echimyus didelphoides y Sphiggurus melanurus (Charles-Dominique et al., 1981; Janson y Emmons, 1990; Ochoa et al., 1995), así como un número importante de murciélagos insectívoros y frugívoros: e. g. Diclidurus spp., Peropteryx kappleri, Artibeus spp. y Vampyroides caraccioli (Bonaccorso, 1979; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Brosset y Charles-Dominique, 1990; Fleming et al., 1987; Handley, 1967; Humphrey et al., 1983; Kalko, 1993). Entre otras cosas, esta fracción comunitaria presentaría limitaciones para satisfacer sus requerimientos ecológicos al ser eliminado el dosel o interrumpirse su continuidad (Johns 1986 y 1992a), como consecuencia de la tumba selectiva de árboles y la deforestación de algunas áreas para la construcción de infraestructuras: campamentos, patios de acarreo y vías de penetración (Bisbal, 1993; Frumhoff, 1995; Johns, 1986; Ochoa et al., 1988; Capítulo 3).

Especies del sotobosque con Restricciones Tróficas o Ecofisiológicas (Rc).- Conformada por aquellos mamíferos silvícolas que, a pesar de no obtener sus recursos preferenciales en los niveles superiores del bosque, presentan estrategias tróficas dependientes de los aportes alimentarios provenientes del dosel o sus patrones ecofisiológicos podrían estar regulados por la existencia de un estrato arbóreo continuo. Dentro de esta categoría se incluyen i) frugívoros y granívoros de hábitos terrestres: e. g. Pecari tajacu, Mazama americana, Dasyprocta leporina, Agouti paca y Proechimys spp. (Barreto et al., 1997; Bisbal, 1994b; Emmons, 1982; Janson y Emmons, 1990; Kiltie, 1981; Mayer y Brandt, 1982; Smythe, 1986; Smythe et al., 1985); ii) depredadores con distribuciones ecológicas que sugieren el consumo de presas asociadas principalmente con hábitats boscosos primarios o con un mínimo grado de perturbación: e. g. Micronycteris daviesi, Tonatia sylvicola y Leopardus tigrinus (Bisbal, 1989; Brosset y Charles-Dominique, 1990; Emmons, 1987; Emmons y Feer, 1990; Handley, 1976; Humphrey et al., 1983; Johns, 1988; Ochoa et al., 1993a y obs. per.); y iii) especies restringidas a bosques de tierras bajas: e. g. Dasyopus kappleri, Prionomys maximus, Phyllostomus elongatus y Proechimys cuvieri (Emmons y Feer, 1990; Handley, 1976; Mares y Ojeda, 1982; Ochoa et al., 1993a), cuyos requerimientos ecofisiológicos (Eisenberg, 1983; Fetcher et al., 1985; Frumhoff, 1995; Graham, 1983; McNab, 1982, 1989 y 1995) podrían implicar una mayor sensibilidad ante incrementos en la amplitud de variación de las temperaturas extremas a nivel del sotobosque, al ser interrumpida la continuidad del estrato arbóreo. Se excluyen de esta categoría las especies mayormente asociadas con ambientes acuáticos donde no existe un techo boscoso: Rhynchonycteris naso y Pteronura brasiliensis (Bisbal, 1993; Handley, 1976; Kalko, 1993).

De Distribución Restringida (Dr).- Integrada por aquellos mamíferos cuyas distribuciones conocidas en Venezuela se restringen al sur del Río Orinoco (Ochoa et al., 1993a), los cuales deben ser considerados como elementos prioritarios para la conservación de la mastofauna de esta región. Es necesario resaltar que algunos de los taxa incluidos en esta categoría (e. g. Bradypus tridactylus, Dasyopus kappleri, Molossops neglectus, Pithecia pithecia y Proechimys cayennensis), aunque presentan distribuciones geográficas amplias a nivel continental (Eisenberg, 1989; Emmons y Feer, 1990; Wilson y Reeder, 1993), su presencia exclusiva en la región sur del país les confiere una posición relevante dentro de cualquier estrategia orientada a la protección del patrimonio biológico nacional; más aún al tomar en cuenta las crecientes presiones de desarrollo que caracterizan a la mayoría de las áreas naturales de la Guayana Venezolana (Bisbal, 1988; Castro y Gorzula, 1986; Hernández et al., 1994).

Raras (Ra).- Constituida por un grupo de mamíferos caracterizados por presentar abundancias relativas bajas en los bosques macrotérmicos que tipifican a la Región de Imataca, los cuales fueron seleccionados en base a las prospecciones de campo llevadas a cabo dentro del área de estudio de este proyecto (Capítulo 4). En tal sentido, se consideran especies raras aquellas no inventariadas en esta localidad o

cuyos registros corresponden a un máximo de dos colectas u observaciones; para ello se asume que las abundancias relativas estimadas para los diferentes taxa son una expresión de sus niveles poblacionales en aquellos estratos boscosos accesibles con métodos convencionales de muestreo. Entre otras cosas, esta fracción de la comunidad presentaría una alta sensibilidad ante presiones selectivas impuestas por la perturbación de la condición primaria del bosque, como una consecuencia de sus menores capacidades de respuesta en términos demográficos (Frumhoff, 1985; Robinson y Redford, 1986a; Terborgh y Winter, 1980).

De Interés Cinegético (Ic).- Categoría que integra a las especies utilizadas por los pobladores locales (criollos e indígenas) como fuentes proteicas (mediante la cacería de subsistencia) o para el comercio de carne y otros productos (Bisbal, 1994a; Gorzula y Medina, 1986; Frumhoff, 1995) En ambos casos, se considera a esta actividad como un factor que incrementa las probabilidades de extinción local de algunas especies, fundamentalmente aquellas que presentan niveles poblacionales bajos (Eminons, 1984; Robinson y Redford, 1986b y 1989), una mayor definición de sus espacios territoriales y un menor potencial demográfico (Robinson y Redford, 1986a).

Las sensibilidades potenciales estimadas para los diferentes órdenes y familias resultan de sumar los porcentajes de especies pertenecientes a cada una de las categorías descritas previamente. En tal sentido, el valor máximo esperado para este índice es 600, el cual correspondería a un taxon cuyos componentes pertenecen en su totalidad a las seis categorías. Por otra parte, al analizar estos valores es importante tomar en cuenta que los mismos son una función del número total de especies registradas para cada grupo taxonómico.

Resultados

Importancia relativa y composición taxonómica de las diferentes categorías de sensibilidad

De acuerdo a los resultados de una prueba de proporciones (fide Zar, 1984), las especies dependientes de los recursos disponibles en ambientes boscosos conforman la fracción mayoritaria ($q= 4.03$, $gl= 6$, $\alpha<0.05$) dentro de la mastofauna que habita la Región de Imataca (Tabla 3). Dicha categoría incluye al 77.1% ($n= 108$) de los mamíferos registrados en esta localidad, entre los cuales predominan aquellos pertenecientes a los órdenes Chiroptera, Rodentia y Carnivora.

Posteriormente se ubica, en orden de importancia, un segundo grupo de categorías que integra a las especies consideradas como raras o cuyas preferencias ecológicas las asocian con el dosel del bosque. En ambos casos, las proporciones registradas (47.9%- $n= 67$ y 43.6%- $n= 61$, respectivamente) muestran valores significativamente superiores a los encontrados para las tres categorías restantes ($q= 4.03$, $gl= 6$, $\alpha<0.05$), con una mayor abundancia de especies pertenecientes a los órdenes Chiroptera, Carnivora,

Tabla 3. Sensibilidades potenciales estimadas para las diferentes familias de mamíferos registradas en la Región de Imataca (Capítulo 1), tomando en cuenta las categorías definidas para este trabajo (ver Metodología): Si= Silvícolas, Ad= Asociadas con el Dosel, Re= Especies del Sotobosque con Restricciones Tróficas o Ecofisiológicas, Dr= De Distribución Restringida, Ra= Raras y Ic= De Interés Cinegético. Para cada orden se indica en paréntesis el número de especies asignadas a las diferentes categorías de sensibilidad. N= número total de especies por familia.

Taxa	n	Categoría de Sensibilidad						Indicc/ 600
		Si	Ad	Re	Dr	Ra	Ic	
DIDELPHIMORPHIA		(5)	(2)	-	-	(3)	(2)	
Didelphidae	9	55.6	22.2	---	---	33.3	22.2	133.3
XENARTHRA		(6)	(3)	(2)	(2)	(5)	(7)	
Bradyrodidae	1	100	100	---	100	---	100	400
Megalonychidae	1	100	100	---	---	100	100	400
Dasypodidae	4	75	---	50	25	50	100	300
Myrmecophagidae	3	33.3	33.3	---	---	66.6	33.3	166.5
CHIROPTERA		(62)	(43)	(8)	(15)	(35)	-	
Emballonuridae	9	83.9	77.8	---	11.1	33.3	---	211.1
Noctilionidae	2	---	---	---	---	100	---	100
Mormoopidae	1	100	---	---	---	---	---	100
Phyllostomidae	50	82	48	16	20	46	---	212
Thyropteridae	1	100	100	---	---	100	---	300
Vespertilionidae	6	83.3	83.3	---	16.7	16.7	---	200
Molossidae	9	66.7	66.7	---	33.3	55.6	---	222.3
PRIMATES		(3)	(3)	-	(1)	(1)	(3)	
Cebidae	3	100	100	---	33.3	33.3	100	366.6
CARNIVORA		(10)	(4)	(1)	-	(10)	(11)	
Canidae	2	50	---	---	---	100	---	150
Felidae	6	83.3	16.7	16.7	---	33.3	100	250
Mustelidae	4	50	25	---	---	75	50	200
Procyonidae	4	50	50	---	---	75	75	250
PERISSODACTYLA		(1)	-	-	-	-	(1)	
Tapiridae	1	100	---	---	---	---	100	200
ARTIODACTYLA		(4)	-	(4)	-	(2)	(4)	
Tayassuidae	2	100	---	100	---	50	100	350
Cervidae	2	100	---	100	---	50	100	350

Cont....

Tabla 3. Cont.

Taxa	n	Categoría de Sensibilidad						Indice/ 600
		Si	Ad	Re	Dr	Ra	Ic	
RODENTIA		(16)	(6)	(6)	(8)	(11)	(7)	
Sciuridae	1	100	100	---	100	100	---	400
Muridae	9	77.8	22.2	11.1	44.4	55.6	---	211.1
Erethizontidae	2	100	100	---	50	100	50	400
Hydrochaeridae	1	---	---	---	---	---	100	100
Dasyproctidae	1	100	---	100	---	---	100	300
Agoutidae	1	100	---	100	---	---	100	300
Echimyidae	4	100	25	75	50	75	75	400
LAGOMORPHA		(1)	-	-	-	-	(1)	
Leporidae	1	100	---	---	---	---	100	200
No. total de especies	140	108	61	21	26	67	36	
Porcentaje		77.1	43.6	15.0	18.6	47.9	25.7	

Rodentia, Xenarthra y Didelphimorphia, además de Primates en el caso de aquellos elementos comunitarios asociados con el dosel.

Finalmente estarían los mamíferos de interés cinegético o de distribuciones geográficas restringidas, así como aquellas especies del sotobosque con restricciones tróficas y ecofisiológicas. Dentro de este grupo se observan proporciones estadísticamente similares ($q=4.03$, $gl=6$, $\alpha<0.05$), con los menores valores de importancia para las dos últimas categorías: 18.6% ($n=26$) y 15% ($n=21$), respectivamente. Chiroptera, Rodentia y Xenarthra constituyen los órdenes dominantes, además de Artiodactyla en el caso de la categoría conformada por los mamíferos del sotobosque con restricciones ecológicas. Por otra parte, los tres últimos órdenes, en adición a Primates y Carnivora, constituyen los grupos taxonómicos con las mayores proporciones de especies de interés cinegético, las cuales representan el 25.7% ($n=36$) de la totalidad de los taxa evaluados.

Valores de sensibilidad potencial para los diferentes grupos taxonómicos

El carácter silvícola que presenta la mayoría de los mamíferos que habitan la región de Imataca (Tabla

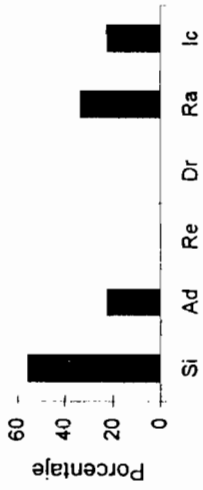
3) constituye la principal condicionante de las sensibilidades estimadas para los diferentes taxa que componen la mastofauna de esta localidad (Figura 4), influenciando los valores obtenidos para la totalidad de los órdenes, en proporciones que varían entre 55.5% y 100%. Adicionalmente, en esta categoría están incluidas la mayoría de las familias consideradas en el diagnóstico (Tabla 3), con la excepción de Noctilionidae e Hydrochaeridae; de ellas, 25 (89.3%) poseen más del 50% de sus componentes en estrecha asociación con ambientes boscosos. Por otra parte, dentro de esta fracción comunitaria están representados aquellos mamíferos cuyos estratos preferenciales de movilidad se ubican en los niveles superiores del bosque. Estos últimos condicionan las sensibilidades estimadas para seis de los nueve órdenes evaluados (Figura 4), con los máximos valores en el caso de Primates y Chiroptera (100% y 55%, respectivamente), en adición a un grupo de familias integrado por Bradypodidae, Megalonychidae, Emballonuridae, Thyropteridae, Vespertilionidae, Molossididae, Cebidae, Sciuridae y Erethizontidae (Tabla 3).

La siguiente categoría de mayor importancia agrupa a los mamíferos de interés cinegético, ausentes únicamente en el orden Chiroptera. La misma muestra sus mayores proporciones (>68.8%) en el caso de Primates, Perissodactyla, Artiodactyla, Lagomorpha, Xenarthra y Carnivora (Figura 4), así como en las familias Bradypodidae, Megalonychidae, Dasypodidae, Cebidae, Felidae, Tapiridae, Tayassuidae, Cervidae, Hydrochaeridae, Dasypodidae, Agoutidae y Leporidae (Tabla 3). Posteriormente se ubican las especies cuyas abundancias relativas en los estratos muestreados permiten considerarlas como raras, las cuales determinan las sensibilidades estimadas para siete órdenes (Figura 4), con valores que oscilan entre 33.3%, en el caso de Didelphimorphia, y 62.5%, en el orden Carnivora; las familias con los mayores porcentajes de mamíferos dentro de esta categoría incluyen a Megalonychidae, Noctilionidae, Thyropteridae, Canidae, Sciuridae y Erethizontidae (Tabla 3).

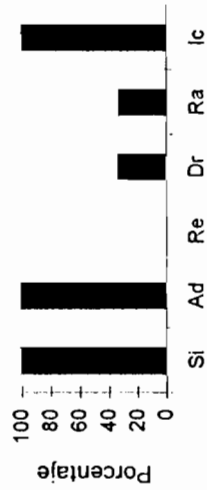
Tanto las especies del sotobosque con restricciones ecológicas, como aquellas que presentan distribuciones geográficas restringidas, conforman las categorías que influyen en menor grado los valores de sensibilidad potencial (Figura 4). La primera de ellas está presente en cinco órdenes, con las mayores proporciones en el caso de Artiodactyla y Rodentia (31.6% y 100%, respectivamente), en adición a las familias Tayassuidae, Cervidae, Dasypodidae, Agoutidae y Echimyidae (75%-100%). La segunda sólo condiciona las sensibilidades estimadas para cuatro órdenes: Primates, Xenarthra, Chiroptera y Rodentia (Figura 4), de los cuales el último muestra la fracción mayoritaria (42.1%). Las familias con las máximas abundancias de especies con distribuciones restringidas (44.4%-100%) corresponden a Bradypodidae, Sciuridae, Muridae, Erethizontidae y Echimyidae (Tabla 3).

Al considerar la contribución global de las diferentes categorías en cada uno de los grupos taxonómicos evaluados (Figura 4), se desprende que los órdenes Primates y Artiodactyla conforman la fracción comunitaria que muestra las mayores sensibilidades, seguidos en importancia por Rodentia,

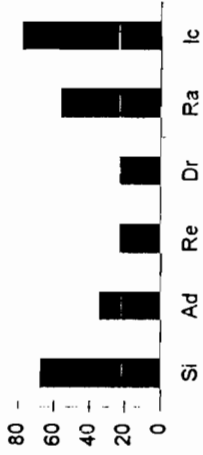
133,2/600 (n=9)



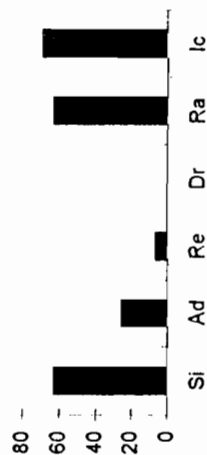
Primates
366,6/600 (n=3)



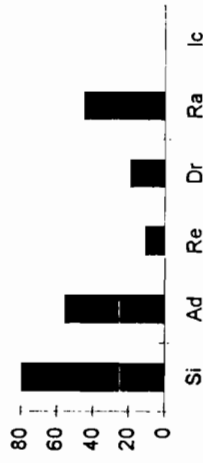
277,5/600 (n=9)



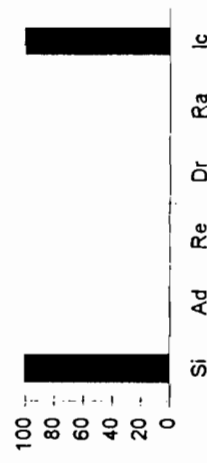
Carnívora
225,1/600 (n=16)



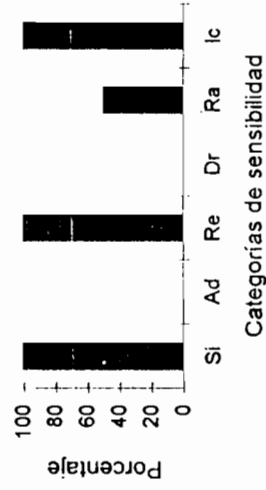
209/600 (n=78)



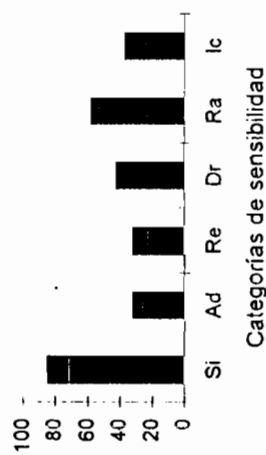
Perissodactyla
200/600 (n=1)



Artiodactyla
350/600 (n=4)



Rodentia
284,2/600 (n=19)



Lagomorpha
200/600 (n=1)

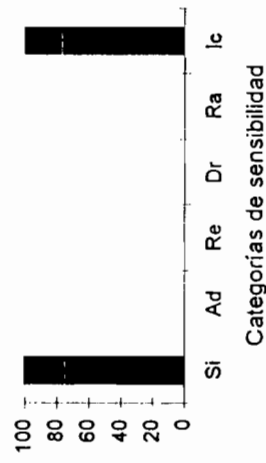


Figura 4. Contribución de las diferentes categorías al valor total de sensibilidad estimado para cada uno de los órdenes de mamíferos presentes en bosques de tierras bajas de la Región de Imataca (Capítulo 1). Si= silvícolas, Ra= raros, Ad= Asociados con el dosel, Ic= de interés cinegético, Dr= de distribución restringida y Re= especies del sotobosque con restricciones tróficas y ecofisiológicas.

Xenarthra, Carnivora y Chiroptera; todos ellos mostrando cifras que superan el 34% del valor máximo esperado para este índice (600/600). El grupo menos sensible está representado por el orden Didelphimorphia.

Adicionalmente, de las 25 familias incluidas en el diagnóstico, 12 (48%) muestran un índice de sensibilidad superior al 41.8% del valor máximo esperado (Tablas 3 y 4): Bradypodidae, Megalonychidae, Dasypodidae, Thyropteridae, Cebidae, Felidae, Procyonidae, Tayassuidae, Cervidae, Sciuridae, Erethizontidae, Dasyproctidae, Agoutidae y Echimyidae, dentro de las cuales se agrupa el 17% de las

Tabla 4. Distribución de las sensibilidades potenciales estimadas para las familias de mamíferos que habitan los bosques de tierras bajas de la Región de Imataca, indicando su ubicación con respecto a los diferentes rangos de variación.

Índice/ 600	Familias	n	%	No. de especies
100-150	Didelphidae, Noctilionidae, Mormoopidae, Canidae, Hydrochaeridae	5	17.9	15
151-200	Myrmecophagidae, Vespertilionidae Mustelidae, Tapiridae, Leporidae	5	17.9	14
201-250	Emballonuridae, Phyllostomidae, Molossidae Felidae, Procyonidae, Muridae	6	21.4	87
251-300	Dasypodidae, Thyropteridae, Dasyproctidae, Agoutidae	4	14.3	8
301-350	Tayassuidae, Cervidae	2	7.1	4
351-400	Bradypodidae, Megalonychidae, Cebidae Sciuridae, Erethizontidae, Echimyidae	6	21.4	12
Total		28	100	140

especies registradas en esta localidad (24/140). Dichos valores están influenciados en mayor grado por: i) el carácter silvícola que presenta la mayoría de los mamíferos registrados en Imataca, ii) las estrechas dependencias de algunos taxa por los recursos asociados con el dosel, iii) los bajos niveles poblacionales encontrados para un número importante de especies, y iv) la utilidad de algunos grupos como fuentes proteicas para los pobladores locales.

Estos cuatro factores aportan en conjunto la mayor contribución al índice de sensibilidad estimado para las diferentes familias, estableciendo una relación lineal (Figura 5) cuyo intervalo de confianza incluye a la recta que considera la sumatoria de los valores obtenidos para el total de categorías en cada taxon (regresión estimada según Sokal y Rohlf, 1969). Las familias menos sensibles estarían representadas por Didelphidae, Noctilionidae, Mormoopidae, Canidae, Hydrochaeridae, Myrmecophagidae, Vespertilionidae, Mustelidae, Tapiridae y Leporidae (Tabla 4), las cuales muestran valores de sensibilidad inferiores al 33.3% del máximo esperado e incluyen al 20.7% de las especies consideradas en el diagnóstico.

Discusión

Efectos de la pérdida y degradación de bosques sobre la mastofauna de Imataca

Varios autores han discutido los efectos ecológicos de las deforestaciones registradas para un amplio sector boscoso de la región neotropical, incluyendo los impactos generados por la perturbación de la condición prístina de estos ecosistemas sobre algunas comunidades animales (Fragoso, 1991; Frumhoff, 1995; Johns, 1986, 1988 y 1992a; Ochoa et al., 1988 y 1993a; Rodríguez, 1992). En lo que respecta a la Guayana Venezolana, la pérdida y degradación de bosques primarios constituyen el resultado de una serie de factores de origen antrópico, entre los cuales resaltan la creciente expansión de las fronteras agropecuarias, la explotación de recursos mineros (principalmente oro y diamante) y el comercio de maderas provenientes de bosques latifoliados (Bisbal, 1988). Esta última actividad ha sido prevista para ser desarrollada en un área que abarca cerca del 27% de la superficie de esta región (MARNR, 1992a), con una tasa anual de afectación que para 1995 superaba las 40.000 ha.

Entre los principales efectos derivados de los sistemas de manejo forestal utilizados en Venezuela, se pueden señalar los siguientes (Capítulo 3):

- La deforestación de algunas áreas para la construcción de infraestructuras (e. g. vialidad, patios y picas de acarreo, campamentos y plantaciones en fajas), donde la vegetación predominante está constituida por elementos herbáceos y arbustivos;
- la fragmentación de masas boscosas;

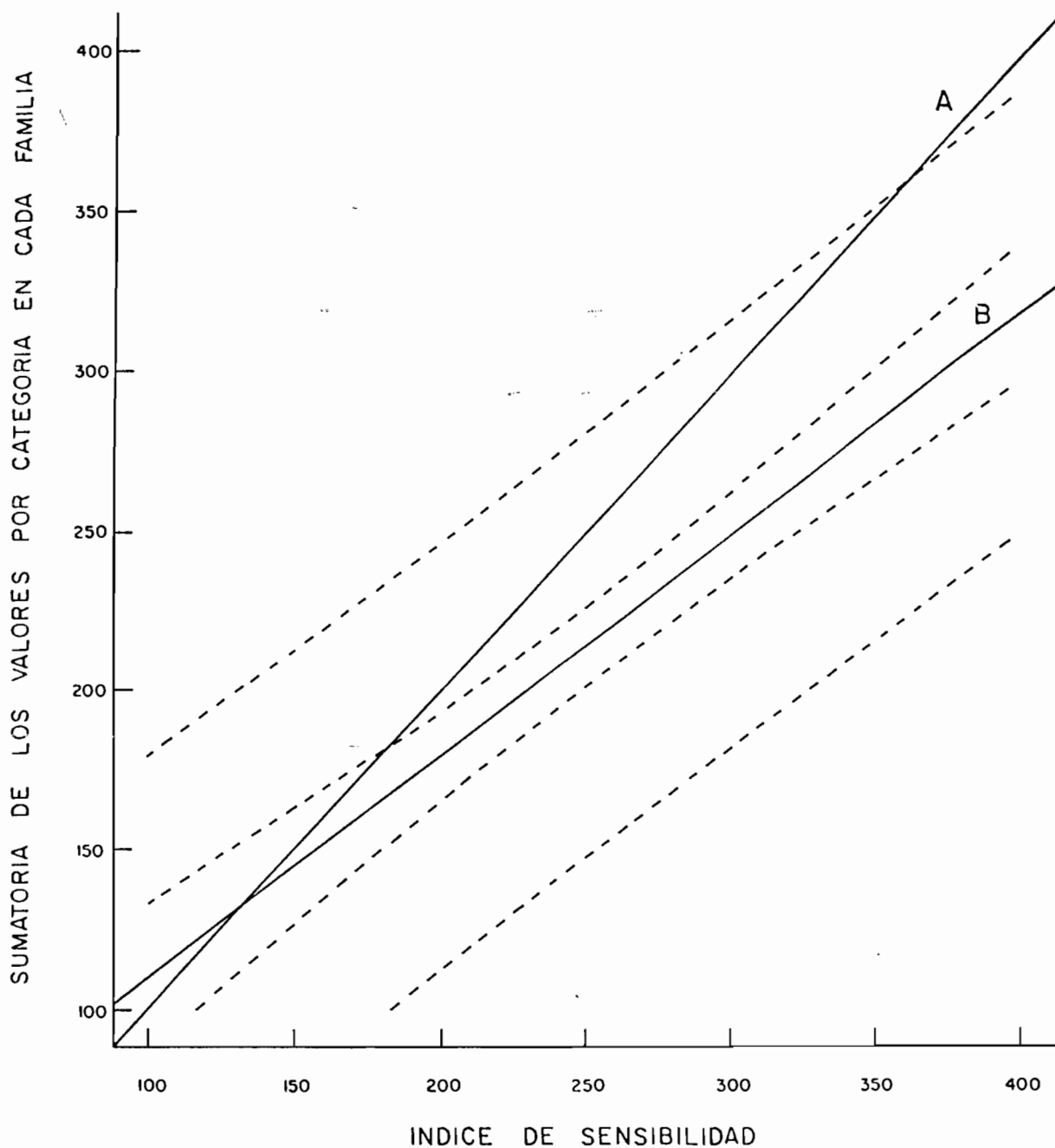


Figura 5. Relación entre la sumatoria de los valores obtenidos por categoría de sensibilidad y el índice total estimado para cada una de las familias consideradas en este diagnóstico (Tabla 3). A= Recta que contempla la sumatoria del total de categorías; B= Recta constituida por los valores correspondientes a las categorías Silvícolas, Arborícolas del Dosel, Raras e de Interés Cinegético (las líneas discontinuas indican el intervalo de confianza).

- la interrupción de la continuidad del dosel, aún en aquellas áreas explotadas selectivamente, como consecuencia de la eliminación de los estratos medios y altos del bosque; y
- la alteración de la estructura y composición de aquellos hábitats típicos de bosques primarios, como resultado de una mayor cobertura y diversidad de plantas heliófilas al incrementar la penetración de luz a nivel del sotobosque.

Es de esperar que la acción combinada de estos procesos, traducida en una reducción de la superficie continua de bosques y la degradación de aquellos hábitats típicos de ambientes primarios, genere una serie de respuestas por parte de la fauna local, la mayoría de las cuales influyen los valores de sensibilidad estimados para la mastofauna de Imataca. Dichas respuestas están condicionadas por un conjunto de alteraciones de carácter ecológico que incluyen:

- una menor oferta de recursos alimentarios (Frumhoff, 1995; Johns, 1988 y 1992a), fundamentalmente los aportados por las especies de interés maderable (e. g. Inga spp., Catostema commune, Protium sagatanum y Carapa guianensis) o cuyas densidades poblacionales disminuyen por el efecto de la tumba y el acarreo de árboles, así como la apertura de algunos claros de gran extensión (Charles-Dominique, 1986). Entre estos recursos resaltan los producidos por plantas constituyentes de la dieta de aquellos mamíferos con un mayor grado de especialización trófica, algunos de ellos con patrones fenológicos que permiten considerarlas como claves durante los períodos anuales de menor productividad (Eisenberg, 1983; Frumhoff, 1995, Johns, 1992a; Levey et al., 1994; Smythe, 1986; Terborgh, 1992a).
- una reducción drástica en la disponibilidad de refugios potenciales para un número importante de especies, sobre todo aquellas mayormente asociadas con los niveles medios y altos de la vegetación.
- la interrupción o eliminación de los estratos de movilidad utilizados por mamíferos arborícolas o semiarborícolas (Johns, 1986 y 1988).
- la aparición de barreras ecofisiológicas para algunas especies altamente sensibles a la modificación de los patrones microclimáticos del sotobosque (Denslow y Hatshorn, 1994), principalmente en las zonas de contacto entre las áreas deforestadas y la vegetación boscosa remanente. Dichas modificaciones estarían determinadas por un incremento en las oscilaciones diarias de temperatura y una disminución de las humedades relativas, como consecuencia de una mayor penetración de luz al ser eliminada la cobertura arbórea.
- la alteración de los patrones fenológicos de algunas plantas utilizadas por frugívoros y nectarívoros (Johns, 1988 y 1992a), con predominio de las fases de crecimiento vegetativo y, por ende, con un mayor aporte de recursos para especies folívoras (e. g. Bradypus tridactylus, Choloepus didactylus y Alouatta seniculus).

Mamíferos con mayores sensibilidades a la pérdida y degradación de hábitats boscosos

El potencial de supervivencia de la mayoría de los mamíferos presentes en Imataca estará determinado, en primera instancia, por la existencia de masas boscosas continuas (fundamentalmente a nivel de los estratos superiores) y en extensiones que favorezcan el mantenimiento de poblaciones estables. Ambos factores condicionan las sensibilidades estimadas para una fracción muy importante de los taxa evaluados (Tabla 3), entre los cuales resaltan aquellos considerados como silvícolas estrictos o cuyas estrategias ecológicas los asocian con los estratos medios y altos del bosque. Dentro de este grupo se ubican las familias con los máximos valores de sensibilidad (351-400/600; Tabla 4), integradas principalmente por especies arborícolas de hábitos folívoros, frugívoros y/o granívoros: e. g. Bradypus tridactylus, Choloepus didactylus, Cebus olivaceus, Alouatta seniculus, Pithecia pithecia, Sciurus aestuans, Coendou prehensilis, Sphigurus melanurus y Echymys didelphoides.

Sin embargo, es necesario tomar en cuenta que aún garantizando la permanencia de masas boscosas en grandes extensiones, su transformación en ambientes secundarios como resultado del aprovechamiento de maderas, no sólo afectará a los mamíferos dependientes de los elementos vegetales disponibles en el dosel, sino que además incrementará las probabilidades de extinción local de algunas especies terrestres, sobre todo en aquellos casos cuando la extracción de árboles se traduce en un menor aporte de recursos alimentarios hacia el sotobosque (Smythe, 1986) y una modificación de los patrones microclimáticos (Denslow y Hartshorn, 1994; Fetcher et al., 1985). Entre estas especies resaltan: i) algunos frugívoros y granívoros: e. g. Tapirus terrestris, Tayassu pecari, Pecari tajacu, Mazama americana, M. goazoupira, Dasyprocta agouti, Agouti paca y Proechimys spp; ii) depredadores cuyas presas preferenciales estarían asociadas con ambientes boscosos poco perturbados: e.g. Micronycteris daviesi, Tonatia silvicola, T. saurophila, Phyllostomus clonagatus, Chrotopterus auritus, Vampyrum spectrum, Panthera onca y Leopardus tigrinus; y iii) aquellos elementos comunitarios con una baja adaptabilidad a las condiciones ambientales predominantes en bosques secundarios altamente degradados (e. g. Priodontes maximus y Dasyus kappleri). De estos mamíferos, una fracción importante integra a un grupo de familias cuyas sensibilidades potenciales superan el 41.8% del valor máximo estimado (>251/600): Dasyproctidae, Tayassuidae, Cervidae, Dasyproctidae y Agoutidae (Tabla 4).

Por otra parte y en contraposición a esta última observación, una proporción elevada de las especies que conforman los grupos taxonómicos con las menores sensibilidades potenciales (Tablas 3 y 4) corresponde a herbívoros y omnívoros terrestres o semiarborícolas (e. g. Didelphis spp., Philander opossum, Dusicyon thous, Hidrochaeris hidrochaeris, Eira barbara, Tapirus terrestris y Sylvilagus brasiliensis), en adición a insectívoros, frugívoros y nectarívoros de hábitos voladores (e. g. Noctilio albiventris, Pteronotus parnelli, Sturnira lilium, Artibeus spp., Uroderma spp, Glossophaga soricina y Eptesicus andinus). Dichas estrategias estarían asociadas con una mayor plasticidad ecológica, pudiendo

utilizar el espectro de recursos alimentarios predominante en aquellos sectores donde se reduce el componente arbóreo (e. g. plantas saprófitas y algunos insectos) e incrementa la abundancia de especies pioneras (e. g. Solanum spp., Cecropia spp. y gramíneas). Así mismo, la habilidad para el vuelo que caracteriza a frugívoros y nectarívoros del orden Chiroptera, aumentaría las probabilidades de acceso a las fuentes de recursos complementarios ubicadas en áreas no perturbadas relativamente distantes (Estrada et al., 1993; Johns, 1988 y 1992a).

Además de estos aspectos, es necesario resaltar el aporte adicional a los valores de sensibilidad determinado por los bajos niveles poblacionales de aquellos mamíferos considerados como raros. Entre los factores condicionantes de esta característica se pueden señalar un conjunto de parámetros vinculados con la filogenia e historia natural de cada taxon (Emmons, 1984; Janson y Emmons, 1990; Kinnaird y Eisenberg, 1989; Mares y Ernest, 1995; Robinson y Redford, 1986b y 1989; Terborgh y Winter, 1980), así como la baja calidad nutricional que poseen los suelos arenosos y ácidos existentes en un amplio sector de la Guayana (Dezzeb, 1994; Emmons, 1984; Uhl et al., 1981). Esta última particularidad condiciona una menor productividad primaria en relación a otras áreas del país, en las cuales el sustrato edáfico garantiza una mayor disponibilidad de nutrientes (e. g. piedemonte andino y los valles intermontanos de la Región Norte).

Para citar un ejemplo de estas diferencias, algunos consumidores primarios como Artibeus jamaicensis y Proechimys spp., caracterizados por presentar altas densidades relativas en la mayoría de los bosques de tierras bajas existentes dentro de su rango de distribución (Emmons, 1984; Handley, 1976, Janson y Emmons, 1990; Ochoa et al., 1988 y 1995), muestran en Imataca niveles poblacionales significativamente menores ($X^2= 15.84$ y 9.16 , respectivamente; $p<0.005$) a los registrados en regiones como los llanos occidentales de Venezuela (Tabla 5). Esto se traduce en un menor potencial demográfico para estas especies en ecosistemas boscosos de la Guayana, con una mayor susceptibilidad de sus poblaciones ante los impactos ecológicos generados por la fragmentación de bosques o la degradación de su condición primaria. De esta manera, aunque muchos de los mamíferos conocidos para la región de Imataca han sido registrados en bosques secundarios, sus densidades relativas podrían ser inferiores a los valores requeridos para mantener una población mínima viable (Franklin, 1980; Soule, 1980), más aún en aquellas áreas ecológicamente aisladas (Bennett, 1987; Friend, 1987). Esta particularidad, además de constituir un factor que incrementa el potencial de consanguinidad, se traduce en una disminución en la variabilidad genética requerida para asegurar un nivel óptimo de adaptabilidad ante presiones selectivas adversas (Franklin, 1980; Soule, 1980; Wilcox, 1980).

Los planteamientos anteriores adquieren mayor relevancia al tomar en cuenta que muchas de las especies consideradas como raras o cuyas preferencias ecológicas las asocian con hábitats boscosos primarios, poseen distribuciones geográficas en Venezuela restringidas a la Región Guayana (e. g.

Tabla 5. Exitos de captura para el murciélago Artibeus jamaicensis (individuos/hr-malla) y el roedor Proechimys spp. (individuos/trampas-noche), en bosques de tierras bajas de la Región Guayana (Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca, Estado Bolívar) y los Llanos Occidentales de Venezuela (Reserva Forestal de Ticoporo, Estado Barinas). Datos según Ochoa et al. (1988) y los resultados del Capítulo 4.

Taxa	Localidad	
	Imataca	Ticoporo
<u>A. jamaicensis</u>	0.019	0.209
<u>Proechimys</u> spp.	0.004*	0.103**

*Incluye a P. cuvieri, P. cayennensis y un taxon no identificado (Ochoa, 1995).

** Corresponde a un taxon no descrito, de acuerdo a los criterios de Reig et al. (1980).

Bradypus tridactylus, Dasyopus kappleri, Pithecia pithecia y Lionycteris spurelli) y algunas de ellas han sido registradas unicamente en localidades pertenecientes a la Reserva Forestal de Imataca (e. g. Molossops neglectus, Cynomops abraxas y Oecomys rex). Esta condición, aunque no influencia en alto grado las sensibilidades estimadas para muchos de los componentes comunitarios evaluados, impone la necesidad de considerar a estos mamíferos como elementos prioritarios dentro de cualquier estrategia orientada a la preservación del patrimonio biológico nacional.

Importancia local de la caza de subsistencia y el comercio de especies animales

Las actividades de carácter cinegético desarrolladas en Imataca se encuentran mayormente asociadas con el establecimiento de campamentos madereros y mineros, donde es frecuente la presencia de cazadores dedicados a la obtención de carne como sustento alimentario. Esta modalidad de caza, realizada principalmente por criollos, está mayormente dirigida a especies terrestres de portes medianos a grandes, entre las cuales predominan Dasyopus spp., Tapirus terrestris, Tayassu pecari, Mazama spp., Dasyprocta agouti, Agouti paca, Hydrochaeris hydrochaeris y Sylvilagus brasiliensis (Bisbal, 1994a; Ochoa, obs. per.). Estos mamíferos experimentan una disminución en sus niveles poblacionales como resultado de una constante presión extractiva (fundamentalmente dentro de aquellas áreas donde se hace permanente la presencia de campamentos), en combinación con las bajas densidades relativas que caracterizan a la mayoría de los mamíferos silvícolas de portes medianos a grandes (Eisenberg, 1980; Glanz, 1990;

Robinson y Redford, 1986b y 1989), además de su menor potencial demográfico (Robinson y Redford, 1986a).

Es importante resaltar que las actividades de caza desarrolladas por criollos frecuentemente adquieren un carácter estrictamente comercial, debido a que sus productos son vendidos con diferentes fines a nivel de los principales centros poblados. En tal sentido, dentro del área de estudio se han podido detectar actividades que incluyen la venta de: i) carne de Agouti paca, Tapirus terrestris, Tayassu pecari y Mazama americana; ii) pieles de Panthera onca y Leopardus pardalis; iii) individuos juveniles de Cebus nigrivittatus, Mazama americana y Dasyprocta agouti, utilizados como mascotas; y iv) colmillos de Panthera onca, adquiridos con fines mágico-religiosos.

A diferencia de lo planteado para el poblador criollo, en Imataca se encuentran asentados diversos grupos indígenas que dependen de la cacería de subsistencia, así como del intercambio de carne por otros productos. En este caso las actividades extractivas se fundamentan en un patrón más diversificado (Bisbal, 1994a; Redford y Robinson, 1987), dentro del cual se incluyen también pequeños roedores y marsupiales (e. g. Proechimys spp. y Didelphis marsupialis) y una proporción más elevada de especies arborícolas de hábitos diurnos (e. g. Bradypus tridactylus, Tamandua tetractyla, Alouatta seniculus, Cebus olivaceus). Por esta razón, se estima que la mayor diversificación que caracteriza a esta modalidad de caza, resulta en una repartición más amplia de los posibles impactos negativos que pueda generar sobre la mastofauna local, disminuyendo la presión sobre aquellos grupos taxonómicos cuyas máximas sensibilidades están condicionadas por este factor.

Prioridades para la conservación de la mastofauna de Imataca

De acuerdo a los resultados aquí presentados, el diseño de cualquier estrategia orientada a la conservación de la mastofauna que tipifica a los ecosistemas boscosos de la Reserva Forestal de Imataca, debería hacer énfasis en la aplicación de medidas que garanticen la preservación de aquellas especies pertenecientes a los órdenes Primates, Artiodactyla, Xenarthra, Rodentia y Carnívora (Figura 4). Dentro de estos grupos, las familias con máximas prioridades (Tabla 4) están integradas por especialistas dependientes de los recursos mayormente afectados por la eliminación del estrato arbóreo, en combinación con un bajo potencial demográfico y/o una alta susceptibilidad ante presiones extractivas de carácter cinegético (e. g. Bradypus tridactylus, Choloepus didactylus, Priodontes maximus, Mazama americana, Sphingurus melanurus, Agouti paca y Echimyus didelphoides). En contraposición a esto, los grupos con menores prioridades proteccionistas corresponderían a los órdenes Didelphimorphia, Lagomorpha, Perissodactyla y Chiroptera, los cuales incluyen una proporción importante de especies cuyas estrategias ecológicas determinan una mayor adaptabilidad a las condiciones predominantes en ambientes secundarios.

Varias alternativas han sido planteadas para la protección de la biota asociada con los ecosistemas boscosos de la Reserva Forestal de Imataca. Entre ellas resalta la creación de reservas biológicas constituidas por corredores de bosques primarios, en combinación con las áreas destinadas a la extracción de árboles maderables (Capítulo 5). Sin embargo, la instrumentación de estas iniciativas se ha visto limitada por la ausencia de una política que incentive la participación de los empresarios madereros en su planificación y diseño, paralelamente a la ejecución de programas de investigación y monitoreo que permitan adecuar los sistemas de manejo forestal a las realidades ambientales y socioeconómicas de cada región.

Adicionalmente, conviene destacar la urgente necesidad de establecer medidas orientadas a regular los impactos generados por las actividades de caza, la mayoría de ellas de carácter ilegal. Para ello, además del diseño de programas educativos dirigidos a los pobladores locales y al personal obrero de las empresas madereras, en los cuales se debe resaltar el valor ecológico de las diferentes especies animales sujetas a este tipo de extracción, resulta prioritario la definición de una estrategia que promueva la búsqueda de incentivos económicos para esta fracción de la población, conjuntamente con un programa de vigilancia que reduzca los efectos negativos de la cacería de subsistencia o comercial.

El éxito de estos planteamientos no sólo dependerá de un flujo presupuestario adecuado y de la participación coordinada de todos los sectores involucrados (incluyendo la industria, gobierno y entes de investigación), sino que además deberá fundamentarse en la constitución de equipos multidisciplinares con la capacidad técnica requerida para enfrentar el reto que significa la preservación de la diversidad biológica en regiones como la Guayana Venezolana, caracterizadas, entre otras cosas, por su amplia cobertura boscosa y el constante incremento en los niveles de afectación de sus recursos naturales.

Capítulo 3

EFFECTOS DEL APROVECHAMIENTO DE MADERAS SOBRE LA COMPOSICION Y ESTRUCTURA DE LOS BOSQUES EVALUADOS

Resumen

Se evaluaron los efectos del aprovechamiento de maderas sobre la estructura y composición de los bosques presentes en la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca. El diagnóstico abarcó tres de las principales actividades implícitas en esta modalidad de producción: la extracción selectiva y el establecimiento de fajas silviculturales. Los impactos generados por la caída inducida de árboles y la apertura de grandes claros asociados con estas actividades, producen una matriz fisionómica altamente heterogénea, la cual es consecuencia de: 1) la deforestación de algunas áreas para la construcción de infraestructuras destinadas al transporte, acopio y venta de la madera; 2) la fragmentación de masas boscosas primarias exentas de los procesos extractivos; 3) la interrupción del estrato arbóreo en los sectores intervenidos; y 4) la sustitución de la vegetación boscosa por comunidades cuyos elementos dominantes incluyen hierbas y arbustos heliófilos. Internamente, los bosques explotados estuvieron tipificados por: 1) menor cobertura del dosel; 2) modificación de los patrones microclimáticos al aumentar la incidencia de luz en los estratos inferiores y eliminarse el efecto regulador que ejerce el techo arbóreo; 3) incremento en la densidad de la vegetación a nivel del sotobosque; 4) mayor abundancia de troncos caídos y árboles truncados; 5) disminución en las abundancias de lianas durante las primeras fases de sucesión; y 6) reducción de la densidad de árboles pertenecientes a todas las categorías diamétricas, en magnitudes proporcionales a sus abundancias relativas. En adición a esto, los efectos derivados de la silvicultura en fajas incluyeron la extracción de 1186,5 árboles/ha, con una riqueza taxonómica cercana a las 97 especies. Las tendencias registradas indican que los métodos extractivos utilizados en el áreas de estudio, lejos de presentar un carácter selectivo, inciden negativamente sobre el estrato arbóreo, reduciendo su potencial de regeneración y su valor ecológico como fuente de recursos para la fauna local. Por otra parte, los niveles de afectación implícitos en estos procesos constituyen impedimentos para el logro de esquemas de aprovechamiento acordes con los principios y criterios que sustentan el manejo sostenido de bosques tropicales. Se discuten algunas implicaciones de estos aspectos, con recomendaciones orientadas a la conservación de la diversidad biológica en área boscosas de la Guayana Venezolana destinadas a la producción de maderas.

Introducción

Las directrices establecidas a nivel internacional para el aprovechamiento de maderas en bosques tropicales, contemplan entre sus prioridades la búsqueda de alternativas para la conservación de estos ecosistemas, teniendo como premisa el diseño de esquemas de manejo fundamentados en los principios de la sustentabilidad (Blockhus et al., 1992; Johns, 1992a; ITTO, 1991). En la mayoría de los países tropicales, la degradación y pérdida de bosques primarios constituyen dos de las principales amenazas a la diversidad biológica (Whitmore y Sayer, 1992; WRI et al., 1996), cuyas causas están determinadas en parte por la constante expansión de las fronteras agrícolas y la explotación de maderas bajo esquemas que no se corresponden con las realidades ecológicas de cada región (Anderson, 1990; Castaño, 1993; Johnson y Cabarle, 1993). Como parte de esta última actividad, la extracción selectiva de árboles

representa una de las modalidades más utilizadas para el aprovechamiento de recursos forestales, la cual ha sido mayormente desarrollada en tierras bajas del Sudeste Asiático, Africa y el Neotrópico (Blockhus et al., 1992; FAO, 1995; Johnson y Cabarle, 1993; Mason, 1996).

Durante los inicios de la década de los 80, aproximadamente 4,4 millones ha de bosques primarios tropicales fueron utilizados anualmente para la extracción de maderas, estimándose que una cuarta parte de esta superficie fue degradada por actividades ilegales (Johnson y Cabarle, 1993). En este sentido, los datos más recientes indican que la mayoría de los países latinoamericanos han experimentado una reducción drástica en su cobertura boscosa, con tasas anuales de deforestación que varían entre 0,2% y 4,0% (Suárez de Freitas, 1992; Whitmore y Sayer, 1992). No obstante, estos valores podrían estar subestimados si se consideran aquellas áreas que, a pesar de estar fisionómicamente dominadas por elementos arbóreos, han sido intensamente modificadas como resultado de la extracción indiscriminada de recursos maderables y la consecuente extinción local de algunas plantas y animales propios de ambientes primarios (Hutchinson, 1987; Johnson y Cabarle, 1993).

En adición a estos aspectos, es necesario resaltar que las políticas implementadas en América Latina para la preservación de bosques, han hecho énfasis en la declaratoria de parques nacionales y otras figuras equivalentes, las cuales en muy pocas ocasiones superan el 10% de los territorios de cada país (Suárez de Freitas, 1992) y en la mayoría de los casos su diseño no garantiza la heterogeneidad ecológica necesaria para el mantenimiento de comunidades estables (Redford y Robinson, 1991a; Whitmore y Sayer, 1992). Estas razones imponen la necesidad de plantear alternativas para la preservación de aquellos ecosistemas boscosos escasamente representados en áreas bajo protección estricta, y cuyas características les confieren un alto valor biológico y conservacionista (Frumhoff, 1995; Skorupa y Kesenene, 1983; Voss y Emmons, 1996).

En Venezuela, cerca del 13% del Territorio Nacional ha sido destinado a la extracción selectiva de maderas en Reservas Forestales y Lotes Boscosos (MARNR, 1992a). De esta superficie, el 92% corresponde a la Región Guayana, donde se ha previsto una rápida expansión de la actividad maderera luego de haberse experimentado durante más de dos décadas con metodologías de manejo forestal cuyos resultados han sido muy poco exitosos en otras regiones como los Llanos Occidentales (Catalán, 1993; Veillon, 1977). Entre los factores que han influenciado esta problemática resalta la instrumentación de estrategias de manejo fundamentadas exclusivamente en intereses de carácter socioeconómico, dejando en un segundo plano el conocimiento de la dinámica ecológica de los bosques aprovechados, así como el diagnóstico de los impactos generados sobre los componentes bióticos más sensibles a la degradación de hábitats primarios (Hernández, et al., 1994; Johns, 1986, 1992a; Mason, 1996; Ochoa, 1988 y Capítulo 2).

Las escasas evidencias existentes en regiones tropicales indican que los métodos selectivos para la producción de maderas, aunque teóricamente estarían extrayendo sólo aquellos elementos arbóreos de mayor valor comercial, ejercen fuertes impactos sobre la vegetación remanente, entre otras cosas como una consecuencia de la tumba y el acarreo mecanizado de árboles, la construcción de infraestructuras, el establecimiento de plantaciones y la aplicación de algunas medidas silviculturales que inciden negativamente sobre el potencial de recuperación del bosque (Frumhoff, 1995; Johns, 1988; Johnson y Cabarle, 1993; Mason, 1996; Thiollay, 1992; Uhl y Vieira, 1989). El efecto combinado de estas actividades, además de generar cambios significativos en la estructura y dinámica de las comunidades típicas de ambientes primarios, se traduce en una modificación drástica de las condiciones microclimáticas y en una menor disponibilidad de recursos para las especies animales que dependen de los estratos arbóreos más afectados (Frumhoff, 1995; Johns, 1986 y 1992a).

Tomando en cuenta estos aspectos, en este capítulo se presentan los resultados de un diagnóstico de campo orientado a caracterizar los efectos del aprovechamiento selectivo de maderas sobre la composición y estructura de los bosques de tierras bajas que tipifican a la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca. Estos resultados, además de aportar información básica para el conocimiento de los impactos ecológicos que genera esta modalidad de producción, constituyen insumos complementarios para el diseño de alternativas que promuevan la conservación de la diversidad biológica en áreas boscosas destinadas a la extracción de árboles con fines maderables.

Metodología

La información aquí presentada se fundamenta en el análisis de los impactos generados por tres de las principales actividades contempladas en el plan de manejo forestal desarrollado en el área de estudio: la tumba selectiva y el acarreo de árboles, y la apertura de fajas silviculturales para el mejoramiento de la masa boscosa remanente (Rodríguez, 1987). Para ello se evaluaron los efectos de estas actividades sobre algunas variables relacionadas con la composición y estructura de aquellos hábitats predominantes en bosques primarios y en áreas sujetas al aprovechamiento de maderas.

Para el análisis estructural de la vegetación se delimitaron nueve parcelas rectangulares (60 x 400 m) de 2,4 ha (cinco en bosques primarios y cuatro en bosques aprovechados), que coincidieron con las cuadrículas de trampeo utilizadas para el inventario de los pequeños mamíferos no voladores presentes en esta localidad (Capítulo 4). Estas cuadrículas estuvieron conformadas por tres transectas paralelas con una separación de 20 m, cada una de ellas con 20 estaciones de muestreo separadas 20 m. En cada estación se ubicaron dos puntos que sirvieron como referencias para el levantamiento de información: uno a nivel del

suelo y otro en el estrato arbóreo inferior (0.8-2.8 m), los cuales correspondieron a los sitios utilizados para la colocación de trampas destinadas a la captura de mamíferos terrestres y semiarbóricolas.

Las variables consideradas a nivel de los estratos arbóreos incluyeron: 1) el elemento estructural donde se ubicó cada punto (e.g. liana o rama); 2) la cobertura y disposición vertical del dosel; y 3) la densidad del sotobosque medida con una lona cuadrículada de 1 m² (con 25 recuadros), colocada en un plano vertical ubicado alrededor del punto y con 1 m de separación (se cuantificó el número de recuadros cubiertos por algún elemento vegetal). A nivel de los estratos terrestres se cuantificaron los árboles en pie y los troncos caídos (incluyendo sus diámetros) presentes en un cuadrado de 10 x 10 m alrededor de cada punto de muestreo.

Adicionalmente, en cada cuadrícula se establecieron subparcelas de 2 x 50 m que fueron utilizadas para caracterizar los perfiles estructurales predominantes en los sectores boscosos evaluados. Con este método se consideraron los elementos arbóreos ≥ 2 cm DAP, así como una superficie de muestreo que totalizó 1.400 m² en bosques primarios y 1.200 m² en bosques aprovechados. La información registrada para cada individuo incluyó el nombre común, el DAP, la altura aproximada y el ancho estimado de la copa.

Para el diagnóstico de los impactos de la tumba selectiva de árboles sobre la masa boscosa circundante, se seleccionaron 58 individuos pertenecientes a bosques primarios, los cuales fueron cortados durante las actividades de aprovechamiento rutinarias desarrolladas por la empresa concesionaria. Para ello se tomaron en cuenta únicamente aquellos árboles ubicados en sectores no afectados por la apertura natural de claros o la tumba previa de algún elemento arbóreo vecino, evitando de esta manera la posible sobreposición de los efectos causados por estos procesos. Los datos obtenidos fueron: 1) identificación y altura aproximada de cada individuo; 2) DAP; 3) superficie afectada; y 4) número y diámetro de los árboles vecinos derribados o deteriorados.

En lo que respecta a la caracterización de los impactos de la silvicultura en fajas, la misma se fundamentó en el inventario de los elementos arbóreos extraídos en cuatro franjas de 4 x 1000 m, las cuales fueron abiertas manualmente y con motosierras. Esto totalizó una superficie de 1,6 ha, donde se registraron aquellos individuos con un DAP ≥ 10 cm. La información recabada incluyó la identificación y el diámetro de cada árbol cortado.

Resultados

Cambios en la matriz y estructura de los bosques primarios

Los sistemas de manejo forestal desarrollados en el área de estudio generan una serie de alteraciones en la distribución y continuidad de las masas boscosas, las cuales son el resultado de la acción combinada de un conjunto de actividades implícitas en los procesos extractivos de maderas y su posterior mercadeo. En

este sentido, en la Figura 3 (capítulo introductorio) se esquematizan, de manera comparativa, las unidades fisionómicas predominantes en los bosques primarios evaluados (donde la continuidad de la vegetación es interrumpida únicamente por la presencia de cursos de agua relativamente amplios y la apertura de claros por la caída natural de árboles) con respecto a los sectores donde el aprovechamiento de especies maderables produjo una transformación drástica en la matriz de paisaje, como una consecuencia de: 1) la deforestación de algunas áreas para la construcción de infraestructuras destinadas al acopio, transporte y venta de la madera (c.g. vías de acceso primarias y secundarias, picas y patios de acarreo, y campamentos); 2) la fragmentación de masas boscosas; y 3) la interrupción de los estratos arbóreos por la tumba de árboles (algunos dispuestos en grandes manchas) y el establecimiento de fajas silviculturales.

Internamente, los bosques aprovechados selectivamente poseen una estructura tipificada por el incremento en la cobertura vegetal de los estratos inferiores (<3 m), donde el 79% de los sectores evaluados presentó niveles de obstrucción visual superiores al 60% del área muestral (Figura 6). En

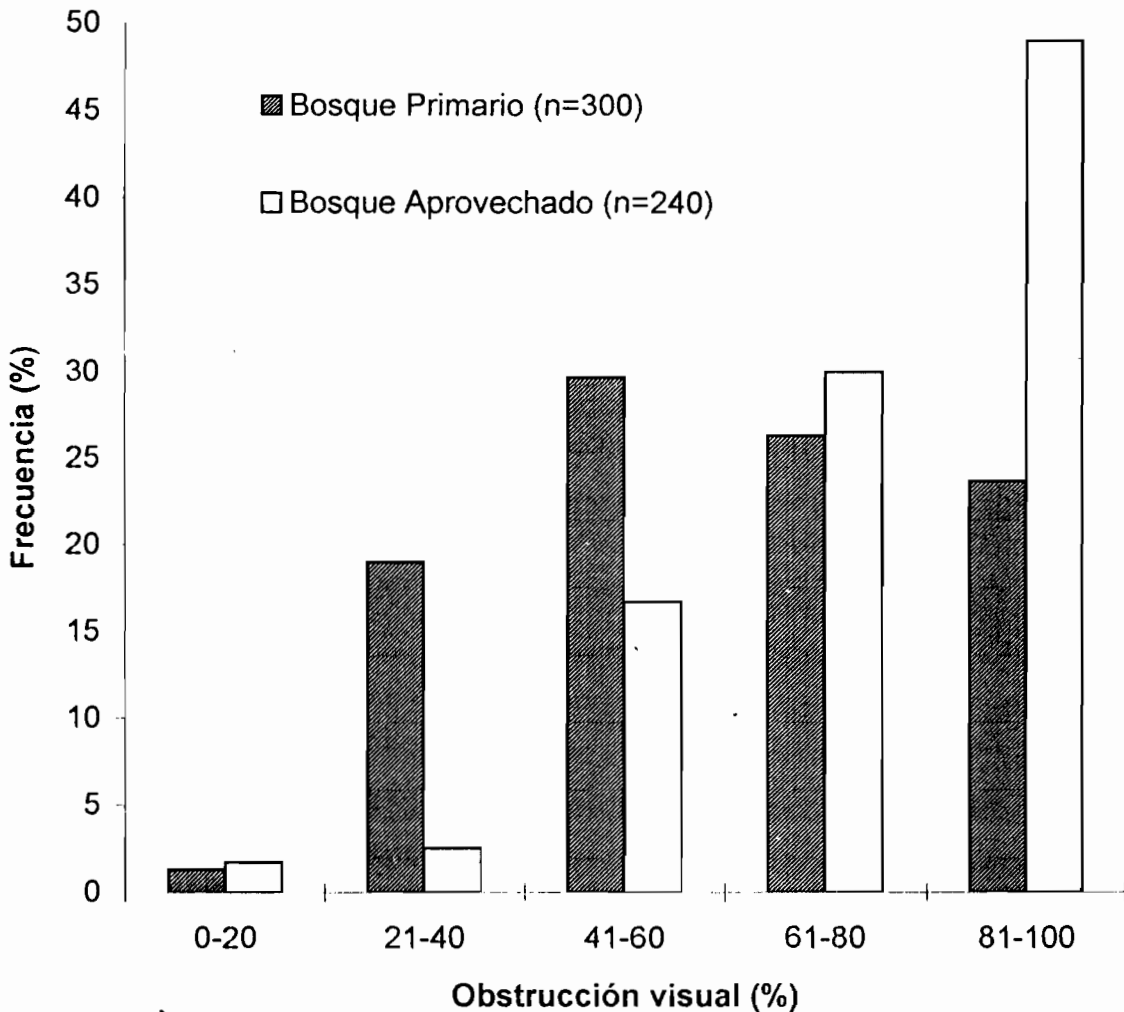


Figura 6. Distribución de frecuencias para los diferentes intervalos de densidad registrados en el estrato inferior (<3 m) de los bosques primarios y aprovechados que caracterizan a la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca.

contraposición a esto, en bosques primarios los resultados evidencian un patrón de distribución más equitativo (diferencias calculadas según Prueba Kolmogorov-Smirnov para dos muestras; $DN= 0.555$; $\alpha= 0,001$), con una mayor frecuencia de estaciones de muestreo cuyas densidades fueron inferiores al 60%. Adicionalmente, en áreas boscosas no perturbadas la cobertura del techo arbóreo superó el 50% de su valor máximo a partir de una altura promedio de $14 \text{ m} \pm 12,83$ ($n= 300$; rango= 3-30 m), mientras que en los sectores explotados la vegetación se interrumpe a una altura promedio de $6,4 \text{ m} \pm 4,55$ ($n= 240$; rango= 0,5-25 m), como resultado de la eliminación de los estratos medios y altos del bosque en una fracción importante de los sitios evaluados.

Otro aspecto de interés se relaciona con el incremento en el número de árboles truncados dentro de las áreas intervenidas (2,92 ind/ha vs 37,5 ind/ha), así como la disminución en las frecuencias de aparición de lianas (93% vs 62,5% de los puntos de muestreo). Dichas tendencias están condicionadas en parte por los efectos de la caída de aquellos árboles aprovechados, los cuales al ser derribados causan daños directos al estrato arbóreo circundante (ver próxima sección) y arrastran a los elementos trepadores interconectados con el resto de la masa boscosa (Bazzaz, 1986).

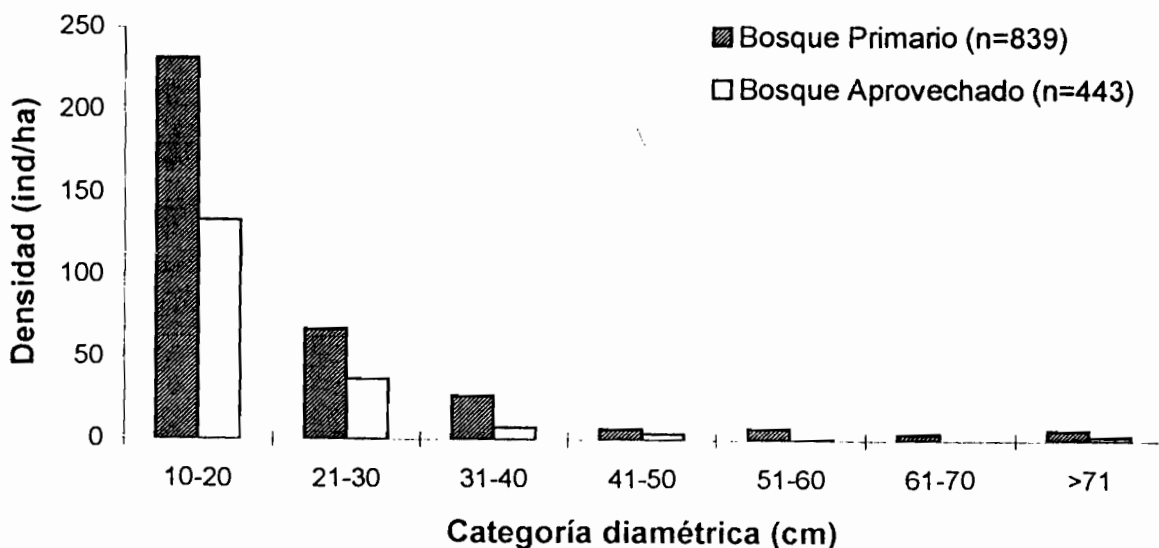
En adición a los puntos antes señalados y de acuerdo a los resultados de una Prueba de Comparación de Porcentajes (Sokal y Rohlf, 1969), en las áreas afectadas por la extracción selectiva, la distribución de densidades encontrada para los elementos arbóreos que integran a las diferentes categorías diamétricas (Figura 7) muestra un patrón que varía significativamente en relación a los bosques primarios ($t_s= 1,481-5,839$; $\alpha= 0,05$), con reducciones que superan el 40% en todas las categorías y la ausencia casi total de la fracción comprendida entre los 50-70 cm DAP. Por otra parte y como una consecuencia de estas tendencias, en los sectores explotados el número de troncos caídos fue mayor (Figura 7), mostrando incrementos significativos a partir de los 30 cm DAP ($t_s= -6,481-3,3382$; $\alpha= 0,05$).

Efectos de la tumba selectiva de árboles

De los 58 árboles utilizados como indicadores de los efectos de la tumba sobre los estratos arbóreos circundantes, el 55,2% correspondió a *Erisma uncinatum*, en adición a 14 especies cuyas frecuencias de aparición mostraron valores inferiores al 8,6%: *Hymenea coubaril*, *Catostemma commune*, *Piranhea* sp., *Carapa guianensis*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Cedrela angustifolia*, *Simarouba amara*, *Inga* spp., *Stryphonodendron polystachyum*, *Sterculia pruriens*, *Cybianthus venezuelanus*, *Simaba multiflora*, *Jacaranda copaia* y *Peltogyne porphyrocardia*. Dentro de esta muestra, la altura y el diámetro promedio fueron iguales a $32,5 \text{ m} \pm 4,2$ (rango= 20-45 m) y $98,6 \text{ cm} \pm 33,9$ (rango= 50-190 cm), respectivamente.

El número promedio de árboles ≥ 10 cm DAP derribados por el efecto de la caída fue de $10,9 \text{ ind} \pm 6,6$ (rango= 0-27 ind), con una superficie afectada de $366,4 \text{ m}^2 \pm 137,6$ (rango= 150-685 m^2) y una cobertura

ÁRBOLES EN PIE



TRONCOS CAÍDOS

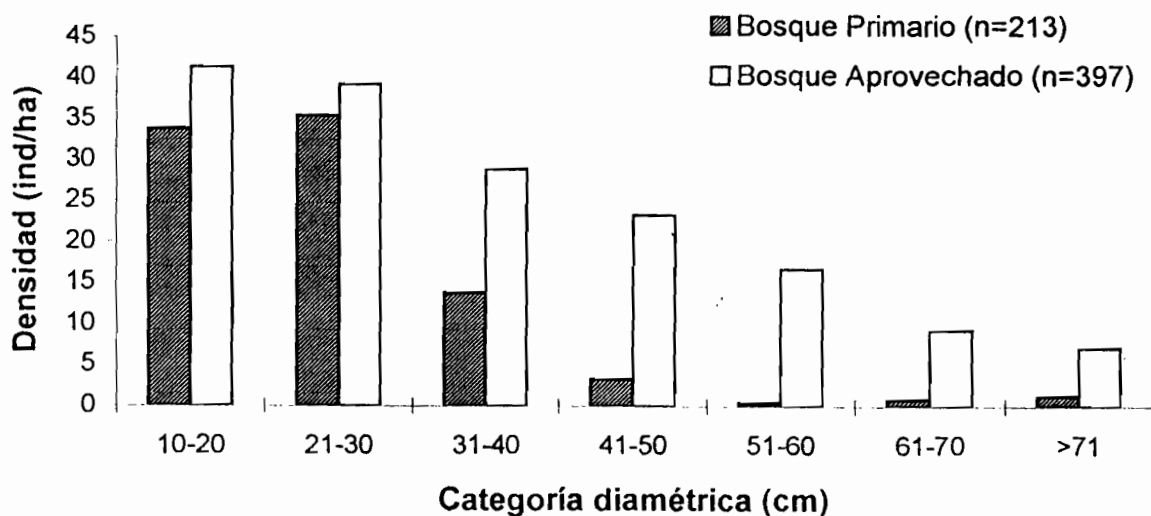


Figura 7. Distribución de las densidades de árboles en pie y de troncos caídos para las categorías diamétricas registradas en bosques primarios y aprovechados de la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca.

del dosel que se redujo, en el 82,6% de los sectores evaluados, de 75%-100% a menos de un 25%; dichas tendencias no guardaron correlación significativa con ninguno de los parámetros utilizados para definir la magnitud de los árboles extraídos. Por otra parte, la estructura diamétrica encontrada para el total de elementos arbóreos afectados por la tumba (n= 441) muestra sus mayores proporciones por debajo de los 40 cm (Figura 8), con el 88,8% de los individuos correspondiendo a la categoría de menores diámetros (10-20 cm); este valor se ajusta al patrón observado en bosques primarios ($X^2= 0,809$; $\alpha \geq 0,05$).

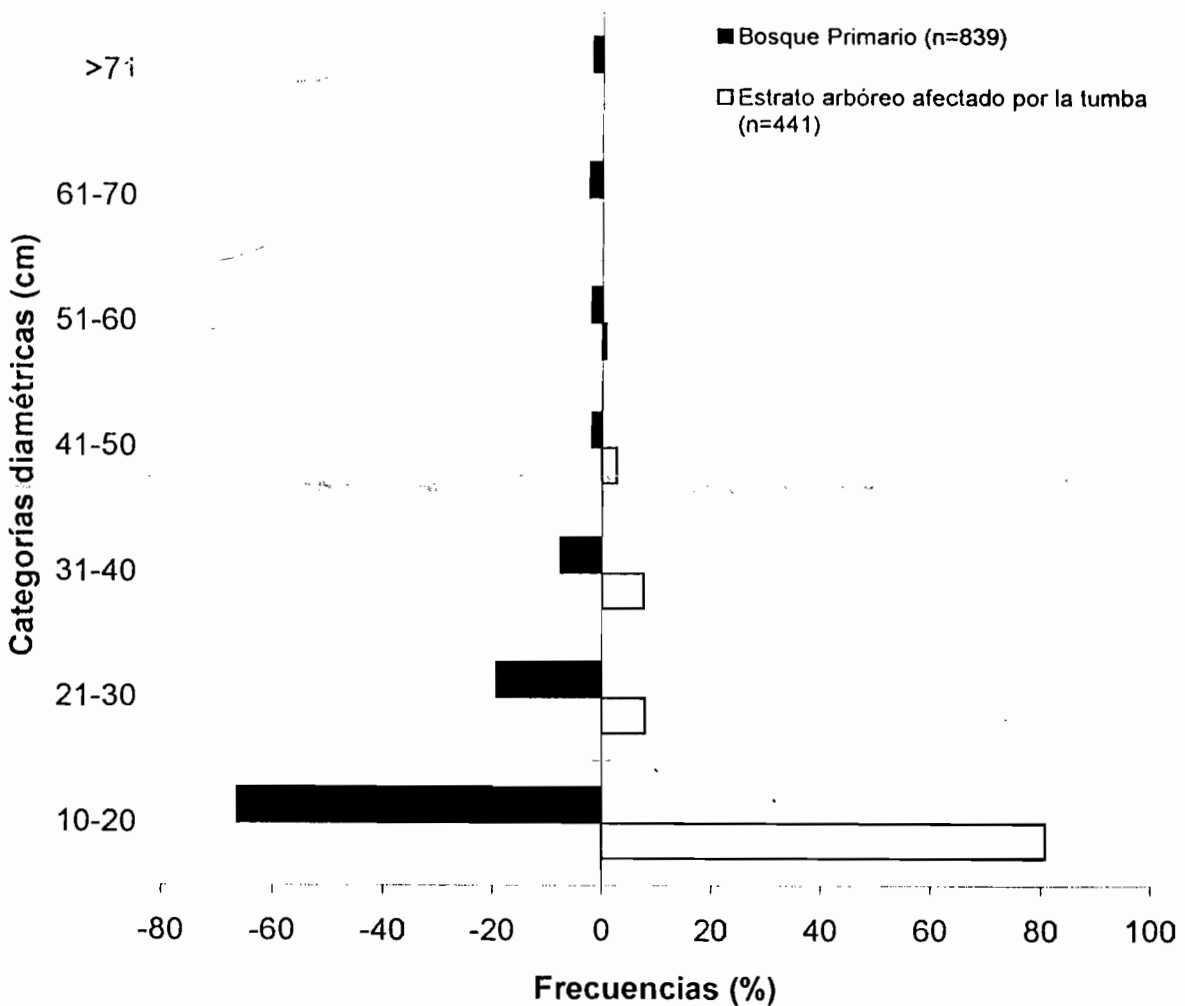


Figura 8. Proporciones de elementos arbóreos afectados por la tumba selectiva de árboles en cada categoría diamétrica, con respecto a las estructura de tamaños registrada en bosques primarios de la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca.

Impactos de la silvicultura en fajas sobre la masa forestal remanente

De acuerdo a los datos señalados en la Tabla 6, el número promedio de elementos arbóreos extraídos durante los procesos de deforestación llevados a cabo en las cuatro fajas evaluadas, fue de 474,8 individuos, los cuales representaron una riqueza taxonómica promedio de 64,3 especies, con similaridades superiores al 0,68% (índice cualitativo de Sorensen, 1948). Esto correspondió a un total de 1899 árboles que fueron cortados en 1,6 ha de bosques secundarios (1186,9 ind/ha= 2,42 veces el valor de densidad registrado en bosques primarios: 490 ind/ha), donde los géneros y especies más comunes estuvieron representados por (Figura 9): Pentaclethra macroloba (Leguminosae), Eschweilera decolorans (Lecythidaceae), Licania densiflora (Rosaceae), Eschweilera subglandulosa (Lecythidaceae), Inga spp. (Leguminosae), Sterculia pruriens (Sterculiaceae), Torrubia cuspidata (Nyctaginaceae), Clathrotopis brachypetala (Leguminosae), Simaba multiflora (Simaroubaceae), Protium sagatanum (Burseraceae), Eschweilera grata (Lecythidaceae) y Cecropia spp. (Moraceae), en adición a 85 especies cuyas proporciones fueron inferiores al 2,7%. Este patrón de abundancia, además de coincidir con las tendencias registradas para los componentes taxonómicos más frecuentes en los estratos boscosos de esta localidad (ver sección introductoria), se encuentra asociado con valores de diversidad (Tabla 6) que no mostraron variaciones significativas entre los cuatro sectores inventariados (Solow, 1993; $p= 0,602-0,872$).

Tabla 6. Algunas características de los estratos arbóreos deforestados para el establecimiento de cuatro fajas silviculturales (4 x 1000 m) en bosques explotados de la Reserva Forestal de Imataca (Unidad V). N= número de individuos, H'= Índice de Diversidad de Shannon-Wiener y J'= Índice de Equidad de Pielou.

Faja	n	ind/ha	Riqueza	H'	J'	Estructura diamétrica (cm)*						
						10-20	21-30	31-40	41-50	51-60	61-70	≥71
1	374	935	62	4,86	0,82	66	15	9	6	3	1	---
2	454	1135	69	5,04	0,82	73	16	3	2	2	3	1
3	436	1090	60	5,01	0,85	69	23	2	1	3	2	---
4	635	1588	66	5,18	0,86	73	16	5	2	---	4	---

* Se indica el porcentaje de individuos para cada categoría.

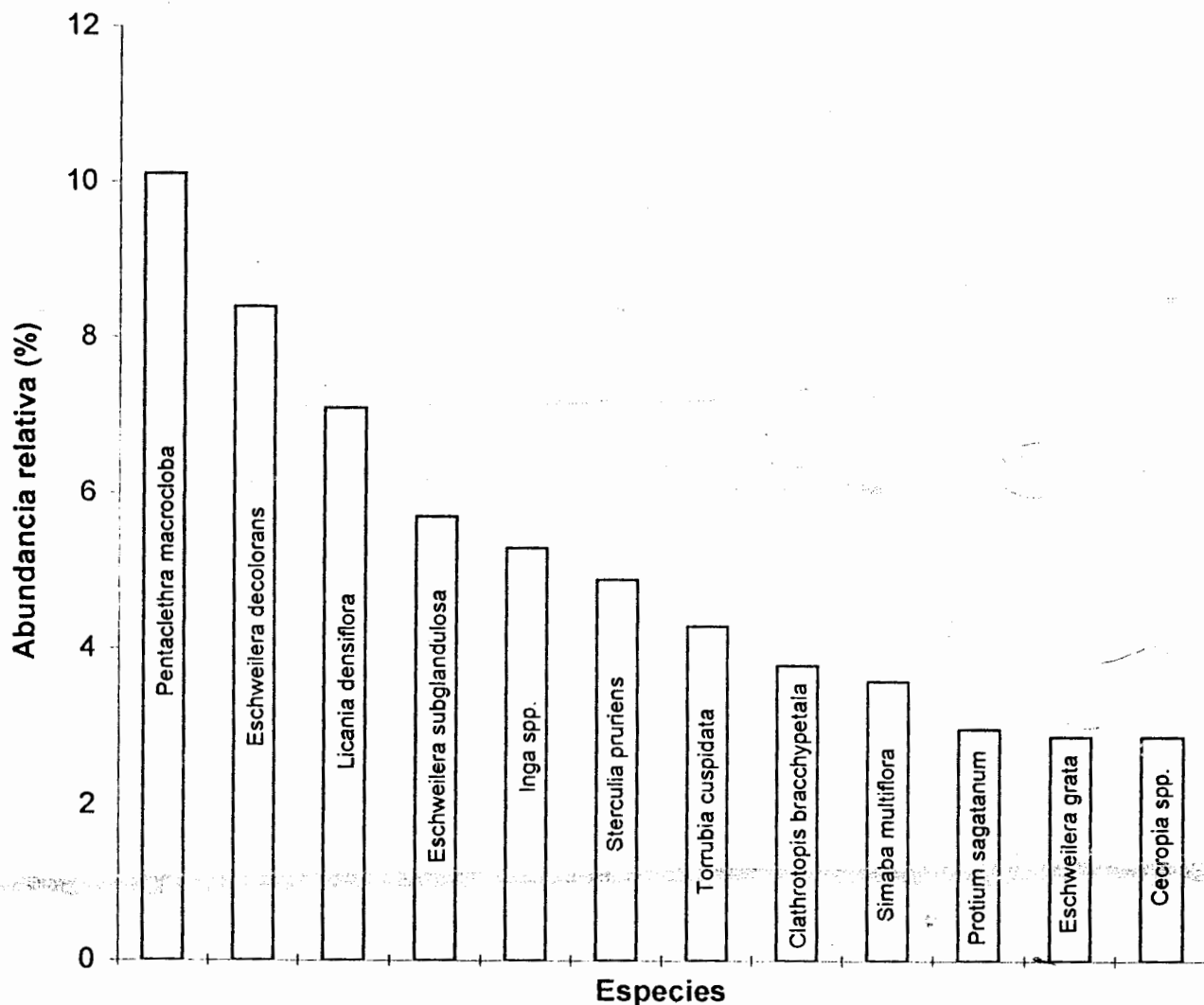


Figura 9. Abundancias relativas de las especies arbóreas mayormente representadas en los estratos boscosos deforestados para el establecimiento de fajas silviculturales (n= 1899).

En lo que respecta a la estructura diamétrica de los estratos deforestados para el establecimiento de las fajas, la misma está caracterizada por el predominio de las categorías menores de 30 cm (Figura 10), con una proporción relativamente baja de individuos cuyos diámetros superan el valor mínimo de cortabilidad (<1,9%). Esta misma tendencia se observa también al considerar de manera independiente a cada faja (Tabla 6), aunque en este caso las distribuciones de abundancias registradas para el total de categorías mostraron patrones estadísticamente diferenciados (Análisis de Varianza no Paramétrico de Kruskal Wallis; $ES= 143,6$; $p < 1 \times 10^{-4}$).

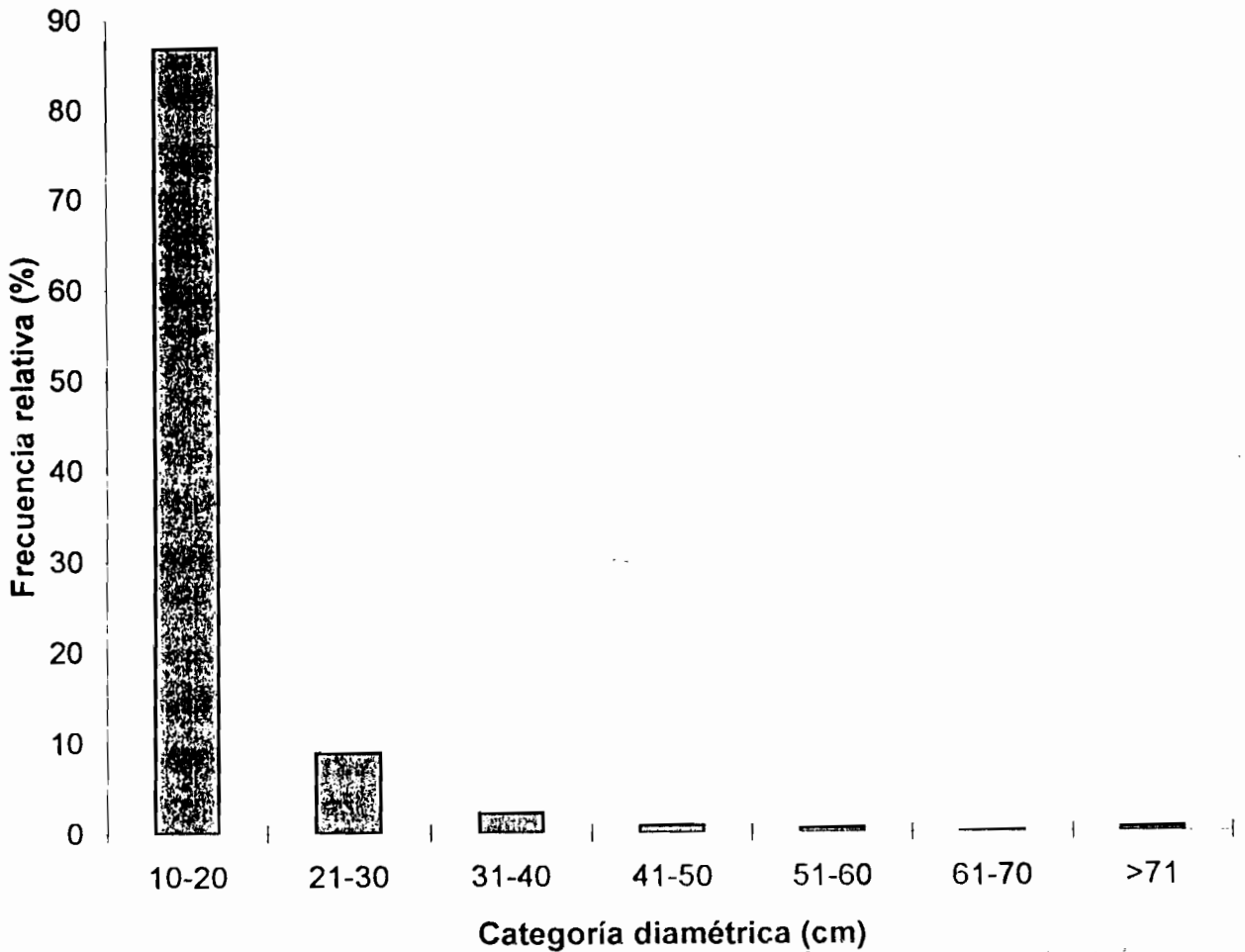


Figura 10. Estructura diamétrica de los elementos arbóreos extraídos en 1,6 ha de bosques aprovechados cuya cobertura vegetal fue eliminada para el establecimiento de fajas silviculturales (n= 1899).

Discusión

Implicaciones de la extracción selectiva de maderas para la conservación de la biota local

Los resultados aquí presentados corroboran en gran parte la información previamente señalada por otros autores, en relación a los impactos que genera la extracción selectiva de maderas sobre la estructura y composición de los bosques latifoliados presentes en un amplio sector de la Región Neotropical (Frumhoff, 1995; Johns, 1986; Johnson y Cabarle, 1993; Uhl y Vieira, 1989; Thiollay, 1992; Whitmore, 1986). La magnitud de estos impactos determina el grado de inestabilidad que muestran las comunidades animales y vegetales en estos ecosistemas (Johns, 1992a; Mason, 1996; Ochoa, 1988; capítulos 2 y 4), en función de un conjunto de variables relacionados con: 1) la eliminación del dosel en una proporción elevada de las áreas afectadas por el aprovechamiento (Mason, 1996; Uhl y Vieira, 1989); 2) la modificación de los patrones microclimáticos a nivel del sotobosque, como una consecuencia de la mayor

incidencia de luz y la interrupción del efecto regulador que ejerce el techo arbóreo (Bazzaz, 1986; Denslow y Hartshorn, 1994); 3) la alteración de la estructura del estrato boscoso; 4) una reducción en la abundancia de especies arbóreas típicas de estadios sucesionales avanzados, como resultado de las actividades extractivas y el incremento en la caída natural de los árboles luego del aclareo (Frumhoff, 1995; Johnson y Cabarle, 1993; Skorupa y Kasenene, 1983); 5) la sustitución del bosque por comunidades herbáceas, fundamentalmente en aquellas áreas con un mayor grado de intervención; 6) el aumento en la cobertura vegetal del sotobosque, donde predominan especies heliófilas con una alta capacidad de dispersión (Charles-Dominique, 1986; Johns, 1992a); 7) la aparición de especies indeseables propias de otros ecosistemas: e.g. *Panicum* spp. y otras gramíneas (Uhl et al., 1981), la mayoría de ellas con una alta habilidad competitiva (Whitmore, 1986); y 8) la extinción local o la reducción drástica en los niveles poblacionales de algunas plantas y animales altamente sensibles a la degradación de ambientes primarios (Frumhoff, 1995; Johns, 1986 y 1992a; Mason, 1996; Thiollay, 1992; capítulos 2 y 4).

Desafortunadamente, las actividades contempladas en las diferentes modalidades de aprovechamiento selectivo desarrolladas en países tropicales (e.g. el acarreo mecanizado de árboles y la construcción de infraestructuras), aunque hipotéticamente están vinculadas con la extracción de una fracción relativamente pequeña de especies e individuos (Whitmore, 1986), generan una serie de efectos aleatorios sobre la masa boscosa remanente, los cuales incluyen una disminución en la densidad de elementos arbóreos pertenecientes a las categorías diamétricas más abundantes (≤ 30 cm DAP) y que conforman el potencial de regeneración del bosque (Gentry y Terborgh, 1990; Hutchinson, 1987; Johns, 1986; Johnson y Cabarle, 1993; Rankin et al., 1990). Este último aspecto, además de oponerse al principio filosófico del rendimiento sostenido bajo esquemas selectivos de producción (Lozada y Ochoa, 1996), implica un cambio en la dinámica de estos ecosistemas y un menor aporte de recursos esenciales (e.g. refugios, alimento y estratos de movilidad) para la fauna, principalmente en el caso de aquellas especies dependientes de los estratos arbóreos mayormente afectados (Frumhoff, 1995; Johns, 1986, 1988 y 1992a; Mason, 1996; Thiollay, 1992; capítulos 2 y 4).

Investigaciones realizadas en bosques de tierras bajas de la Guayana y la Cuenca Amazónica han demostrado que la extracción selectiva de maderas en volúmenes que varían entre 2-17 m³/ha, determina la eliminación del 20-60% de los elementos arbóreos remanentes; sin embargo, dicha tendencia no pudo ser corroborada para la Unidad V de Imataca, debido a la falta de registros en las áreas utilizadas para evaluar los bosques aprovechados: parcela P-2 (Figura 2; Tabla 1). En adición a esto, es necesario tomar en cuenta que los efectos de la tumba y el acarreo sin una planificación previa que considere la disposición espacial de los individuos a ser extraídos (para así evitar al máximo los daños que puedan ser causados a

la masa arbórea circundante-Jonkers y Hendrison, 1987), incluyen también el truncamiento total o parcial de las copas en un número importante de árboles (Uhl y Vieira, 1989), así como una reducción en las abundancias de lianas durante las primeras fases de regeneración (Bazzaz, 1986). Este último aspecto es de particular relevancia para especies animales cuyas dietas y patrones de movilidad están estrechamente asociados con los elementos constituyentes de la vegetación trepadora: e.g. marsupiales y roedores arborícolas (Charles-Dominique et al., 1981).

En términos de la composición florística y su aporte al mantenimiento de la diversidad biológica en ambientes primarios, es bien conocido el valor trófico que muestran muchas de las especies arbóreas presentes en bosques tropicales, la mayoría de las cuales han desarrollado interacciones mutualísticas con algunos componentes de la fauna que actúan en la regulación de procesos vitales como la polinización y la dispersión de semillas (Charles-Dominique et al., 1981; Fleming et al., 1987; Heithaus, 1982; Kikkawa y Dwyer, 1992; Smylie, 1986; Terborgh, 1986). Aunque los conocimientos sobre estas interacciones resultan aún preliminares y se restringen a un número reducido de taxa, la información recabada dentro del área de estudio indica que muchas de las especies incorporadas al mercado de maderas o cuyas poblaciones fueron más afectadas por las actividades implícitas en el manejo forestal, constituyen fuentes de recursos para la fauna local y algunas de ellas pudieran representar a elementos ecológicos claves durante los periodos anuales de mayor escasez alimentaria (Frumhoff, 1995; Johns, 1992a; Terborgh, 1986). Entre estas especies se pueden señalar a: Erisma uncinatum, Spondias mombin, Inga spp., Carapa guianensis, Eschweilera decolorans, Eschweilera grata, Virola surinamensis, Cciba petandra, Guazuma ulmifolia, Licania densiflora, Hymenaea coubaril, Terminalia amazonia, Attalea sp., Ficus spp., Protium decandrum, Protium sagatanum, Catostemma commune y Cordia fallax, las cuales incluyen entre sus partes constituyentes a una serie de renglones (e.g. hojas y estructuras reproductivas) utilizados por animales folívoros, frugívoros, nectarívoros y/o granívoros (e.g. aves, primates, roedores y murciélagos).

La apertura de claros y sus consecuencias ecológicas: las fajas como un modelo de diagnóstico

Varios autores han puesto en evidencia la importancia ecológica de la formación de claros dentro de la dinámica de bosques tropicales, cuyas causas están vinculadas a un conjunto de factores que originan la interrupción del estrato arbóreo por la caída natural de ramas y árboles (Brokaw, 1985; Denslow y Hartshorn, 1994; Foster y Brokaw, 1985; Hartshorn, 1990). En la mayoría de los casos, los impactos generados por estos procesos se restringen a una superficie relativamente pequeña (Denslow y Hartshorn, 1994; Hartshorn, 1990) donde las modificaciones microclimáticas a nivel del sotobosque activan la germinación del banco de semillas (conformado principalmente por especies pioneras tolerantes a la luz), así como el desarrollo vegetativo de individuos latentes que representan a las especies propias de estadios

sucesionales más avanzados y que aportan la mayor contribución al potencial forestal del bosque (Bazzaz, 1986; Charles-Dominique, 1986; Foster, 1990; Uhl et al., 1981).

No obstante, algunos procesos como la caída masiva de árboles (condicionada en muchos casos por factores naturales asociados a la presencia de suelos frágiles y la acción del viento) o la deforestación de áreas para el establecimiento de infraestructuras utilizadas en el aprovechamiento de maderas, determinan la apertura de algunos claros de gran extensión (Denslow y Hartshorn, 1994; Thiollay, 1992), en los cuales se reduce drásticamente el potencial de regeneración de los elementos arbóreos menos tolerantes a la luz (Gentry y Terborgh, 1990; Whitmore, 1986). Por otra parte, en casos extremos, aún las especies predominantes en las fases sucesionales tempranas (muchas de ellas dispersadas por aves y murciélagos: e.g. *Cecropia* spp. y *Solanum* spp.), encuentran limitaciones para colonizar aquellos sectores ampliamente deforestados (Charles-Dominique, 1986) y donde las alteraciones de carácter ambiental: e.g. erosión y desecación del suelo, incremento en las temperaturas y en la incidencia de luz, pérdida del mantillo vegetal y disminución de la humedad relativa (Bazzaz, 1986; Denslow y Hartshorn, 1994; Johnson y Cabarle, 1993), promueven el establecimiento de comunidades herbáceas caracterizadas por una menor diversificación estructural y fisionómica, así como la dominancia de pocas especies con una alta capacidad invasora (Charles-Dominique, 1986; Thiollay, 1992; Uhl et al., 1981; Whitmore, 1986).

Las fajas silviculturales constituyen un buen ejemplo de las actividades que generan este tipo de escenarios, cuyos efectos son equivalentes a los producidos por la construcción de vías de acceso para el acarreo de rolas (Figura 3). En la mayoría de los casos, la superficies afectadas por estas infraestructuras representan entre 5-13% de las áreas bajo producción (Frumhoff, 1995; Uhl y Vieira, 1989; sección introductoria), donde ocurren una serie de alteraciones ecológicas que incluyen:

- la interrupción de la masa boscosa, creándose barreras microambientales para algunas especies animales altamente sensibles a la deforestación (Mason, 1996);
- la remoción de grandes cantidades de biomasa y nutrientes que no son incorporados al sustrato edáfico;
- un incremento en el grado de perturbación de los sectores boscosos adyacentes, en los cuales son depositados los restos de la vegetación deforestada (Mason, 1996); y
- la extracción de elementos arbóreos que constituyen importantes fuentes de recursos para la fauna local (e.g. *Spondias mombin*, *Inga* spp., *Carapa guianensis*, *Eschweilera decolorans*, *Eschweilera grata*, *Virola surinamensis*, *Ceiba petandra*, *Guazuma ulmifolia*, *Licania densiflora*, *Hymenaea coubaril*) o cuyas interacciones mutualísticas estarían regulando algunos procesos esenciales en la dinámica del bosque (Frumhoff, 1995; Johns, 1986, 1988).

En adición a estos aspectos, es necesario tomar en cuenta que los criterios utilizados en el diseño de las fajas silviculturales, incluyendo su distanciamiento relativamente corto (<50 m), condicionan una serie de

impactos complementarios, los cuales se traducen en:

- un menor potencial de recuperación de la vegetación boscosa original, como consecuencia de la reducción de aquellas áreas que constituyen las principales fuentes de colonización y en las cuales se simplifica aún más la variabilidad florística y estructural que caracteriza a estos ecosistemas previo a su aprovechamiento (Hartshorn, 1990);
- una disminución drástica en los niveles de diversidad de algunos grupos faunísticos (Mason, 1996; Capítulo 4); y
- la penetración de especies indeseables en las áreas boscosas intermedias, en adición a una mayor alteración de sus patrones microclimáticos, como resultado de un marcado efecto de borde.

Conviene resaltar que las modificaciones ambientales que genera la silvicultura en fajas, además de implicar una marcada diferenciación con respecto a los parámetros que regulan los procesos de regeneración natural, en la mayoría de los casos implica la incorporación al bosque de especies arbóreas sin ningún valor trófico para la fauna local (e.g. *Tectona grandis*) o cuya habilidad competitiva es superada por una gran parte de las especies de crecimiento rápido que conforman las primeras etapas de la regeneración natural (principalmente hierbas y arbustos heliófilos). Este último aspecto adquiere particular importancia en regiones como la Guayana, donde predominan suelos arenosos de muy baja fertilidad (Emmons, 1984) que favorecen el establecimiento de aquellas plantas colonizadoras mejor adaptadas al déficit nutricional (Dezaco, 1994; Uhl et al., 1981), incrementando la relación costo/beneficio (en términos ecológicos y económicos) que genera la utilización de esta medida silvicultural (Mason, 1986; Segovia, 1989). Por otra parte, en los bosques asociados con estas condiciones edáficas, las tasas de recambio pueden estar influenciadas en gran medida por los aportes de aquellas especies con una mayor tolerancia a la sombra, siendo menos importante la contribución de los elementos arbóreos cuyo desarrollo depende de la formación de claros (Hartshorn, 1990; Uhl y Murphy, 1981; Uhl y Vieira, 1989)

Algunas de las alternativas propuestas para solventar esta problemática se fundamentan en el mayor distanciamiento de las fajas, con la finalidad de disminuir la superficie disponible para especies colonizadoras indeseables y aumentar la representatividad del bosque en las áreas intermedias (Hartshorn, 1989; Harshon et al., 1987); de esta manera se promueve la regeneración de los componentes arbóreos propios de estadios sucesionales más avanzados. No obstante, medidas como éstas no han sido consideradas entre los criterios que sustentan los planes de manejo forestal desarrollados en Venezuela, donde los objetivos de esta actividad están orientados a la transformación del bosque en función de las exigencias de la industria maderera.

Prioridades en el diseño de alternativas para el manejo de bosques con fines maderables

La sustentabilidad del manejo forestal continuará siendo un planteamiento hipotético en la medida que los esquemas de aprovechamiento estén ajustados únicamente a intereses socioeconómicos y no contemplen dentro de sus prioridades el conocimiento de la dinámica del bosque, en función de las particularidades de cada región (Gentry, 1982; Gentry y Terborgh, 1990; Uhl y Vieira, 1989; Whitmore, 1986; Whitmore y Sayer, 1992). Hasta ahora, los lineamientos técnicos utilizados en el país para esta actividad se sustentan en la escogencia de un diámetro mínimo de cortabilidad (el cual no se fundamenta en el diagnóstico previo de los patrones de crecimiento de las diferentes especies maderables), en adición a la selección de individuos portadores de semillas (la mayoría de ellos con ritmos reproductivos desconocidos) y la incorporación a la masa forestal remanente de elementos arbóreos cuya biología poblacional e importancia ecológica, en la mayoría de los casos, no han sido lo suficientemente evaluadas.

Los datos aquí presentados demuestran que la selectividad utilizada como principio básico para definir los sistemas de manejo forestal desarrollados en el país, representa un planteamiento teórico que no se corresponde con las realidades observadas a nivel de campo. Por el contrario, las evidencias indican que las actividades extractivas implícitas en esta modalidad de aprovechamiento generan una serie de efectos colaterales sobre la fracción del estrato arbóreo que conforma el potencial de regeneración del bosque (Frumhoff, 1995; Johns, 1986 y 1992a). Por otra parte, las deforestaciones asociadas con la construcción de infraestructuras de apoyo para el transporte y venta de la madera, constituyen factores adicionales que incrementan aún más los daños causados a la masa forestal (Johns, 1988; Uhl y Vieira, 1989).

Es evidente que el logro de esquemas de producción sostenida, manteniendo las características propias del bosque natural, sólo será factible cuando el aprovechamiento esté orientado a minimizar los impactos ambientales y ecológicos derivados de los procesos extractivos (Johns, 1986 y 1992a; Thiollay, 1992), favoreciendo la permanencia del mayor número posible de componentes bióticos que tipifican a la condición prístina de estos ecosistemas. Algunas de las alternativas que pueden ser tomadas en cuenta incluyen el diseño de métodos de acarreo en función de la ubicación espacial de los árboles a ser extraídos, incrementando de esta manera la eficiencia en el uso de maquinaria pesada y evitando la afectación innecesaria del bosque por la búsqueda azarosa de la madera cortada (Jonkers y Hendrison, 1987). Adicionalmente, la instrumentación de programas para la recuperación de aquellos sectores más afectados por el aclareo (haciendo énfasis en el establecimiento de especies arbóreas que pudieran constituir elementos clave dentro de la dinámica de estos ecosistemas: e.g. Ficus spp., Ceiba pentandra, Protium spp., Inga spp. y algunas palmas), representa también una alternativa para reducir los impactos ambientales e incrementar el valor ecológico de estas áreas (Foster, 1990; Gentry y Terborgh, 1990).

El apoyo a la investigación que debe sustentar la elaboración de planes de manejo con bases ecológicas, tendrá que ser tomado en cuenta como una de las principales prioridades en el corto plazo

(Bazzaz, 1986; Blockhus et al., 1992; Whitmore y Sayer, 1992). Es importante resaltar que la mayoría de los proyectos desarrollados en las reservas forestales de Venezuela han hecho énfasis en aspectos relativos al inventario de especies forestales, la evaluación de métodos silviculturales y la búsqueda de alternativas para alcanzar mayores rendimientos en la producción (Luy, 1992), mientras que existe un número bastante reducido de estudios orientados al conocimiento de la dinámica de estos ecosistemas. Tomando en cuenta estos planteamientos, los siguientes aspectos pudieran ser considerados como tópicos fundamentales en el desarrollo de investigaciones que permitan mejorar los programas actuales de manejo: 1) el inventario y valoración de la diversidad biológica presente en las áreas destinadas a la explotación maderera; 2) el estudio ecológico de aquellos grupos comunitarios más diversificados; 3) el análisis de la dinámica poblacional de especies con un alto valor maderable; 4) la caracterización de las principales interacciones planta-animal y las relaciones suelo-nutriente-planta; 5) la estimación de los diámetros mínimos de cortabilidad en función de las tasas de recambio que tipifican a los diferentes elementos arbóreos sujetos a la extracción, 6) el conocimiento de la biología poblacional de aquellas especies animales mayormente asociadas con procesos vitales como la dispersión de semillas y la polinización; 7) la evaluación de métodos silviculturales como las fajas de enriquecimiento, incluyendo la cuantificación de las relaciones costo-beneficio en un contexto ecológico; y 8) el seguimiento periódico de los impactos generados por las actividades de aprovechamiento, tomando en cuenta las particularidades ambientales de cada localidad.

El logro de estos objetivos dependerá de la voluntad política de los entes rectores del manejo forestal en Venezuela, así como del compromiso que asuman las instituciones vinculadas con la conservación de los ecosistemas boscosos que caracterizan a una amplia región del país. Para ello deben tomarse en cuenta una serie de premisas, entre las cuales resaltan: 1) la capacitación técnica del personal responsable del diseño y fiscalización de las actividades implícitas en el aprovechamiento de bosques; 2) la creación de grupos multidisciplinarios con la formación técnico-científica necesaria para abordar el compromiso que implica la explotación de recursos maderables en ecosistemas altamente complejos; 3) la canalización de fondos hacia la investigación, para lo cual se hace indispensable el aporte proveniente de los sectores más beneficiados por la producción de maderas; y 4) el cambio en las bases filosóficas de algunos entes gubernamentales de carácter ambiental, cuya gestión se ha fundamentado en estrategias poco ajustadas a los principios y criterios propuestos a nivel internacional para el manejo sostenido de bosques tropicales (Blockhus et al., 1992; ITTO, 1991; Johnson y Cabarle, 1993).

Finalmente, se hace indispensable que las políticas de manejo forestal desarrolladas por los gobiernos y empresas madereras tomen en cuenta la importancia de incorporar medidas que promuevan la preservación de aquellos elementos bióticos más sensibles a la reducción o degradación de hábitats primarios. En este sentido, existen varias iniciativas orientadas hacia estos objetivos (Frumhoff, 1995; Johns, 1992a; Terborgh, 1992b; Uhl y Vieira, 1989; Whitmore, 1986), algunas de las cuales han estado

sustentadas en la creación de corredores ecológicos diseñados en combinación con los sectores destinados a la explotación de recursos maderables (Capítulo 5). Dentro de estos corredores es posible incorporar áreas que, por su ubicación topográfica o su composición florística, resultan de poco interés para el empresario maderero (c.g. bosques riparinos en suelos de alta fragilidad), y donde las comunidades animales y vegetales, luego de los procesos extractivos, mantienen características similares a las registradas en ambientes con un alto nivel de pristinidad.

Capítulo 4

EFFECTOS DE LA EXTRACCIÓN DE MADERAS SOBRE LA DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS

Resumen

Se evaluaron los efectos del aprovechamiento de maderas sobre las comunidades de pequeños mamíferos que tipifican a los bosques de tierras bajas de la Reserva Forestal de Imataca. El diagnóstico se fundamentó en el inventario de las especies pertenecientes a los órdenes Didelphimorphia y Chiroptera, además de las familias Sciuridae, Muridae y Echimyidae (Rodentia); para ello se utilizaron los siguientes métodos de muestreo: i) mallas de neblina; ii) trampas en cuadrículas de 2,4 ha (constituidas por 120 puntos de trampeo: 60 terrestres y 60 en estructuras arbóreas); y iii) observaciones mediante recorridos diurnos y nocturnos. Los esfuerzos acumulados totalizaron: 1.904 hr-malla, 10.320 trampas-noche y 567 hr de observación. Al menos 83 especies (agrupadas en 10 familias) habitan los bosques evaluados, de las cuales el 74,7% corresponde al orden Chiroptera; de ellas, 15,3% fueron registradas únicamente en bosques primarios. Por otra parte, en bosques aprovechados las comunidades de pequeños mamíferos estuvieron caracterizadas por: i) un incremento en la abundancia y riqueza taxonómica; ii) una menor proporción de murciélagos carnívoros e insectívoros del follaje; iii) una mayor abundancia relativa de murciélagos frugívoros asociados con elementos vegetales típicos de estadios serales tempranos; iv) un incremento en las frecuencias de aparición de murciélagos insectívoros de vuelo libre (Molossidae) en los estratos inferiores del bosque; v) una simplificación en la estructura trófica de la fracción comunitaria constituida por especies no voladoras, predominando los depredadores-omnívoros/semiarbóricolas y los frugívoros-omnívoros/terrestres; y vi) una disminución en las abundancias relativas de especies arbóricolas dependientes del dosel. Estos resultados son explicados por: i) la reducción en la disponibilidad de algunos recursos asociados con los estratos medios y altos del bosque (e.g. refugios en troncos y ramas de árboles, frutos, semillas y estratos de movilidad); ii) el incremento en la oferta de otros renglones alimentarios como invertebrados del suelo y plantas saprófitas; iii) una mayor abundancia de refugios formados entre troncos caídos; iv) la modificación de los patrones microclimáticos a nivel del sotobosque, como consecuencia de una mayor penetración de luz al ser disminuida la cobertura arbórea; y v) el aumento en las densidades de plantas propias de las primeras etapas de sucesión. Se discuten las implicaciones de estos aspectos para el manejo de bosques con fines maderables, así como algunas alternativas para la conservación de la mastofauna presente en Reservas Forestales de la Guayana Venezolana.

Introducción

La literatura más reciente vinculada con el estudio de comunidades de mamíferos en ecosistemas boscosos de tierras bajas del Neotrópico, en la mayoría de los casos hace referencia a las crecientes amenazas que presentan muchos de los componentes de estas comunidades (Patterson, 1991; Terborgh, 1992a; Voss y Emmons, 1996; Woodman et al., 1995 y 1996), como una consecuencia del incremento en las tasas de deforestación o la degradación intensiva de hábitats primarios por el aprovechamiento de recursos bajo esquemas poco fundamentados en los principios y criterios propuestos para el manejo sostenido de bosques tropicales (Frumhoff, 1995; ITTO, 1991; Johns, 1992a; Pinard y Putz, 1986; Uhl y

Vieira, 1989; Whitmore y Sayer, 1992).

Numerosos autores han puesto en evidencia los altos niveles de diversidad que caracterizan a la mastofauna asociada con los bosques húmedos neotropicales (Chesser y Hackett, 1992; Emmons y Feer, 1990; Voss y Emmons, 1996), donde algunos grupos taxonómicos manifiestan una compleja radiación adaptativa y representan importantes elementos reguladores de la dinámica de estos ecosistemas (Emmons y Feer, 1990; Fleming et al., 1987; Smythe, 1987; Terborgh, 1992a). Ambos aspectos han permitido resaltar el valor ecológico y conservacionista de aquellos taxa que muestran una mayor diversificación y cuyas interacciones ecológicas imponen, para muchos de sus componentes, una elevada sensibilidad ante la pérdida de recursos claves asociados con la condición prístina del bosque (Johns, 1992a y b).

De estos grupos animales, los murciélagos, seguidos por los marsupiales y pequeños roedores, conforman la fracción dominante de especies dentro de las comunidades de mamíferos que tipifican a los ecosistemas boscosos de la Región Neotropical (Emmons y Feer, 1990; Handley, 1976; Ochoa et al., 1993a; Voss y Emmons, 1996) y constituyen uno de los principales aportes a la biomasa animal (Emmons, 1984; Janson y Emmons, 1990; Robinson y Redford, 1989). No obstante, los proyectos que han evaluado los impactos ecológicos de actividades extractivas como la producción industrial de maderas, en muy pocos casos han tomado en cuenta a esta fracción de la mastofauna o sus análisis han hecho énfasis en el estudio de otros grupos faunísticos (e.g. Johns, 1986, 1988 y 1992a; Plumpton y Reynolds, 1994; Utrera, 1996; Wilson y Johns, 1982).

Entre los factores que han determinado la escasez de información básica sobre esta problemática, destaca la falta de inventarios zoológicos exhaustivos que permitan caracterizar los patrones estructurales que muestran las comunidades de pequeños mamíferos en un amplio sector del Neotrópico (Patterson, 1991; Voss y Emmons, 1996), incluyendo un número importante de localidades donde los bosques primarios han sido afectados extensivamente por la producción industrial de maderas. Adicionalmente, en muchos países latinoamericanos son pocos los investigadores locales con la motivación o la experticia taxonómica necesaria para abordar estos aspectos, así como las instituciones cuyas políticas incorporan a esta modalidad de proyectos dentro de sus líneas prioritarias. De esta manera, aunque el conocimiento del patrimonio biológico constituye un tópico fundamental para la definición de alternativas conservacionistas en bosques tropicales (Blockhus et al., 1992; WRI et al., 1995), los esfuerzos realizados para el cumplimiento de esta premisa no se corresponden con los crecientes niveles de afectación registrados para estos ecosistemas y en los cuales prevalecen intereses de carácter económico (ITTO, 1991; Poore et al., 1989; Whitmore y Sayer, 1992).

Tomando en cuenta estos planteamientos y con la idea de aportar elementos que sustenten el desarrollo de estrategias para la conservación de la diversidad biológica en ambientes boscosos sujetos a presiones de uso antrópico, en este capítulo se presenta un diagnóstico de los efectos del aprovechamiento de maderas

(incluyendo la aplicación de medidas silviculturales) sobre la estructura y composición de las comunidades de pequeños mamíferos que habitan los bosques de tierras bajas de la Reserva Forestal de Imataca. Las hipótesis que sirvieron como marco de referencia para esta investigación fueron las siguientes:

- Los sistemas de manejo forestal utilizados en Venezuela generan modificaciones en la condición primaria de los bosques (Capítulo 3), cuyos efectos sobre las comunidades de pequeños mamíferos implicarían: a) una reducción en la riqueza taxonómica; b) un incremento en las abundancias relativas de especies generalistas (e.g. omnívoros-semiarborícolas) o cuyas estrategias ecológicas les permiten utilizar eficientemente los recursos disponibles en ambientes secundarios; y c) la extinción local de aquellos taxa más sensibles, principalmente arborícolas estrictos, especialistas tróficos y consumidores primarios dependientes de los recursos disponibles en hábitats no perturbados (Capítulo 2).
- A diferencia de otras áreas donde los suelos poseen un mayor valor nutricional (Mogollón y Comerma, 1995), en localidades de la Guayana caracterizadas por poseer substratos edáficos de muy baja fertilidad (Dezseo, 1994; Emmons, 1984; Voss y Emmons, 1996), la eliminación o degradación de la masa arbórea favorecería el incremento en las abundancias relativas de marsupiales y roedores omnívoros con preferencias por la depredación de invertebrados, quedando en segundo plano los consumidores primarios dependientes de la vegetación remanente o de los elementos constituyentes de la regeneración natural del bosque (Capítulo 2). Por el contrario, en el caso de los murciélagos, su habilidad para el vuelo determinaría la dominancia de frugívoros nómadas, en adición a especies sedentarias vinculadas con la dispersión de semillas de plantas típicas de estadios sucesionales tempranos.

Metodología

El estudio se fundamentó en el análisis comparativo de las comunidades de pequeños mamíferos presentes en bosques primarios y en sectores afectados por la extracción selectiva de árboles y el establecimiento de fajas silviculturales (Capítulo 3). Los sitios seleccionados para los muestreos (Figura 2) conformaron un área aproximada de 10.000 ha; de ellos, los correspondientes a bosques aprovechados fueron intervenidos entre 1987 y 1990 (Tabla 1), con una tasa máxima de extracción de $7,1 \text{ m}^3/\text{ha}$ (equivalente a 2,3 árboles/ha).

Las evaluaciones de campo abarcaron el inventario general de los mamíferos que habitan el área de estudio, como parte de un programa más amplio destinado al reconocimiento de la fauna silvestre de la Región de Imataca (Capítulo 1); no obstante, el diagnóstico aquí presentado incluye únicamente a los órdenes *Didelphimorphia* y *Chiroptera*, así como las familias *Sciuridae*, *Muridae* y *Echimyidae*

(Rodentia). La selección de estos taxa estuvo determinada por: 1) el alto grado de diversificación que muestran en bosques de tierras bajas de la Guayana (Brosset y Charles-Dominique, 1990; Handley, 1976; Voss y Emmons, 1996), representando el 70,3% de la mastofauna registrada en el área de estudio (Capítulo 1); 2) sus estrechas interacciones con los componentes estructurales del bosque (Charles-Dominique et al., 1981; Emmons y Feer, 1990); y 3) la factibilidad de cuantificar sus relaciones de abundancia mediante el uso de técnicas convencionales de muestreo (Voss y Emmons, 1996). A continuación se describen los métodos utilizados:

Marsupiales y roedores.- Cuadrículas de trapeo de 2,4 ha, conformadas por tres transectas paralelas con una separación de 20 m, cada una con 20 puntos de muestreo distanciados 20 m. En cada punto se ubicaron dos trampas: una sobre el suelo (National o Sherman) y otra (de guillotina) en estructuras arbóreas (e.g. ramas y lianas); en el último caso las trampas fueron colocadas a una altura de 0,8-3 m y en un radio no mayor de 3 m alrededor del punto de muestreo. De esta manera cada cuadrícula totalizó 120 trampas (60 terrestres y 60 arbóreas), con un esfuerzo acumulado de 10.320 trampas-noche en bosques primarios y aprovechados (5160 trampas-noche en cada tipo de bosque, correspondientes a 12 cuadrículas en bosques primarios y ocho en bosques aprovechados). Como cebo se utilizó, en forma alternada, banana (Musa spp.) y una mezcla de sardinas, avena, aceite de cocina y semillas (maíz y girasol).

Cada cuadrícula fue activada en periodos mayores de tres días, con un máximo de ocho días; de ellas, sólo tres (una en bosques primarios y dos en bosques aprovechados) fueron utilizadas durante más de una sección de muestreo (dos), dejando un tiempo mínimo de seis meses entre cada sección. Para las restantes se hizo énfasis en el diseño de muestreos puntuales y diversificados, tratando de abarcar el mayor número de variantes microambientales dentro de cada una de las localidades evaluadas. Los sitios seleccionados para la ubicación de las cuadrículas estuvieron conformados por masas continuas de vegetación representativas de las condiciones típicas de cada bosque y alejadas de los sectores más perturbados (e.g. carreteras y patios de acarreo). El cronograma utilizado se indica en el Tabla 7.

Una proporción minoritaria de los ejemplares capturados fue sacrificada para estudios posteriores y la confirmación de sus identidades taxonómicas; los restantes fueron liberados en campo luego de ser marcados con tinta colorante indeleble para cuantificar el número exacto de individuos colectados. Adicionalmente, algunos ejemplares fueron obtenidos en forma manual o mediante el uso de escopetas durante recorridos diurnos y nocturnos realizados a pie y en vehículos automotores; con esta actividad se acumuló un esfuerzo de 567 hr de observación.

Murciélagos.- Mallas de neblina de 12 m de longitud ubicadas a una altura de 0,5-3 m del suelo, tratando de abarcar el mayor número posible de variantes microambientales. El esfuerzo total fue de 1.904 hr-malla, con 952 hr-malla en cada tipo de bosque. Para estos muestreos fueron seleccionados aquellos sectores con sotobosques poco densos, así como los alrededores de lagunas y cursos de agua existentes en

Tabla 7. Cronograma de muestreos para el diagnóstico de las comunidades de pequeños mamíferos presentes en ambientes boscosos de la Reserva Forestal de Imataca, Venezuela.

Tipo de bosque	AÑO: <u>1990</u>												AÑO: <u>1991</u>												AÑO: <u>1992</u>			AÑO: <u>1993</u>
	MES: 3	5	7	8	9	10	11	12	1	2	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	4	4						
<u>Murciélagos</u>																												
Primario			+	+		+	+						+	+										+	+	+		+
Aprovechado		+	+			+							+	+														+
<u>Marsupiales y Roedores</u>																												
Primario			+	+		+	+					+		+	+					+	+			+	+	+		
Aprovechado		+	+			+						+	+															+

lugares cuya vegetación era representativa de cada habitat evaluado. Adicionalmente, en bosques aprovechados las mallas fueron colocadas en ecotonos con áreas deforestadas (carreteras y patios de acarreo). Durante el día se revisaron algunos refugios, en los cuales se hicieron colectas en forma manual o mediante el uso de redes entomológicas.

Como complemento a estos métodos, para el inventario de aquellas especies cuyos patrones de vuelo impiden su captura con métodos convencionales, se utilizaron escopetas y detectores de ultrasonidos. La mayor proporción de los ejemplares colectados fue preservada con fines museísticos, con el objeto de analizar sus contenidos estomacales y determinar sus identidades taxonómicas; los restantes fueron liberados en campo. El cronograma de muestreos se indica en la Tabla 7. El material preservado se encuentra depositado en el Museo de la Estación Biológica de Rancho Grande (Maracay) y en la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes (Mérida).

El análisis comunitario, además de contemplar los efectos del aprovechamiento de maderas sobre la composición taxonómica de los grupos animales evaluados, abarcó un diagnóstico de las estructuras tróficas predominantes en bosques primarios y aprovechados, así como las tendencias en el uso de los principales estratos que tipifican a estos ecosistemas (Charles-Dominique et al., 1981; Hubbell y Foster, 1987; Lieberman et al., 1990; Marbbeley, 1992; Terborgh, 1992b). Para ello se definieron 18 gremios

ecológicos, tomando en cuenta las preferencias alimentarias de las especies inventariadas, así como sus estrategias de movilidad (Bonaccorso, 1979; Brosset y Charles-Dominique, 1990; Charles-Dominique et al., 1981; Gardner, 1977; Emmons y Feer, 1990; Handley, 1976; Humphrey et al., 1983; Kalko, 1993; Nowak, 1991; Voss y Emmons, 1996): Marsupiales y Roedores.- Insectívoros-omnívoros/terrestres (IOT), Insectívoros-omnívoros/arborícolas (IOA), Insectívoros-omnívoros/semiarborícolas (IOS), Frugívoros-granívoros/arborícolas (FGA), Frugívoros-granívoros/ semiarborícolas (FGS), Frugívoros-omnívoros/terrestres (FOT) y Frugívoros-omnívoros/arborícolas (FOA). Murciélagos.- Insectívoros aéreos sobre el dosel (IASD), insectívoros aéreos bajo el dosel (IABD), insectívoros de follaje (INFO), insectívoros-carnívoros (INCA), carnívoros (CARN), frugívoros del dosel (FRDO), frugívoros del sotobosque (FRSO), nectarívoros-polinívoros (NEPO), nectarívoros-omnívoros (NEOM), hematófagos (HEMA) y omnívoros (OMNI).

Resultados

Composición de las comunidades de pequeños mamíferos en bosques primarios

Al menos 61 especies (seis marsupiales, 45 murciélagos y 10 roedores), pertenecientes a nueve familias, conforman las comunidades de pequeños mamíferos que habitan los bosques primarios evaluados (Tablas 8 y 9). Los grupos taxonómicos más diversificados estuvieron representados, en orden de importancia, por las familias Phyllostomidae, Muridae, Didelphidae y Emballonuridae; la primera de ellas con el 54,1% de las especies inventariadas. Estos patrones de dominancia se ajustan con las tendencias registradas para los ecosistemas boscosos de tierras bajas de la Región de Imataca (Capítulo 1): Prueba de bondad de ajuste Kolmogorov-Smirnov ($KS=0,27$; $p>0,2$).

De acuerdo a una prueba de comparación de proporciones (fide Zar, 1984), entre los murciélagos, Carollia perspicillata mostró el valor máximo de abundancia (Tabla 8): 0,17 ind/hr-malla ($q=5,54$; $gl=44$; $p>0,05$), seguido por Sturnira lilium, Pteronotus parnelli, Artibeus obscurus, Carollia brevicauda, Rhinophylla pumilio y Artibeus lituratus (0,03-0,06 ind/hr-malla). Los seis últimos conformaron el 39,3% del total de individuos muestreados ($n=593$), mientras que C. perspicillata representó el 26,5%. Un segundo grupo en importancia estuvo integrado por ocho especies con frecuencias intermedias (0,01-0,02 ind/hr-malla): Phyllostomus hastatus, Tonatia saurophila, T. silvicola, Glossophaga soricina, Artibeus glaucus, A. jamaicensis, Sturnira tildae y Uroderma bilobatum, las cuales constituyeron el 19,2% de los murciélagos colectados en bosques primarios.

Philander opossum y Proechimys cayennensis (Tabla 9) fueron los elementos dominantes entre los pequeños mamíferos no voladores ($q=5,012$; $gl=20$; $p>0,05$), mostrando abundancias relativas similares (0,003 ind/tr-noche) y agrupando al 45,5% del total de individuos trampeados ($n=66$). Ambas especies

Tabla 8. Murciélagos registrados en ambientes boscosos de la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca. MM= muestreo con mallas (se indica el número de ejemplares); OM= otros métodos (Cv= colectado en vuelo, Ra= registro acústico, Ob= observado, Cr= colectado en refugios, Im= información de museos); FE= fajas de enriquecimiento; OA= otras áreas. Los sitios de observación y/o colecta fueron: picas dentro del bosque¹, ecotonos², carreteras y otras áreas deforestadas³, bordes de caños o pequeñas lagunas en áreas abiertas⁴, construcciones humanas⁵, huecos en árboles⁶, termiteros⁷, hojas de epífitas (Araceae)⁸, oquedades a nivel del suelo⁹ y alcantarillas¹⁰. Los gremios ecológicos son descritos en la Metodología.

Taxa	Bosque primario		Bosque aprovechado		Gremio	
	MM	OM	FE	OA		
Emballonuridae						
<i>Connura brevirostris</i> ^{1,2,6}	3		2	1	Cr	IABD
<i>Diclidurus albus</i> ³					Cv	IASD
<i>D. scutatus</i> ³					Cv	IASD
<i>Peropteryx kappleri</i> ²		Ra				IABD
<i>Rhynchonycteris naso</i> ^{2,4}	2			1		IABD
<i>Saccopteryx bilineata</i> ^{1,2,3,6}	2		2	1	Cr	IABD
<i>S. canescens</i> ²	1					IABD
<i>S. leptura</i> ^{1,2,6}	2	Cr		1		IABD
Noctilionidae						
<i>Noctilio albiventris</i> ^{3,4,5}				20		IABD
<i>N. leporinus</i> ⁴				2		IABD
Mormoopidae						
<i>Pteronotus parnellii</i> ^{1,2,3}	44		7	19		IABD
Phyllostomidae						
<i>Chrotopterus auritus</i> ^{2,4}	1					CARN
<i>Macrophyllum macrophyllum</i> ⁴					Im	IABD
<i>Micronycteris daviesi</i> ¹	2					INFO
<i>M. megalotis</i> ^{1,2,9}	1	Cr		1		INFO
<i>M. microtis</i> ¹	1					INFO
<i>M. nicefori</i> ^{1,2}	6		1	1		INFO
<i>Mimon crenulatum</i> ^{1,2,3}	5		1	2		INFO
<i>Phylloderma stenops</i> ^{1,2,6}	3	Cr		2		OMNI
<i>Phyllostomus elongatus</i> ^{1,2}	5				Ob	OMNI

Cont.....

Tabla 8. Cont.

Taxa	Bosque		Bosque aprovechado			Gremio
	primario		MM		OM	
	MM	OM	FE	OA		
<i>P. hastatus</i> ^{1,2,3,6,7}	12	Cr	3	5		OMNI
<i>Tonatia brasiliense</i> ²				2		INFO
<i>T. saurophila</i> ¹	11			1		INFO
<i>T. silvicola</i> ^{1,7}	17	Cr				INFO
<i>Trachops cirrhosus</i> ^{1,2,3,4}	9		3	1		INCA
<i>Vampyrum spectrum</i> ¹	1					CARN
<i>Lonchophylla thomasi</i> ^{1,2}	7		3	3		NEOM
<i>Glossophaga soricina</i> ^{1,2,3,10}	17		1	6	Cr	NEOM
<i>Choeroniscus godmani</i> ¹	2					NEPO
<i>Lichonycteris obscura</i> ²				1		NEPO
<i>Carollia brevicauda</i> ^{1,2}	36		3	36		FRSO
<i>C. perspicillata</i> ^{1,2,3,10}	157	Cr	58	106	Cr	FRSO
<i>Rhinophylla pumilio</i> ^{1,2}	30		8	13		FRSO
<i>Ametrida centurio</i> ^{1,2}	8		3	3		FRSO
<i>Artibeus cinereus</i> ¹	1					FRDO
<i>A. concolor</i> ²			1			FRDO
<i>A. glaucus</i> ^{1,2,8}	14	Cr	1	1		FRDO
<i>A. gnomus</i> ^{1,2}	2		2	1		FRDO
<i>A. jamaicensis</i> ^{1,2,3}	18		6	13		FRDO
<i>A. lituratus</i> ^{1,2}	29		15	45		FRDO
<i>A. obscurus</i> ^{1,2}	42		2			FRDO
<i>Chiroderma villosum</i> ²	1		2	2		FRDO
<i>Platyrrhinus helleri</i> ^{1,2,3}	6		5	7		FRDO
<i>Sturnira lilium</i> ^{1,2,3}	52		83	137		FRSO
<i>S. tildae</i> ^{1,2}	15		6	5		FRSO
<i>Uroderma bilobatum</i> ^{1,2}	10		5	10		FRDO
<i>U. magnirostrum</i> ²			1			FRDO
<i>Vampyressa bidens</i> ^{1,2}	7			1		FRDO
<i>V. pusilla</i> ⁴				1		FRDO
<i>Vampyroides caraccioli</i> ²				1		FRDO
<i>Desmodus rotundus</i> ^{1,2}	5			2		HEMA
Vespertilionidae						
<i>Eptesicus andinus</i> ^{2,4}	1			6		IABD
<i>E. brasiliensis</i> ^{2,4}				3		IABD

Cont.....

Tabla 8. Cont.

Taxa	Bosque primario		Bosque aprovechado		Gremio
	MM	OM	FE	OA	
<i>E. furinalis</i> ^{2,4}				3	IABD
<i>Lasiurus</i> sp. ^{1,2,4}				15	IABD
<i>Myotis nigricans</i> ^{1,2,4}	2			7	IABD
<i>M. riparius</i> ^{1,2}	1			1	IABD
Molossidae					
<i>Eumops auripendulus</i> ⁴				1	IASD
<i>E. hansae</i> ^{2,4}	1			3	IASD
<i>Molossops neglectus</i> ²			1	3	IASD
<i>Molossus ater</i> ^{2,4}	1			103	IASD
<i>M. molossus</i> ⁴				11	IASD

fueron seguidas en importancia por *Occomys paricola*, *Micoureus demerarae* y *Oryzomys capito* (0,001-0,002 ind/tr-noche), las cuales integraron el 27,3% de los ejemplares pertenecientes a este grupo comunitario.

Estructura trófica e interacciones con los diferentes estratos del bosque

A. Murciélagos

Tomando en cuenta las tendencias señaladas en la Figura 11, la comunidad de murciélagos en bosques primarios está integrada en su mayor proporción por frugívoros ($q= 4,474$; $gl= 10$; $p>0,05$). Esta categoría agrupó al 72,2% de los ejemplares colectados, con predominio en un 50,3% de aquellas especies mayormente asociadas al sotobosque: principalmente *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium*, *Carollia brevicauda* y *Rhinophylla pumilio* (Tabla 8), seguidas en importancia por 10 especies (21,9%) cuyos recursos preferenciales se distribuyen en los estratos medios y altos del bosque. Entre estas últimas, las máximas abundancias correspondieron a los frugívoros de mayor porte: *Artibeus obscurus*, *A. lituratus* y *A. jamaicensis*, siendo el primero de ellos el elemento dominante (Tabla 8).

La segunda categoría en importancia estuvo conformada por murciélagos insectívoros ($q= 4,474$; $gl= 10$; $p>0,05$), los cuales agruparon al 19,1% de los individuos muestreados (Figura 11). Los gremios tróficos mayormente representados dentro de esta fracción comunitaria estuvieron constituidos por especies con estrategias alimentarias fundamentadas en la captura de insectos al vuelo bajo el dosel (9,8%), en adición a aquellas especializadas en el consumo de presas posadas sobre el follaje (7,3%). El

Tabla 9. Marsupiales y pequeños roedores registrados en ambientes boscosos de la Unidad V de la Reserva Forestal de Inataca. MT= muestreos con trampas (se indica el número de ejemplares); OM= otros métodos (Ob= observado, Ce= capturado con escopeta, Ma= colectado manualmente, Tf= trampas fuera de las cuadrículas). Los sitios de observación y colecta fueron: Lianas y ramas de árboles¹, sobre el suelo², picas dentro del bosque³, ecotonos⁴, bordes de caños⁵, vegetación herbácea asociada con áreas abiertas⁶ y bosques riparinos⁷. Los gremios ecológicos son descritos en la metodología.

Taxa	Bosque primario		Bosque aprovechado		Gremio
	MT	OM	MT	OM	
Didelphiomorpha					
Didelphidae					
<i>Caluromys philander</i> ^{1,4}				Ob	FOA
<i>Didelphis albiventris</i> ^{1,2,3,4}	1		8	Ob	IOS
<i>D. marsupialis</i> ^{1,2,3,4}	2		5	Ob	IOS
<i>Marmosa murina</i> ^{1,3}	2		4		IOS
<i>Metachirus nudicaudatus</i> ^{2,3}	4	Ce	11	Ce	IOT
<i>Micoureus demerarae</i> ^{1,3}	5		1		IOA
<i>Monodelphis brevicaudata</i> ^{2,3}			1		IOT
<i>Philander opossum</i> ^{1,2,3,4}	16	Ce	68	Ce	IOS
Rodentia					
Sciuridae					
<i>Sciurus aestuans</i> ^{1,4}		Ob		Ob	FGA
Muridae					
<i>Neacomys guianae</i> ^{2,3}	1				IOT
<i>Nectomys squamipes</i> ^{2,3,5,7}	1		1		IOT
<i>Oecomys bicolor</i> ^{1,3}	4		1		FGS
<i>O. concolor</i> ^{1,2,4}				Ob	FGS
<i>O. paricola</i> ^{1,2,3}	8		2		FGS
<i>O. rex</i> ^{1,3}	1		1		FGA
<i>Oligoryzomys fulvescens</i> ^{2,4,6}			1	Ma	
<i>Oryzomys capito</i> ^{2,3}	5	Ce			FOT
<i>O. macconnelli</i> ^{2,3}	1				IOT
<i>Rhipidomys mastacalis</i> ^{1,3}	1				FGA
<i>Zygodontomys brevicauda</i> ^{2,4,6}			3	Tf	
Echimyidae					
<i>Echimyus didelphoides</i> ^{1,3,7}			1		FGA

Cont.....

Tabla 9. Cont.

Taxa	Bosque primario		Bosque aprovechado		Gremio
	MT	OM	MT	OM	
<i>Proechimys</i> sp. ^{2,3}			2		FOT
<i>P. cayennensis</i> ^{2,3,4}	14	Ce	28	Ce	FOT

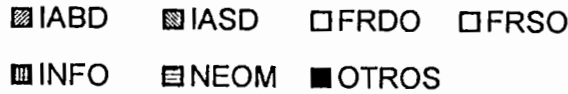
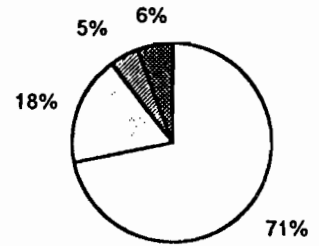
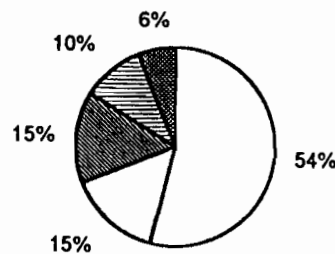
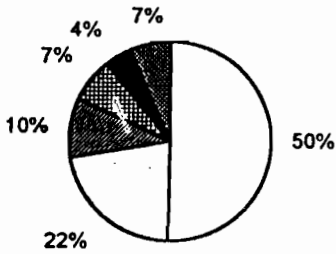
primero de ellos incluye a miembros de las familias Emballonuridae, Mormoopidae y Vespertilionidae (Tabla 8), mientras que el segundo agrupa a siete especies de la subfamilia Phyllostominae, entre las cuales predominaron *Tonatia silvicola* y *T. saurophila*. El resto de los gremios que integran a esta categoría trófica mostraron proporciones inferiores al 1,9%, incluyendo insectívoros que utilizan los estratos aéreos ubicados por encima del dosel (*Diclidurus* spp. y Molossidae) o cuya alimentación en ambientes boscosos se basa en la captura combinada de insectos y pequeños vertebrados (*Trachops cirrhosus*).

Posteriormente, los miembros de la subfamilia Glossophaginae ocuparon el tercer lugar en abundancia dentro de estructura trófica encontrada para esta comunidad (4,4%), seguidos por los omnívoros (3,4%). La primera de estas categorías está integrada por murciélagos especializados en el consumo de nectar (*Choeroniscus godmani* y *Lichonycteris obscura*), así como nectarívoros-omnívoros (*Glossophaga soricina* y *Lonchophylla thomasi*) cuyas dietas incluyen una elevada proporción de frutas e insectos. La segunda agrupa a aquellas especies cuya alimentación se basa en un amplio espectro de recursos (insectos, frutas, néctar de flores y/o vertebrados), siendo *Phyllostomus hastatus* la más frecuente. El resto de los componentes de la estructura trófica constituyeron apenas el 1,2% de los individuos muestreados (Figura 11), entre los cuales están los carnívoros estrictos (*Chrotopterus auritus* y *Vampyrum spectrum*) y los hematófagos (*Desmodus rotundus*).

B. Marsupiales y Roedores

Dentro de este grupo, los insectívoros-omnívoros/semiarbóricolas conformaron el gremio dominante ($q=3,858$; $gl=5$; $p>0,05$), representando el 31,8% de los individuos muestreados (Figura 11); entre ellos, el elemento comunitario más abundante fue *Philander opossum* (Tabla 9). El segundo lugar correspondió a los frugívoros-omnívoros/terrestres (28,8%), constituidos principalmente por el género *Proechimys*, además de *Oryzomys capito*. Ambos gremios fueron seguidos en importancia por los frugívoros-granívoros/semiarbóricolas (18,2%), siendo los más comunes *Oecomys paricola* y *O. bicolor*.

MURCIÉLAGOS



MARSUPIALES Y ROEDORES

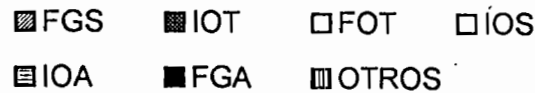
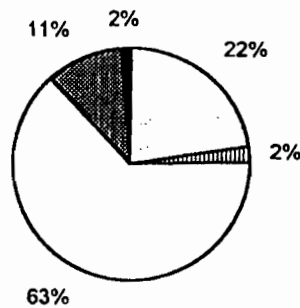
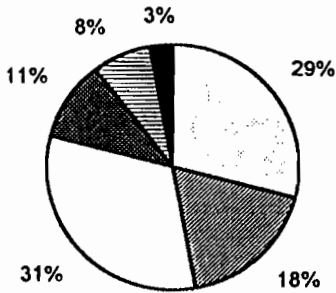


Figura 11. Estructuras tróficas de las comunidades de pequeños mamíferos presentes en ecosistemas boscosos de la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca, incluyendo las tendencias en el uso de los principales estratos que tipifican a estos ecosistemas. Los gremios considerados son descritos en la Metodología.

Aquellas especies mayormente arborícolas (e.g. Micoureus demerarae, Rhipidomys mastacalis y Echimys didelphoides), en adición a los insectívoros-omnívoros/terrestres (e.g. Metachirus nudicaudatus y Monodelphis brevicaudata), conformaron las fracciones minoritarias (10,6% en ambos casos). El primero de estos gremios integra a la mayoría de las especies silvícolas con menores probabilidades de captura utilizando métodos convencionales de muestreo.

Los efectos del aprovechamiento de maderas

A. Cambios en la composición taxonómica

De acuerdo a los datos señalados en las tablas 8 y 9, las comunidades de pequeños mamíferos presentes en los sectores aprovechados estuvieron caracterizadas por el incremento en la abundancia de individuos (expresada en los éxitos de captura) y en la riqueza de especies, con magnitudes que alcanzaron, respectivamente, el 47,5% y el 18% de los valores hallados en bosques primarios (abundancia: 659 vs 972 ind.; riqueza: 61 vs 72 spp.). Sin embargo, entre ambos tipos de bosques las diversidades y equidades no mostraron diferencias significativas (Tabla 10). Es importante señalar que para los análisis correspondientes a esta sección se excluyeron a los roedores Oligoryzomys fulvescens y Zygodontomys brevicauda, los cuales fueron colectados únicamente en ecotonos con áreas deforestadas donde predominan elementos vegetales herbáceos (Tabla 9).

Adicionalmente, en bosques explotados la composición taxonómica de las comunidades evaluadas evidencia un patrón determinado por: 1) la disminución en la frecuencias de aparición del 57,4% de los mamíferos registrados en bosques primarios; 2) el aumento en los valores de frecuencia para el 41% de las especies; y 2) la aparición de 17 especies colectadas únicamente en áreas intervenidas. En el primer caso están incluidos 35 mamíferos pertenecientes a las familias Emballonuridae, Phyllostomidae y Muridae (Tablas 8 y 9), de los cuales 13 no fueron hallados en áreas aprovechadas (Figura 12): Saccopteryx canescens, Chrotopterus auritus, Micronycteris daviesi, M. microtis, Tonatia silvicola, Phyllostomus elongatus, Vampyrum spectrum, Choeroniscus godmani, Artibeus cinereus, Neacomys guianae, Oryzomys capito, O. macconnelli y Rhipidomys mastalis. Por otra parte, dentro de la fracción restante que integra a este primer grupo resaltan además aquellas especies que, a pesar de permanecer como elementos constituyentes de las comunidades presentes en ambientes boscosos secundarios, manifiestan una franca disminución en sus éxitos de captura: Micoureus demerarae, Tonatia saurophila, Artibeus obscurus, A. glaucus, Vampyressa bidens, Oecomys bicolor y O. paricola (Figura 12); la mayoría de ellas fueron encontradas en asociación con algunos bosques riparinos que mantienen su condición prístina dentro de los sectores afectados para la producción de maderas.

Tabla 10. Valores de diversidad (Índice de Shannon-Wiener) y de equidad (Índice de Pielou) encontrados para las comunidades de pequeños mamíferos presentes en ecosistemas boscosos de la Reserva Forestal de Imataca (Unidad V). BP= bosques primarios; BA= bosques aprovechados (BASF=sin fajas de enriquecimiento de la masa forestal remanente; BACF=con fajas). En cada caso las diferencias halladas (df) no son significativas (se incluyen las probabilidades para que las diferencias sean productos del azar: prueba de aleatorización de Solow, 1993).

Renglón	Murciélagos			No Voladores		
	BP	BA	df	BP	BA	df
Diversidad (H')	2,8005	2,6044	0,1961	2,2518	1,7178	0,5339
Equitatividad (J')	0,6897	0,6414	0,0483	0,7517	0,5734	0,1782
Probabilidad del azar para df:	H'= 0,871 J'= 0,882			H'=0,682 J'=0,682		
	BASF	BACF	df			
Diversidad (H')	2,8453	2,1172	0,7281	----	----	----
Equitatividad (J')	0,7319	0,5440	0,1873	----	----	----
Probabilidad del azar para df:	H'= 0,541 J'= 0,540					

Un segundo grupo estuvo constituido por aquellos mamíferos cuyas poblaciones se ven favorecidas por las condiciones ecológicas derivadas del proceso extractivo de árboles: Didelphis albiventris, D. marsupialis, Philander opossum, Metachirus nudicaudatus, Molossus ater, Noctilio albiventris, Lasiurus sp., M. molossus, Eptesicus andinus, E. brasiliensis y E. furinales (Figura 12), los cuales representaron una fracción importante de las especies colectadas con mayores frecuencias en bosques aprovechados (Tablas 8 y 9). De ellos, los elementos dominantes fueron, en orden de importancia: Sturnira lilium: 0,23 ind/hr-malla, Carollia perspicillata: 0,17 ind/hr-malla y Molossus ater: 0,11 ind/hr-malla ($q=5,616$; $gl=49$; $p>0,05$) - la primera con el 26,8% de los murciélagos colectados, en adición a Philander opossum: 0,013 ind/tr-noche y Proechimys cayennensis: 0,005 ind/tr-noche ($q=4,796$; $gl=15$; $p>0,05$) - la primera agrupando al 49,3% de los pequeños mamíferos no voladores.

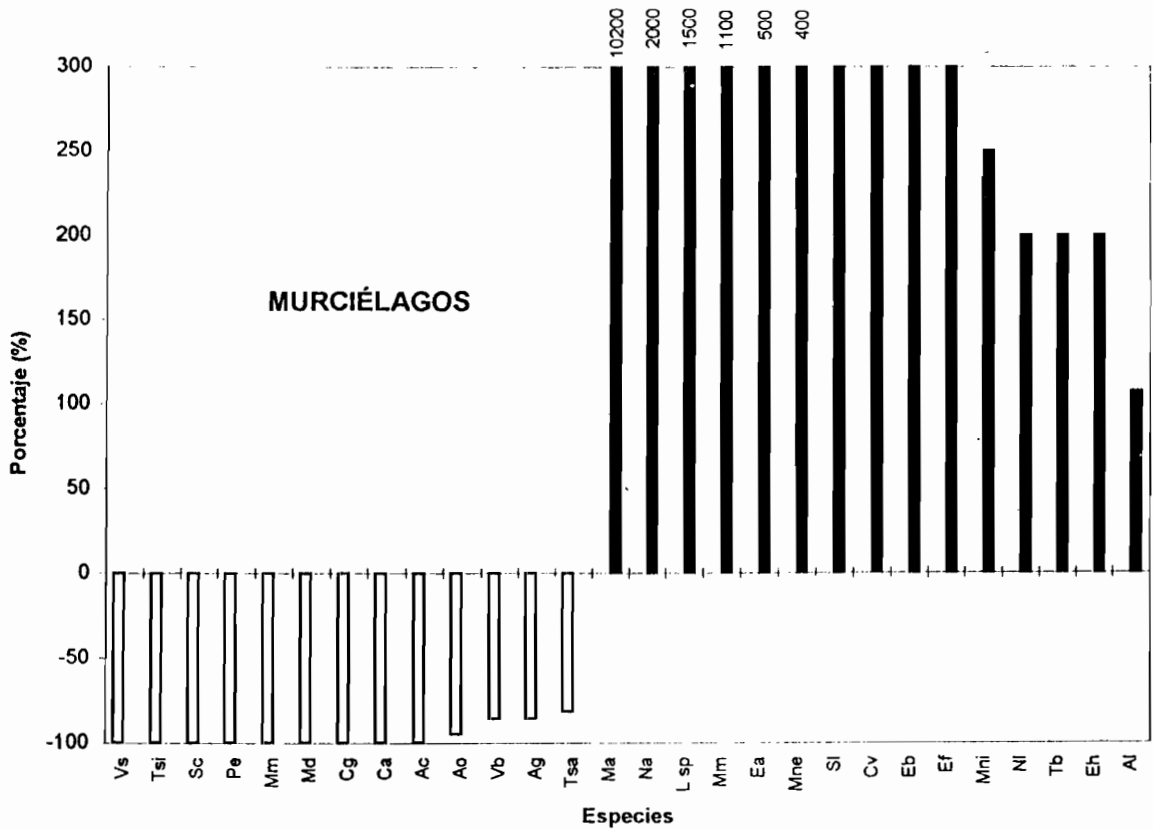
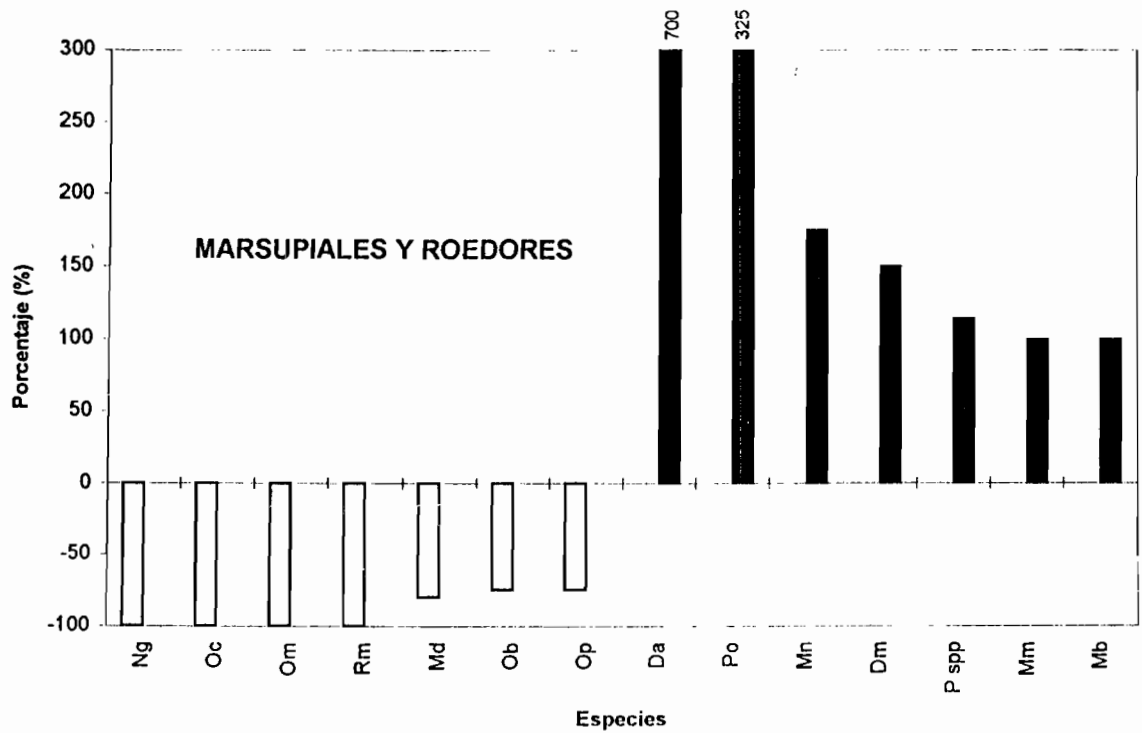


Figura 12. Variaciones en las frecuencias de aparición de algunas especies de pequeños mamíferos registradas en bosques aprovechados de la Reserva Forestal de Imataca (Unidad V), con respecto a los valores hallados en ambientes primarios. Las abreviaciones corresponden a la nomenclatura utilizada en las tablas 8 y 9.

En términos globales, las distribuciones de abundancias encontradas en estos bosques muestran variaciones significativas con respecto a los patrones hallados en áreas no perturbadas ($X^2= 366,5$ y $186,2$; $gl=61$ y 22 ; $p<0,0001$), con tendencias caracterizadas principalmente por el incremento en las proporciones de individuos pertenecientes a las especies más comunes (Figura 13), en adición a una menor representatividad de la fracción comunitaria correspondiente a los murciélagos con dominancias intermedias.

B. Simplificación de las estructuras gremiales

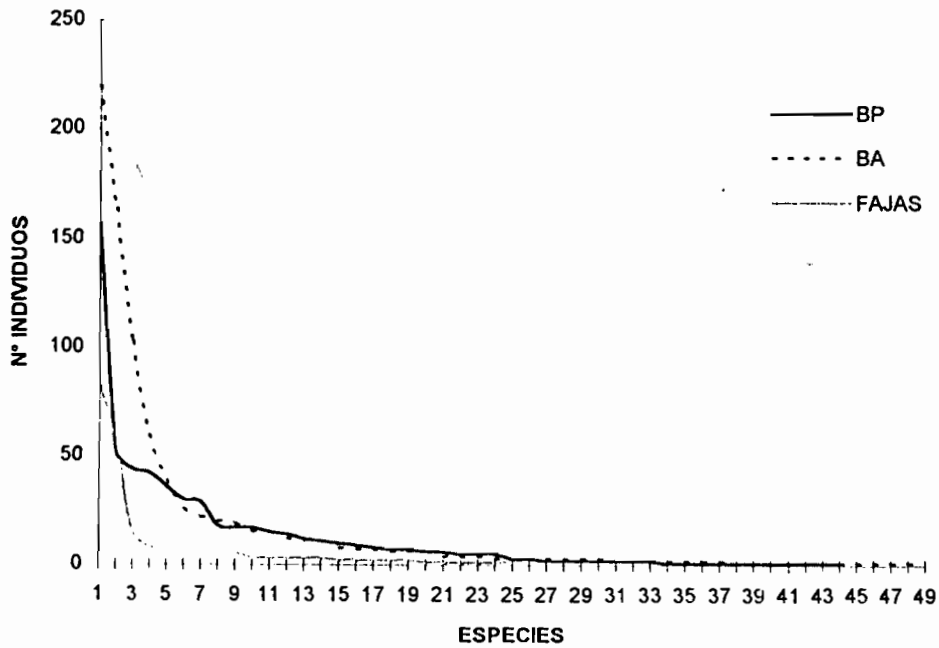
Al igual que lo observado en bosques primarios, en los sectores afectados por la extracción de maderas-los frugívoros del sotobosque (Figura 11) conformaron el gremio dominante ($55,2\%$ - $q=4,474$; $gl=10$; $p>0,05$), aunque en este caso Sturnira lilium superó en más de un 34% los valores de abundancia hallados para el resto de las especies tróficamente relacionadas: principalmente Carollia perspicillata, C. brevicauda y Rhinophylla punilio (Tabla 8). Este grupo comunitario fue seguido en importancia (aunque en proporciones inferiores a un 15%) por: 1) los insectívoros con preferencias por el consumo de presas en los estratos superiores del bosque, incluyendo a la familia Molossidae (e.g. Molossus ater y M. molossus); 2) los frugívoros del dosel de la subfamilia Stenoderminae (e.g. Artibeus lituratus); y 3) los insectívoros asociados con los estratos medios, tales como Pteronotus parnelli y la familia Vespertilionidae (e.g. Eptesicus spp. y Lasiurus sp.). Los gremios restantes presentaron frecuencias de aparición inferiores al 1,5%, destacándose la ausencia de carnívoros. Este patrón de dominancia muestra diferencias significativas con respecto a la estructura trófica registrada en bosques primarios ($X^2= 824,67$; $gl= 10$; $p<0,0001$).

En relación a la comunidad de pequeños mamíferos no voladores (Figura 11), en bosques aprovechados se observa un incremento significativo de insectívoros-omnívoros/semiarborícolas ($q=4,170$; $gl= 7$; $p>0,05$), los cuales conformaron el 63,4% de los componentes comunitarios e incluyeron como especie dominante al marsupial Philander opossum (Tabla 9). Por otra parte y al igual que lo encontrado en áreas boscosas no degradadas, este gremio fue seguido en importancia por los frugívoros-omnívoros/terrestres, cuyos componentes integraron el 22,4% de los ejemplares muestreados y estuvieron agrupados exclusivamente en el género Proechimys (Tabla 9). La tercera posición es ocupada por los insectívoros-omnívoros/terrestres: 9,6% (presentando como especie más frecuente al marsupial Metachirus nudicaudatus), mientras que el resto de los gremios fueron hallados en proporciones inferiores a un 3,7%.

La silvicultura en fajas y sus influencias sobre algunos componentes comunitarios

Para evaluar los efectos complementarios de las fajas de enriquecimiento (Capítulo 3) con respecto a la

MURCIÉLAGOS



MARSUPIALES Y ROEDORES

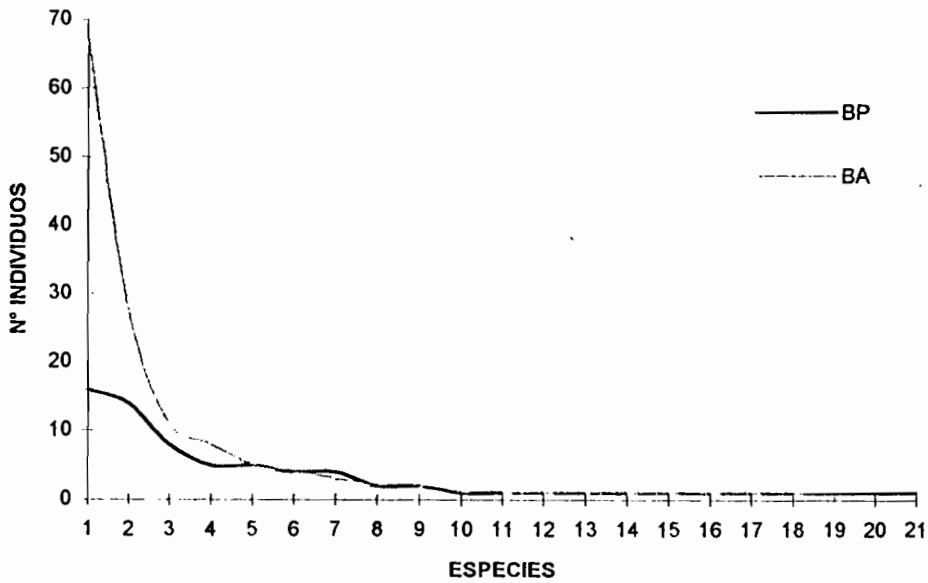


Figura 13. Distribución de abundancias para los elementos constituyentes de las comunidades de pequeños mamíferos presentes en bosques primarios (BP) y aprovechados (BA) de la Reserva Forestal de Imataca (Unidad V).

extracción selectiva de árboles, se utilizaron a los murciélagos como grupo indicador de la condición ecológica de aquellos habitats asociados con estas prácticas silviculturales. Para ello se implementó un esfuerzo de muestreo equivalente a 227 hr-malla, que correspondió al 23,8% del esfuerzo total acumulado en bosques aprovechados (952 hr-malla).

Los resultados evidencian un éxito de captura de 0,99 ind/hr-malla, superior en un 15,1% al valor encontrado en otras áreas explotadas (0,86 ind/hr-malla), con un incremento de 1,4 órdenes de magnitud en la riqueza de especies por unidad de esfuerzo (0,12 spp./hr-malla vs 0,05 spp./hr-malla) y una distribución de abundancias relativas (expresadas en función de los esfuerzos de muestreo) que presenta diferencias significativas con respecto a los bosques aprovechados sin fajas ($X^2= 646,9$; $gl= 61$; $p<0,0001$); no obstante, las diversidades y equidades encontradas en ambos sectores fueron estadísticamente similares (Tabla 10). Las especies dominantes estuvieron representadas por *Sturnira lilium* y *Carollia perspicillata* (Tabla 8), agrupando al 65,3% de los ejemplares colectados. Ambos taxa fueron seguidos en importancia por *Artibeus lituratus*, *Pteronotus parnelli*, *Platyrrhinus helleri*, *Uroderma bilobatum*, *Rhinophylla pumilio* y *Artibeus jamaicensis*, los cuales en conjunto conformaron apenas el 20% de los individuos muestreados.

Por otra parte, esta comunidad estuvo caracterizada por la simplificación extrema de su estructura trófica (Figura 11): $X^2=830-1467$; $gl=7-9$; $p<0,0001$, como resultado de la ausencia de dos gremios registrados en otras áreas explotadas (nectarívoros-polinívoros y hematófagos), además de los carnívoros (Tabla 8). Por el contrario, los frugívoros del sotobosque y del dosel constituyeron los grupos más abundantes (71,6% y 17,8% de los componentes comunitarios, respectivamente). La fracción restante incluyó, en orden de importancia, a insectívoros aéreos bajo el dosel (*Saccopteryx bilineata* y *Cormura brevirostris*), nectarívoros-omnívoros (*Glossophaga soricina* y *Lonchophylla thomasi*), insectívoros-carnívoros (*Trachops cirrhosus*), omnívoros (*Phyllostomus hastatus*), insectívoros del follaje (*Mimon crenulatum* y *Micronycteris nicefori*) e insectívoros aéreos sobre el dosel (*Molossops neglectus*); cada uno de estos gremios apareciendo en proporciones inferiores a un 5% (Figura 11).

Discusión

Composición y estructura de las comunidades en bosques primarios

El listado de los pequeños mamíferos registrados en el marco de este proyecto integra al 82,2% de las especies cuyas distribuciones conocidas abarcan los bosques de tierras bajas del extremo nororiental de la Guayana Venezolana (Ochoa et al., 1993a; Capítulo 1), por lo que constituye una buena representación de la mastofauna potencialmente presente en las áreas evaluadas. No obstante, es importante resaltar la ausencia de algunos componentes comunitarios cuyas estrategias ecológicas y patrones de distribución

geográfica podrían condicionar una baja abundancia en los sectores seleccionados para los diagnósticos de campo, así como en aquellos estratos arbóreos accesibles con métodos convencionales de muestreo (Humphrey y Bonaccorso, 1979). Entre ellos se incluyen: 1) representantes de la familia Thyropteridae, cuya disponibilidad de refugios incrementa en áreas con una mayor densidad de hierbas monocotiledoneas (e.g. Heliconia spp.); 2) polívoros, frugívoros y/o granívoros mayormente relacionados con los niveles medios y altos del bosque (e.g. Marmosops parvidens, Phyllostomus discolor, Choeromiscus minor, Lionycteris spurelli, Anoura spp., Artibeus amplus, Mesophylla macconnelli, Chiroderma trinitatum, Rhipidomys couesi y R. leucodactylus); 3) murciélagos insectívoros que utilizan principalmente el espacio aéreo ubicado por encima del dosel (e.g. Diclidurus ingens, Eumops glaucinus, Cynomops spp. y Promops centralis); 4) murciélagos cavernícolas cuyos refugios preferenciales no están asociados con los patrones geológicos y de relieve que caracterizan a esta localidad (e.g. Peropteryx macrotis, Pteronotus davyi, Lonchorhina spp. y Natalus tumidirostris); y 5) especies no voladoras semiacuáticas (e.g. Chironectes minimus y Neusticomys venezuelae) dependientes de la presencia de cursos de agua sobre sustratos rocosos (Emmons y Feer, 1990; Marshall, 1978; Voss, 1988), a diferencia del carácter arenoso que tipifica a los drenajes existentes en el área de estudio.

Es importante resaltar que la riqueza taxonómica encontrada para los bosques primarios podría ser mayor, si además de los efectos de muestreo derivados del azar se contemplan los siguientes aspectos:

- debido a las limitaciones de los métodos convencionales utilizados en este estudio, los cuales permiten detectar únicamente aquellos elementos faunísticos presentes en los estratos inferiores del bosque y en un número determinado de variantes microambientales, la composición taxonómica encontrada en bosques no intervenidos representaría sólo una aproximación a su valor real. En este sentido y tomando en cuenta que los bosques constituyen el único bioma existente en la Unidad V, aquellos taxa registrados únicamente en áreas boscosas aprovechadas pudieran ser considerados como elementos constituyentes de las comunidades propias de ambientes prístinos.
- a diferencia de lo planteado en el punto anterior, la simplificación estructural del bosque, ocasionada por la extracción de árboles maderables y la deforestación de algunas áreas, incrementaría las probabilidades de captura y observación para muchos de los componentes faunísticos presentes en los sectores explotados, permitiendo además una mayor cobertura dentro del gradiente microambiental al utilizar métodos convencionales de muestreo. Por esta razón, la riqueza de especies registrada en estos ambientes constituiría una representación más precisa de la diversidad de pequeños mamíferos que caracteriza a los bosques explotados.
- los aspectos señalados en los puntos anteriores estarían parcialmente corroborados por las curvas de saturación de especies mostradas en la Figura 14, donde se observan, para los bosques aprovechados,

tendencias que evidencian un punto de inflexión a partir de menores esfuerzos de muestreo, así como una mayor riqueza de especies con esfuerzos equivalentes en el caso de los murciélagos.

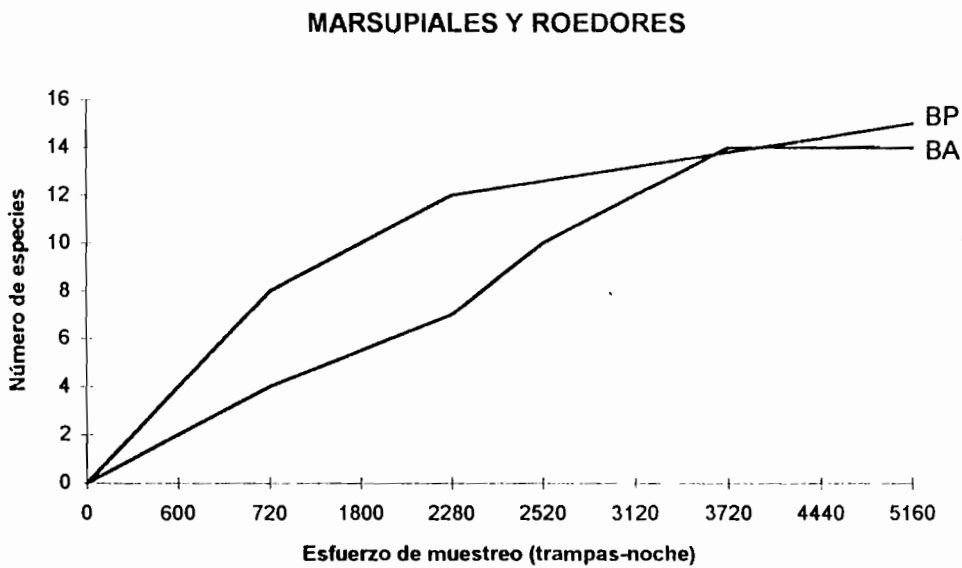
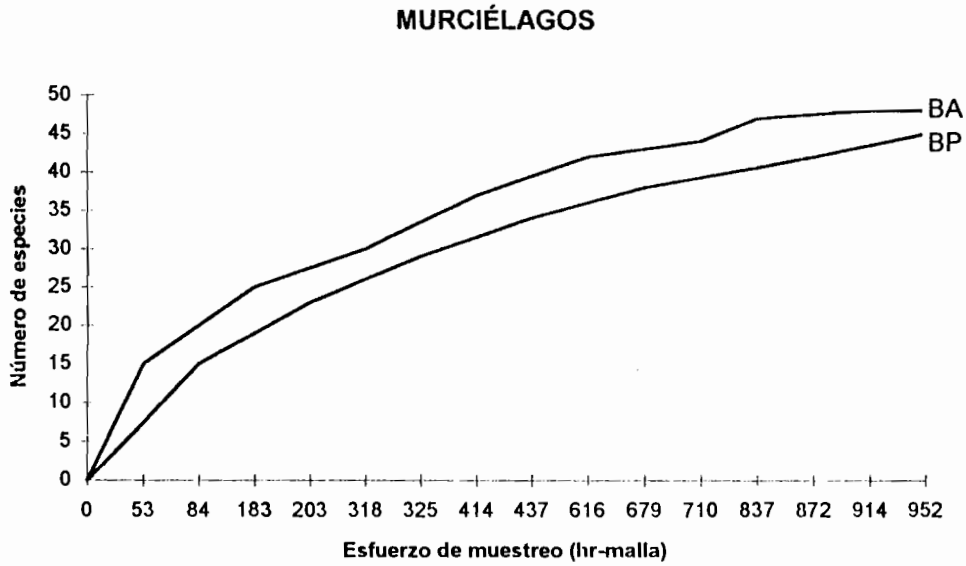


Figura 14. Curvas de saturación de especies obtenidas para los diferentes grupos de pequeños mamíferos inventariados en la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca. BP= bosques primarios; BA= bosques aprovechados.

En lo que respecta a la distribución gremial, los patrones aquí descritos coinciden con las tendencias observadas en otras localidades boscosas de la Guayana (Brosset y Charles-Dominique, 1990; Charles-Dominique et al., 1981; Handley, 1976; Ochoa et al., 1993a; Voss y Emmons, 1996), donde las comunidades de pequeños mamíferos están tipificadas por:

- una mayor abundancia de murciélagos frugívoros del sotobosque (principalmente el género Carollia), seguidos en importancia por los frugívoros del dosel (con dominancia del género Artibeus), los insectívoros asociados con los estratos medios del bosque (siendo Pteronotus parnelli la especie más común en la mayoría de los casos) y los depredadores/omnívoros de la subfamilia Phyllostominae (e.g. Micronycteris spp., Tonatia spp. y Phyllostomus spp.); y
- el predominio de frugívoros-omnívoros/terrestres (e.g. Proechimys spp. y Oryzomys spp.) e insectívoros-omnívoros/semiarbóricolas (e.g. Marmosa spp. y Oecomys spp.) dentro de la fracción comunitaria correspondiente a las especies no voladoras.

No obstante, es importante destacar algunas particularidades de las estructuras comunitarias encontradas en los bosques primarios que caracterizan al área de estudio. Por un lado, llaman la atención las equivalencias encontradas en las abundancias relativas de Philander opossum y las especies del género Proechimys; este último taxon conocido como el componente predominante dentro de las comunidades de pequeños mamíferos presentes en la mayoría de los bosques de tierras bajas que conforman su área de distribución (Eisenberg et al., 1979; Emmons, 1982 y 1984; Everard y Tikasingh, 1973; Handley, 1976; Janson y Emmons, 1990; Ochoa et al., 1988; Voss y Emmons, 1996). Dichas equivalencias podrían estar determinadas, entre otras cosas, por la baja calidad nutricional de los suelos arenosos y ácidos que caracterizan a la Unidad V de Imataca (Franco, 1987), estableciéndose un balance entre la utilización de los recursos alimentarios disponibles para un consumidor primario terrestre como Proechimys spp. y un depredador-omnívoro semiarbóricola como Philander opossum (Emmons y Feer, 1990; Smythe, 1987) cuyas estrategias tróficas (Fonseca y Cerqueira, 1991) no dependen exclusivamente de la escasa productividad vegetal que caracteriza a los estratos inferiores de estos ecosistemas (Terborgh, 1992b).

Como complemento a lo expuesto anteriormente, es necesario resaltar los bajos niveles poblacionales encontrados para una elevada proporción de las especies inventariadas, en comparación con otras áreas boscosas del país (e.g. piedemonte de Los Andes) donde los éxitos de captura muestran valores significativamente mayores (Ochoa et al., 1988; Capítulo 2). Entre los factores condicionantes de estas diferencias, además de aquellos relacionados con la filogenia e historia natural de algunas especies consideradas como raras en una gran parte de su área de distribución (Emmons, 1984; Janson y Emmons, 1990; Kinnaird y Eisenberg, 1989; Mares y Ernest, 1995; Robinson y Redford, 1986b y 1989; Terborgh y Winter, 1980; Voss y Emmons, 1996), cabe destacar la existencia en otras regiones de

sustratos edáficos que garantizan una mayor productividad, como resultado de un incremento en el contenido de arcillas y, por ende, en la capacidad para la retención de agua y nutrientes (Mogollón y Comerma, 1995).

Los efectos de la pérdida y degradación de hábitats primarios

Aunque resulta aún escasa la información relacionada con los impactos del aprovechamiento de maderas sobre los componentes comunitarios aquí evaluados, los conocimientos disponibles para otros grupos animales han puesto en evidencia las estrechas interacciones que existen entre los niveles de afectación de bosques primarios y las respuestas de algunas especies sensibles a la degradación de estos ecosistemas (Fragoso, 1991; Frumhoff, 1995; Johns, 1985, 1986, 1988, 1991 y 1992a; Mason, 1996; Ochoa et al., 1988; Rodríguez, 1992; Terborgh, 1992a; Uhl y Vieira, 1989).

En este sentido, aunque los resultados del presente estudio revelan que las alteraciones ambientales generadas por la extracción de árboles con fines maderables (cuyas características más resaltantes fueron descritas en el Capítulo 3) no implican la aparición de cambios significativos en los niveles de diversidad y equidad, sus efectos estarían condicionando una serie de respuestas en las comunidades de pequeños mamíferos, algunas de las cuales se corresponden con las hipótesis planteadas en el marco de este proyecto. Las mismas pueden ser resumidas de la siguiente manera: 1) una simplificación en las estructuras comunitarias, aún considerando la mayor accesibilidad de los estratos boscosos muestreados en áreas aprovechadas; 2) un incremento en los éxitos de captura y en la riqueza taxonómica, así como en las proporciones de especies que utilizan más eficientemente los recursos disponibles en ambientes típicos de estadios serales tempranos; 3) la extirpación o disminución de los niveles poblacionales de aquellos elementos comunitarios mayormente asociados con la condición prístina del bosque; y 4) la aparición de una distribución de abundancias donde se acentúa el predominio de la fracción de individuos pertenecientes a las especies más comunes. Estos cambios se hacen más evidentes en aquellos sectores afectados por la silvicultura en fajas, donde las comunidades de murciélagos muestran una simplificación extrema, predominando aquellas especies capaces de utilizar el espectro mucho menor de recursos disponibles en estos ambientes.

La interrupción o eliminación del estrato arbóreo, como resultado de la tumba y el acarreo de árboles, condiciona, en primera instancia, una drástica disminución en la oferta de alimento y estratos de movilidad (Charles-Dominique, 1986; Johns, 1985 y 1988; Uhl y Vieira, 1989), principalmente para las especies arborícolas o cuyos componentes principales de la dieta son obtenidos en el dosel (e.g. néctar, frutos o semillas). Esta particularidad adquiere mayor relevancia al tomar en cuenta las posibles interacciones entre algunos consumidores primarios y los renglones alimentarios producidos por las especies arbóreas de

valor comercial (e.g. Inga spp., Spondias mombin y Ceiba pentandra) o cuyos patrones fenológicos permiten considerarlas como claves durante los períodos anuales de menor productividad (Fleming et al., 1987; Johns, 1985 y 1988; Terborgh, 1986; Capítulo 3).

Aunque los conocimientos sobre la historia natural de la mayoría de los taxa que conforman las comunidades evaluadas resultan aún preliminares, es posible incluir dentro de este grupo a especies como Micoureus demerarae, Artibeus obscurus, Vampyressa bidens, Oecomys paricola y Rhipidomys mastacalis (Bonaccorso y Humphrey, 1984; Brosset y Charles-Dominique, 1990; Charles-Dominique et al., 1981; Emmons y Feer, 1990; Gardner, 1977; Handley, 1976), las cuales no fueron registradas en bosques aprovechados o mostraron abundancias mucho menores (Tablas 8 y 9). Por otra parte, es importante destacar que la eliminación del estrato arbóreo no sólo afecta a los mamíferos cuyos recursos son obtenidos directamente en el dosel, sino que además incrementa las probabilidades de extinción local de algunas especies terrestres, sobre todo cuando la extracción de árboles se traduce en una reducción drástica en la caída de algunos renglones alimentarios hacia el sotobosque (fundamentalmente frutas), incrementándose los niveles de competencia entre los frugívoros y/o granívoros que dependen de estos aportes: e.g. Proechimys spp. y Oryzomys spp. (Smythe, 1986 y 1987; Terborgh, 1986).

En adición a los aspectos antes señalados, es necesario tomar en cuenta el efecto regulador que ejerce el techo arbóreo sobre el microclima del sotobosque (Denslow, 1980), cuya interrupción estaría generando una serie de impactos negativos sobre los componentes comunitarios con las máximas restricciones ecofisiológicas (Frumhoff, 1995). Dentro de este grupo podrían ser incluidos algunos murciélagos filostómicos (Humphrey y Bonaccorso, 1979), así como aquellas especies silvícolas mayormente asociadas con ambientes primarios (Emmons y Feer, 1990; Handley, 1976) o cuyas presas preferenciales estarían reguladas por la condición prístina del bosque (Frumhoff, 1995; Johns, 1988; Fenton et al., 1992): e.g. Peropteryx kappleri, Chrotopterus auritus, Vampyrum spectrum, Micronycteris daviesi, Tonatia silvicola y T. saurophila.

La disponibilidad de refugios constituye un factor condicionante de las estructuras comunitarias en la mayoría de los ecosistemas (Fenton, 1990; Fenton et al., 1992; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Morrison, 1980; Voss y Emmons, 1996), el cual no ha sido lo suficientemente resaltado en la literatura concerniente al estudio de pequeños mamíferos en bosques neotropicales. Dicho factor adquiere particular relevancia dentro de las áreas evaluadas, debido no sólo a la ausencia de cavernas, sino también a una marcada escasez de epífitas, palmas y musáceas que constituyen importantes fuentes de refugios para una fracción de la comunidad integrada principalmente por roedores y marsupiales trepadores (e.g. Rhipidomys spp. y Micoureus demerarae), así como murciélagos nómadas de la subfamilia Stenoderminae (Emmons y Feer, 1990; Morrison, 1980; Novack, 1991). Por otra parte, con la extracción de árboles mayores de 40 cm de

diámetro, la disminución en la oferta de este recurso pasa a ser un factor extremadamente limitante para un número importante de mamíferos que utilizan preferencialmente los huecos formados en los troncos y ramas de árboles maduros en pie, así como algunos termiteros construidos en estas estructuras (e.g. Tonatia spp., Chrotopterus auritus, Vampyrum spectrum, Molossidae, Rhipidomys spp. y Echimys spp.).

En términos globales puede decirse que la reducción en la disponibilidad de recursos alimentarios y el cambio microclimático producido por la eliminación de los elementos arbóreos emergentes, en adición a la pérdida de oportunidades de refugios y estratos de movilidad, constituyen algunos de los aspectos que explicarían en gran medida la simplificación estructural de las comunidades presentes en bosques primarios. Estos cambios se expresan en las menores abundancias relativas de: 1) consumidores primarios estrictos y especies arborícolas, 2) aquellos mamíferos con altas restricciones ecofisiológicas; 3) depredadores cuyas presas estarían asociadas con la condición prístina del bosque; y 4) especies con una menor disponibilidad de refugios al ser eliminados los árboles de mayor porte. Los dos últimos factores explicarían parcialmente las bajas proporciones de murciélagos carnívoros e insectívoros del follaje encontradas en aquellas áreas con un mayor grado de perturbación (Fenton, 1990; Fenton et al., 1992; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Johns, 1986 y 1988; Johns et al., 1985).

En contraposición a las respuestas que muestran los mamíferos más sensibles a la intervención de habitats primarios, existe un grupo de especies cuyas estrategias ecológicas les permiten utilizar eficientemente el espectro de recursos disponible en aquellas áreas donde se reduce el componente arbóreo e incrementa la abundancia de plantas pioneras: e.g. refugios debajo de troncos caídos, hongos, invertebrados del suelo y frutos de Solanum spp. y Cecropia spp. (Charles-Dominique, 1986; Kikkawa y Dwyer, 1992). En este sentido, en los sectores mayormente afectados por la extracción de árboles, las estrategias más exitosas incluyen a murciélagos frugívoros del sotobosque (entre los cuales Sturnira lilium muestra incrementos poblacionales altamente significativos en comparación con los bosques primarios) o frugívoros nómadas asociados con el dosel (e.g. Artibeus lituratus); estos murciélagos además de incorporar en su dieta una proporción elevada de frutos producidos por plantas colonizadoras (Autino y Bárquez, 1993; Charles-Dominique, 1986 y 1991; Bonaccorso, 1979; Fleming, 1988; Fleming y Heithaus, 1981; Gardner, 1977; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Uhl et al., 1981), en el caso de las especies nómadas, sus patrones de movilidad les garantizan un mayor acceso a los recursos disponibles tanto en áreas degradadas como en bosques primarios relativamente distantes (Bonaccorso y Humphrey, 1984; Soriano, 1983). Por otra parte, dentro de la fracción de especies no voladoras, los depredadores-omnívoros semiarborícolas (representados fundamentalmente por Philander opossum) dominan sobre los frugívoros-omnívoros de hábitos estrictamente terrestres (e.g. Proechimys cayennensis). Dichos resultados contrastan con la mayoría de los datos publicados para ecosistemas boscosos neotropicales, donde los

géneros Carollia y Proechimys conforman la fracción de pequeños mamíferos predominante (Emmons, 1984; Handley, 1976; Humphrey y Bonaccorso, 1979; Janson y Emmons, 1990; Ochoa et al., 1988).

Entre los factores que podrían explicar estas tendencias, es necesario resaltar nuevamente la condición edáfica presente en el área de estudio, la cual condiciona un mayor grado de resiliencia para aquellos mamíferos tolerantes a la baja productividad primaria, sobre todo en las etapas iniciales de la regeneración del bosque. En tal sentido, de los contenidos estomacales analizados en este proyecto para Sturnira lilium (n= 96) se evidencia una marcada preferencia por los frutos de Solanum rugosum (Lew y Ochoa, 1994), una de las especies pioneras más abundantes en los sectores con los máximos niveles de perturbación y cuya fructificación ocurre durante casi todo el año (Charles-Dominique, 1986). Por el contrario, Carollia perspicillata (n= 113) mostró una dieta mucho más diversificada, cuyos componentes fueron consumidos en proporciones estadísticamente similares. De esta manera, C. perspicillata estaría actuando en esta localidad como un mantenedor de la diversidad de aquella fracción vegetal que constituye su dieta (ver también Fleming, 1988; Fleming y Heithaus, 1981; Willig et al., 1993), mientras que S. lilium representaría un importante dispersor de algunas plantas colonizadoras dominantes en las primeras fases de la regeneración natural, aumentando sus niveles poblacionales como resultado de un incremento en la capacidad de carga.

En lo que respecta a P. opossum, su amplio espectro trófico (con preferencias por la depredación de invertebrados y pequeños vertebrados) y sus hábitos trepadores (Emmons y Feer, 1990; Fonseca y Cerqueira, 1991) garantizan un mayor acceso a los recursos disponibles en áreas explotadas, donde la modificación de los patrones de productividad a nivel de los estratos inferiores, unida a la interrupción de los aportes provenientes del dosel, constituyen algunas de las razones que explican las menores abundancias relativas de consumidores primarios frugívoro-granívoros/omnívoros de hábitos terrestres, tales como Proechimys cayennensis, a diferencia de las equivalencias encontradas para ambas especies en ambientes prístinos. Sin embargo, el espectro de recursos que integra la dieta del género Proechimys (frutas, semillas, raíces y micorrizas), además de su habilidad para utilizar los refugios formados entre los troncos de árboles caídos, constituyen factores que incrementan su adaptabilidad a las condiciones predominantes en bosques secundarios (Emmons, 1982; Emmons y Feer, 1990; Johns, 1986), aún en niveles poblacionales superiores a los registrados en áreas no perturbadas.

Otro aspecto de interés lo constituye el aumento en las proporciones de murciélagos insectívoros de vuelo libre (Molossidae) a nivel de los estratos medios y bajos de las áreas más deforestadas, con el predominio evidente de Molossus ater (Tabla 8), el cual ha sido registrado en otros ecosistemas boscosos como un componente importante de la quirópterofauna (Ochoa et al., 1995). Los representantes de esta familia aprovechan los grandes claros que genera la construcción de patios de acarreo y vialidad (Fenton, 1990; Johns, 1986; Johns et al., 1985), donde se facilita la ejecución de sus vuelos libres para la captura

de insectos y el acceso a fuentes de agua, pudiendo ser detectados con métodos convencionales de muestreo.

Finalmente, es importante destacar que aunque muchos de los mamíferos conocidos en la Unidad V de Imataca fueron registrados en áreas afectadas por la extracción de maderas, algunos de ellos podrían presentar densidades inferiores a los valores requeridos para mantener una población mínima viable (Franklin, 1980; Soule, 1980), sobre todo en aquellos sectores ecológicamente aislados (Bennett, 1987; Friend, 1987; Terborgh, 1992a). Esta particularidad, además de constituir un factor que incrementa el potencial de consanguinidad en estas especies, se traduce en una disminución de la variabilidad genética necesaria para asegurar un nivel óptimo de adaptabilidad ante presiones selectivas adversas (Franklin, 1980; Soule, 1980; Wilcox, 1980).

Implicaciones para la conservación de la diversidad biológica local

Aunque el análisis de las sensibilidades estimadas para la mastofauna de Imataca (Capítulo 2) no revela los máximos valores para la mayoría de los componentes comunitarios aquí evaluados, los resultados de este proyecto evidencian la importancia de considerar a los pequeños mamíferos de esta localidad como elementos claves para la conservación de la diversidad biológica que tipifica a los ecosistemas boscosos de la Guayana. En este sentido, las políticas forestales a ser desarrolladas en el corto y mediano plazo, deben tomar en cuenta entre sus prioridades la selección de sistemas extractivos fundamentados en el conocimiento de la dinámica ecológica y la variabilidad espacial de aquellos bosques sujetos a intervención (Uhl y Vieira, 1989), favoreciendo además el mantenimiento de los niveles de complejidad que caracterizan a las comunidades animales en ambientes primarios.

En lo que respecta a este último aspecto, aunque la información disponible sobre las respuestas de comunidades de pequeños mamíferos ante los efectos de la extracción de árboles con fines maderables resulta aún preliminar, los datos aquí señalados corroboran las estrechas dependencias que existen entre los patrones ecológicos de algunos grupos taxonómicos y la condición primaria del bosque (Fenton et al., 1992; Johns, 1986; Johns et al., 1985). Estos elementos comunitarios, además de integrar a las especies con mayores prioridades para su conservación, constituyen importantes indicadores que pueden ser utilizados en el diagnóstico de los impactos de la extracción de árboles con fines maderables y en el monitoreo continuo de los procesos de regeneración natural (Johns, 1992a).

Varias alternativas han sido planteadas para la elaboración de planes de manejo forestal que contemplen la protección de la biota asociada con los bosques de Imataca. Entre ellas resalta el diseño de áreas para la preservación de los ecosistemas boscosos que caracterizan a esta localidad, constituídas principalmente por corredores de bosques primarios que corresponden a los sectores con menores potenciales para la extracción de maderas: zonas con pendientes superiores al 30% y bosques riparinos

(MARNR, 1994; Capítulo 5). Sin embargo, la implementación de estas iniciativas se ha visto limitada por la ausencia de una política que incentive la participación de los diferentes entes relacionados con su planificación (e.g. SEFORVEN, empresas madereras y comunidades locales), paralelamente a la ejecución de programas de investigación y seguimiento que permitan adecuar sus objetivos a las realidades ambientales de cada región.

Entre las prioridades a ser tomadas en cuenta en el corto plazo debe contemplarse el desarrollo de investigaciones orientadas a: 1) la caracterización de las principales interacciones planta-animal y sus implicaciones en el manejo de bosques; 2) el diagnóstico de la dinámica de regeneración natural de aquellas áreas con un mayor grado de intervención; 3) la adecuación de los métodos silviculturales a las realidades ecológicas y socioeconómicas de cada región; 4) los inventarios de la diversidad biológica asociada con estos bosques; 5) el estudio de la ecología poblacional de las especies más afectadas por la perturbación de habitats primarios; y 6) la selección de áreas con mayores potencialidades para su preservación.

Un ejemplo de estos estudios lo constituye el diagnóstico de las implicaciones ecológicas del incremento en los niveles poblacionales de roedores frugívoro-omnívoros del género *Proechimys* en áreas afectadas por el aprovechamiento de maderas (ver también Johns, 1986; Ochoa et al., 1988), los cuales constituyen importantes depredadores de las semillas de algunos elementos arbóreos remanentes (Smythe, 1986 y 1987) y al mismo tiempo actúan como agentes dispersores de las micorrizas que conforman una parte de su dieta (Emmons, 1982; Johns, 1986). En este sentido, el balance entre los efectos ejercidos por estos mamíferos sobre el potencial de regeneración del bosque, ya sea a través de su contribución al establecimiento de asociaciones con micorrizas (Johnson, 1996) o la eliminación de la viabilidad de una fracción del banco de semillas (Frumhoff, 1995), representan aspectos que deben ser considerados dentro de cualquier estrategia orientada al manejo sostenido de estos ecosistemas.

El éxito en el desarrollo de estos planteamientos no sólo dependerá de la contribución presupuestaria que puedan hacer los sectores más beneficiados por la utilización de bosques como fuentes de materia prima para la industria maderera, sino que además deberá fundamentarse en la constitución de equipos de trabajo con la capacidad técnica requerida para enfrentar el reto que significa el estudio de la dinámica de bosques y su valoración bajo esquemas de uso múltiple. Por otra parte, el sector gubernamental, como ente rector de la política forestal venezolana, tiene el compromiso de promover el diseño y ejecución de estrategias conjuntas, acordes con los lineamientos establecidos a nivel internacional para la conservación de la diversidad biológica en aquellos ecosistemas boscosos que tipifican a la Región Neotropical (Blockhus et al., 1992; ITTO, 1991; PNUMA, 1992; TCA, 1993; WRI et al., 1995).

Capítulo 5

DISEÑO DE UNA ALTERNATIVA PARA LA CONSERVACION DE LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA EN BOSQUES PRODUCTORES DE MADERAS DE LA GUAYANA VENEZOLANA

Resumen

Cerca del 12% del Territorio Venezolano pertenece a las figuras de Reservas Forestales y Lotes Boscosos, ambas destinadas a delimitar bosques con potencial para la producción de maderas. De esta superficie, el 94% se ubica en la Región Guayana, donde se ha previsto el desarrollo intensivo de la industria maderera. La existencia de conflictos por el uso de la tierra en estas figuras, como resultado de una compleja problemática socioeconómica, aunado a la extracción de árboles utilizando métodos poco fundamentados en el conocimiento de la dinámica de estos ecosistemas, ha conducido a la pérdida o degradación de una superficie significativa de bosques primarios, cuya recuperación y aprovechamiento sostenido aún continúan siendo hipotéticos. En algunas localidades la vegetación boscosa han sido sustituida por comunidades vegetales herbáceas, con la consecuente extinción local de un número importante de taxa sensibles a estas modificaciones. Para tratar de solventar esta situación, dentro de la normativa que regula el manejo de bosques con fines maderables el gobierno venezolano contempla la protección de un área representativa de los ecosistemas boscosos presentes en cada concesión. No obstante, la selección y el diseño de dichas áreas no se han sustentado en criterios ecológicos, por lo que en la mayoría de los casos sus características no representan a los principales gradientes comunitarios que tipifican a cada localidad, quedando además dispuestas como pequeñas islas que no satisfacen los requerimientos espaciales de muchas especies animales y dificultan el intercambio genético necesario para el mantenimiento de poblaciones viables. Basados en estos aspectos, así como en el diagnóstico de los efectos del aprovechamiento de maderas sobre la mastofauna que habita los ecosistemas boscosos de la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca, en este capítulo se propone una alternativa para la preservación de la diversidad biológica que caracteriza a esta localidad, fundamentada en el establecimiento de un sistema de corredores de bosques primarios en asociación con los sectores destinados a la extracción de árboles con fines maderables.

Introducción

Durante las últimas décadas la región neotropical ha sido el escenario de un incremento acelerado en las tasas de degradación y pérdida de una amplia superficie boscosa (Anderson, 1990; Johnson y Cabarle, 1993; Whitmore y Sayer, 1992), como resultado de una demanda creciente de tierras para la agricultura, la ganadería, la actividad minera, la expansión urbana y la producción de maderas (Banco Mundial, 1992; Bisbal, 1988; Figueroa, 1987; Johnson, 1991; Repetto, 1988; TCA et al., 1991; WRI, 1991). Esta situación ha determinado la necesidad de instrumentar medidas que favorezcan la recuperación de aquellos sectores más afectados por estas actividades (Elliot, 1991a; WRI et al., 1992), mientras que al mismo tiempo se evalúan algunas alternativas para la protección de áreas representativas de la condición prístina de estos ecosistemas (Castaño, 1993; Johns, 1992a; Miller, 1992).

En lo que respecta al aprovechamiento de madereras con fines industriales, los planteamientos más recientes sobre la problemática que confronta el manejo de bosques tropicales resaltan la importancia de

establecer estrategias orientadas a conservar los altos niveles de diversidad biológica presentes en estas formaciones vegetales (Blockhus et al., 1992; ITTO, 1991; McNeelly et al., 1990). En tal sentido, diversas instituciones, así como algunos acuerdos y tratados internacionales (e.g. Organización Mundial de la Maderas Tropicales, Tratado de Cooperación Amazónica, Plan de Acción Forestal Tropical y Ley Aprobatoria del Convenio sobre Diversidad Biológica) han incluido entre sus propuestas fundamentales el diseño de programas destinados a la protección de aquellas comunidades y especies más sensibles al proceso extractivo de árboles maderables, así como el diagnóstico de las implicaciones ecológicas de los sistemas de manejo desarrollados a nivel regional y su utilidad como alternativas para el aprovechamiento sostenido de bosques naturales (CLCDMA, 1991; Elliot, 1991a; ITTO, 1991; Kemp, 1992; TCA, 1993; TCA et al., 1991; WRI et al., 1992).

El aprovechamiento de maderas y sus efectos sobre la fauna

Dentro de la Región de Imataca y otras áreas de la Guayana donde se han desarrollado planes de manejo para la producción de maderas, son diversas las causas que determinan la extirpación o reducción de los niveles poblacionales de un número importante de plantas y animales (Mason, 1996; Thiollay, 1992; capítulos 2, 3 y 4). En tal sentido, la eliminación o degradación de bosques primarios constituye uno de los procesos que incide negativamente sobre la estructura y composición de algunas comunidades, como resultado, entre otras cosas, de una modificación drástica en los patrones estructurales y microclimáticos que caracterizan a los estratos inferiores de estos ecosistemas (Denslow, 1980; Lovejoy et al., 1986; Johns, 1992a; Whitmore, 1986), así como la disminución o desaparición de recursos claves (e.g. fuentes de alimentos, refugios y estratos de movilidad) para aquellas especies más sensibles al proceso extractivo de árboles (Johns, 1988 y 1992a; Mason, 1996; Myers, 1986; Uhl y Vieira, 1989; Capítulo 4).

Por otra parte, las metodologías de manejo forestal utilizadas en Venezuela para la producción de maderas provenientes de bosques latifoliados, llevan implícitos un conjunto de factores que incrementan el potencial de extinción de algunos elementos faunísticos (capítulos 2, 3 y 4). Entre ellos resaltan la construcción de infraestructuras para el acarreo y venta de la madera (e.g. patios y vías de penetración), en adición a una serie de conflictos socioeconómicos asociados con esta actividad, los cuales han generado, entre otras cosas, un aumento en el consumo de fauna silvestre por parte de los pobladores locales y el personal que labora en las empresas concesionarias (Bisbal, 1994a; Frumhoff, 1995; Capítulo 2).

En relación al primero de estos factores, en diversas oportunidades han sido discutidos los impactos ecológicos derivados del aclareo artificial de bosques primarios (Frumhoff, 1995; Johns, 1988 y 1992a; Jordan, 1986; Mason, 1996; Thiollay, 1992; Uhl y Nepstad, 1990; Uhl y Vieira, 1989), cuyos efectos más evidentes incluyen una disminución en las tasas de regeneración natural de la vegetación boscosa (Charles-Dominique, 1986; Saldarriaga y Uhl, 1986; Whitmore, 1986). Por otra parte, la extensa cobertura que

caracteriza a este tipo de perturbaciones y el efecto de borde que las mismas generan, constituyen dos aspectos que inciden sobre el potencial de extinción de un número importante de especies animales (Johns, 1986; Mason, 1996; Thiollay, 1992), la mayoría de las cuales dependen de la presencia de estratos arbóreos continuos o están sujetas a una mayor mortalidad como consecuencia del paso constante de vehículos automotores y sus altas sensibilidades ecofisiológicas (Mason, 1996; Capítulos 2 y 4). Entre estas especies se puede señalar para Imataca a un grupo de murciélagos de la subfamilia Phyllostominae (principalmente insectívoros del follaje como Tonatia silvicola, T. saurophila y Micronycteris daviesi), así como algunos mamíferos arborícolas que utilizan preferencialmente los estratos superiores del bosque (e.g. Rhipidomys mastacalis, Potos flavus, Cocndou melanurus y Pithecia pithecia).

En lo que respecta a las actividades de caza, aunque las mismas cuentan con regulaciones por parte del gobierno venezolano (Venezuela, 1970) y algunas empresas concesionarias, en los últimos años han experimentado incrementos apreciables como resultado de la crisis económica que atraviesan la mayoría de los pobladores locales de la región y el interés de las compañías madereras por reducir los costos de alimentación del personal obrero. Previo a la década de los 80, la extracción de especies animales en Imataca se fundamentaba en la búsqueda de fuentes proteicas como medio de subsistencia para algunas familias criollas e indígenas asentadas en el área. No obstante, paralelamente al desarrollo de la explotación forestal, la población indígena local ha intensificado el uso del recurso fauna como una alternativa para el intercambio de productos elaborados (e.g. arroz, pastas, sal, azúcar y harina de maíz precocida), los cuales son comercializados ilegalmente en los campamentos establecidos dentro de las concesiones. Por otra parte, muchas empresas contratistas disminuyen sus costos de operación mediante el consumo de carne proveniente de especies silvestres (e.g. Mazama americana, Tayassu pecari, Dasyopus kappleri, Agouti paca y Crax alector), obtenida directamente en los bosques circundantes a los campamentos (Capítulo 2).

Cada uno de los aspectos anteriormente señalados impone la necesidad de evaluar alternativas para mitigar esta problemática y establecer medidas que garanticen la preservación de la diversidad biológica presente en esta región. Dichas alternativas podrían ser incorporadas en los planes de manejo previstos para cada concesión y constituyen oportunidades para la solución de algunos conflictos de uso planteados en aquellos ecosistemas boscosos de tierras bajas que caracterizan al Escudo de Guayana (TCA, 1993).

Fundamentos de la propuesta

En adición a los planteamientos ya señalados, existen múltiples razones que justifican la conservación de los bosques de tierras bajas de la Guayana Venezolana como una prioridad a nivel regional. Entre ellas resaltan: a) su complejidad biótica, incluyendo un número considerable de especies endémicas (e.g. La

Marca, 1992; Ochoa et al., 1993a; Phelps y de Schauensee, 1978; Steycermark et al., 1995) y de grupos étnicos (Arvelo, 1983; Eguillor, 1991; Lizarralde, 1992); b) su elevado potencial para la producción de recursos alternativos no maderables (Maeglin, 1991; Petit, 1992); c) su importancia como reguladores del clima global (Elliot, 1991b; WWF, 1991); d) el papel relevante que desempeñan en el mantenimiento de la dinámica de grandes cuencas hidrográficas (Gondelles, 1992); y e) su escasa representatividad dentro del sistema de áreas naturales bajo protección estricta (Bevilacqua y Ochoa, 1990; MARNR, 1992a).

Para promover la conservación de estos ecosistemas, el Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables de Venezuela, a través del Servicio Forestal Venezolano, contempla entre su normativa la preservación de un porcentaje de la superficie de cada unidad de manejo forestal o concesión, bajo esquemas de ordenamiento que incluyen figuras como Reservorios Genéticos y Zonas de Protección Integral (Venezuela, 1992b). Sin embargo, los siguientes aspectos permiten considerar a esta medida como deficiente, sobre todo si se toman en cuenta los fundamentos implícitos en cualquier estrategia destinada a la conservación de la biota presente en los bosques de esta región:

- De acuerdo a las superficies asignadas a las diferentes unidades de manejo que conforman la Reserva Forestal de Imataca, las cuales poseen un área promedio de 156.000 ha (rango=57.500-366.000 ha; n=21), las extensiones de algunos sectores propuestos para su protección como reservorios de diversidad biológica podrían ser inferiores a los territorios requeridos por aquellas especies animales de mayor movilidad (e.g. Panthera onca y Tayassu pecari). Los aspectos implícitos en esta problemática han sido discutidos por Harris (1984), Johns (1986 y 1992a), Lovejoy (1985), Ochoa et al. (1988), Redford y Robinson (1991a) y Shafer (1990).
- Como un agravante a lo señalado en el punto anterior, la mayoría de las empresas concesionarias han descartado a estas áreas dentro de sus planes de zonificación.
- En la delimitación de los reservorios no son incorporadas las variantes fisiográficas más representativas de cada unidad; por el contrario, su selección se fundamenta en intereses estrictamente económicos, con preferencias por aquellos sectores que contienen altas densidades de especies arbóreas de valor comercial.
- Frecuentemente las áreas propuestas como reservorios coinciden con los linderos de las unidades bajo producción, donde las presiones de uso son mucho mayores y se manifiesta un marcado efecto de borde. Esto se hace más evidente en aquellos sectores que carecen de zonas de amortiguamiento o que limitan con otros ambientes no boscosos (Musinsky, 1991).
- Por su disposición como pequeñas islas distanciadas entre si dentro de una misma Reserva Forestal, el conjunto de Reservorios dificulta el intercambio biológico necesario para mantener la viabilidad de algunas poblaciones de plantas y animales (Heywood y Stuart, 1992; Musinsky, 1991; Shafer, 1990;

Wilcox, 1980). Esto responde a la falta de estrategias globales para el ordenamiento de áreas dentro de cada Reserva, ya que los planes de zonificación para las diferentes unidades son elaborados en forma independiente.

- No se han instrumentado programas de educación y extensión dirigidos a los pobladores locales, a través de los cuales se impartan conocimientos sobre la ubicación e importancia de estos Reservorios. Por otra parte, tampoco se han desarrollado estrategias para la evaluación y el monitoreo continuo de estas áreas.

Sobre la base de estos planteamientos y como un aporte a la conservación de la diversidad biológica presente en la Región de Imataca, a continuación se propone una alternativa para la preservación de bosques primarios en concesiones destinadas al aprovechamiento de recursos maderables. La misma se fundamenta en un sistema interconectado de áreas representativas de los ecosistemas boscosos que caracterizan a la Unidad V, tomando en cuenta los principios que regulan la teoría ecológica aplicada al diseño de corredores biológicos (Beier y Loe, 1992; Harris, 1984; Harris y Gallagher, 1989; Harris y Scheck, 1991; Musinsky, 1991; Noss, 1987; Shafer, 1990).

Bases para el diseño

Cerca del 99% de la superficie que abarca la Unidad V presenta un relieve que corresponde al paisaje fisiográfico de Penillanuras, el cual consiste en la presencia alternada de drenajes o Bajos seguidos por lomeros o Bancos (Figura 15), cuyas cotas altitudinales varían entre 140 y 260 m. Esta condición fisiográfica facilita el diseño de un complejo de corredores de bosques primarios, constituidos por los sectores asociados a las líneas de drenaje continuo y de mayor extensión que recorren la unidad siguiendo un patrón interdigitado. De esta manera se hace factible el establecimiento de un sistema de áreas naturales interconectadas y protegidas de los efectos del proceso extractivo de maderas, el cual abarcaría un sector relativamente extenso dentro de la unidad, con la posibilidad de ampliarlo hacia otras unidades adyacentes y topográficamente similares.

En adición a estos planteamientos, la posible instrumentación de esta modalidad de Reservorios se sustenta en una serie de aspectos que llevan implícitos los intereses económicos de las empresas madereras, del gobierno como ente manejador del bosque y de aquellas instituciones preocupadas por la conservación de las comunidades típicas de la región:

- Por sus características edáficas (suelos frágiles e inundables), los Bajos (fundamentalmente los más anchos) presentan limitaciones para el desarrollo de actividades extractivas, debido a que impiden el paso de maquinaria pesada y la construcción de infraestructura vial.
- En comparación con los sectores más alejados de las líneas de drenaje, los Bajos poseen una menor

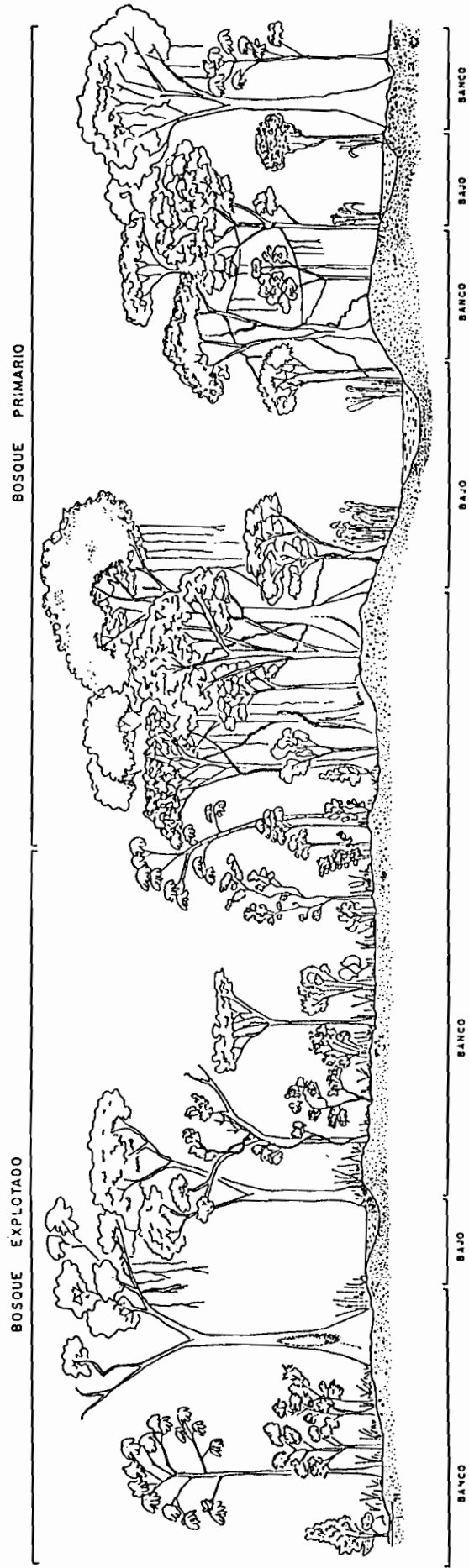


Figura 15. Corte esquemático de un sector boscoso de la Microcuenca del Río Botararimo (Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca), indicando el patrón de relieve en penillanuras.

densidad y riqueza de especies arbóreas de alto valor comercial. Una idea de estas diferencias se muestra en la Tabla 11.

- De acuerdo al inventario y evaluación de las comunidades de mamíferos que habitan esta unidad de manejo (Capítulo 4), en los bosques asociados con los bajos de mayor extensión (aún dentro de

Tabla 11. Ubicación preferencial en el relieve de Penillanura para las principales especies forestales aprovechadas en la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca.

Nombre común	Nombre científico	Bajos*	Bancos**
Algarrobo	Hymenea coubaril		--
Baramán	Catostemma commune	--	
Carapa	Carapa guianensis	--	
Caro	Enterolobium cyclocarpum		--
Cedro amargo	Cedrela odorata		--
Cedro blanco	Simaruba amara		--
Cedro dulce	Erithea globosa		--
Ceiba	Ceiba petandra	--	
Congrio	Diploporis purpurea		--
Cuajo	Virola surinamensis	--	
Guamo colorado	Inga alba		--
Guarapo	Qualca dinizii		--
Jobo	Spondias mombin		--
Josefino	Stryphonodendron sp.		--
Laurel	Nectandra grandis		--
Leche de cochino	Alexa imperatricis		--
Majagua	Sterculia prurins		--
Majaguillo	Eschweilera subglandulosa		--
Mora	Mora congriipii	--	
Murcillo	Erisma uncinatum		--
Pata de danto	Terminalia amazonia		--
Pilón Rosado	Pera schomburgkiana		--
Purgüo	Manilkara bidentata		--
Puy	Tabebuia avellanedae		--
Roble	Platymiscium pinnatum		--
Samán	Phitecelobium jupumba		--
Simarúa	Acaranda copaia		--
Sun-sun	Didymopanax morototonii		--
Zapatero	Peltogyne prophyrocardia		--

* Corresponden a las cotas inferiores asociadas a los drenajes.

** Incluyen los sectores topográficamente más alejados de las líneas de drenaje.

aquellas áreas ya aprovechadas) la riqueza de especies supera en un 26,9% al valor hallado en otros sectores explotados (Tabla 12) y está constituida por muchos de los taxa sensibles a la alteración de hábitats primarios. Esto se evidenció para siete de los nueve órdenes estudiados, los cuales en conjunto incluyeron a 21 especies (17,5% del total inventariado en esta localidad) cuya presencia en ambientes secundarios se restringió a bosques riparinos exentos del proceso extractivo.

Tabla 12. Composición de las comunidades de mamíferos en ambientes boscosos de la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca. TEI= total de especies inventariadas; BA= bosques aprovechados en sectores alejados de las líneas de drenajes (Bancos); BA+BNI= áreas conformadas por una combinación de bosques aprovechados y bosques riparinos no intervenidos.

Ordenes	TEI	BA		BA+BNI		Diferencia (% del TEI)
		Riqueza	% del TEI	Riqueza	% del TEI	
Marsupialia	8	8	100	8	100	-----
Xenarthra	8	5	62,5	7	87,5	25,0
Chiroptera	62	41	66,1	50	80,7	14,5
Primates	3	0	0	3	100	100
Carnívora	15	11	73,3	12	80,0	6,7
Perissodactyla	1	0	0	1	100	100
Artiodactyla*	4	2	50	4	100	50,0
Rodentia**	18	10	55,6	13	72,2	16,7
Lagomorpha	1	1	100	1	100	-----
Total	120	78	65,0	99	82,5	17,5

* No incluye a *Odocoileus virginianus*, cuyos registros en Imataca se restringen a sabanas y herbazales.

** No incluye a *Zygodontomys brevicauda* y *Oligoryzomys fulvescens*, los cuales fueron hallados únicamente en rastrojos y herbazales asociados con áreas deforestadas.

- La propuesta ha recibido buena acogida por parte del Servicio Forestal Venezolano y la empresa maderera responsable de la explotación (INTECMACA), lo que incrementa sus factibilidades de implementación y facilita el desarrollo de programas conjuntos para su evaluación y monitoreo.
- Por encontrarse la Reserva Forestal de Imataca en contacto con los linderos de algunas áreas naturales que presentan prioridades de protección y manejo, incluyendo uno de los Parques Nacionales venezolanos considerados en peligro (Canaima), además de ser zona limítrofe con Guyana, resulta indispensable el diseño de medidas proteccionistas similares a las que aquí se proponen, con el fin de favorecer el intercambio biológico entre estas áreas y al mismo tiempo facilitar el logro de estrategias para la conservación del patrimonio biológico regional.

Características generales

Como fase inicial para ser desarrollada en el corto plazo, se ha previsto que un primer tramo del sistema de corredores esté representado por las afluentes principales de la Microcuenca del Río Botanamo, ubicada en el sector sur de la Unidad V con una superficie cercana a las 30.500 ha (Figura 16). El área aproximada propuesta para incorporar en la primera fase es de 6.000 ha, correspondiendo a las zonas de influencia de las líneas de drenaje delimitadas por la cota altitudinal 160.

Es importante señalar algunas de las ventajas implícitas en la selección de este sector dentro de la Unidad V:

- Posee fácil acceso, ya que intercepta dos vías importantes de comunicación: la carretera Tumeremo-Corregente, en el norte, y la carretera Tumeremo-Bochinche, en el lindero sur (Figura 16).
- Se dispone de información previa sobre algunas características ambientales de esta microcuenca, incluyendo mapas temáticos de suelos, topografía y vegetación.
- Existe el interés, por parte de la empresa concesionaria, para desarrollar infraestructuras (e.g. picas y campamentos) que permitan el acceso dentro del área, facilitando la ejecución de investigaciones básicas o programas de monitoreo continuo.
- Por su cercanía a los campamentos principales de la empresa, se hace muy factible la construcción de caminerías y centros de interpretación para el desarrollo de actividades de extensión, educación ambiental y ecoturismo.
- Las áreas adyacentes a la microcuenca carecen de presiones de uso diferentes a aquellas de índole estrictamente forestal, lo que facilita la aplicación de medidas para su manejo e incrementa las posibilidades de éxito de la propuesta en términos proteccionistas. Por otra parte, la empresa concesionaria, junto con el Servicio Forestal Venezolano y la Guardia Nacional, mantienen programas continuos para el control y fiscalización de actividades.

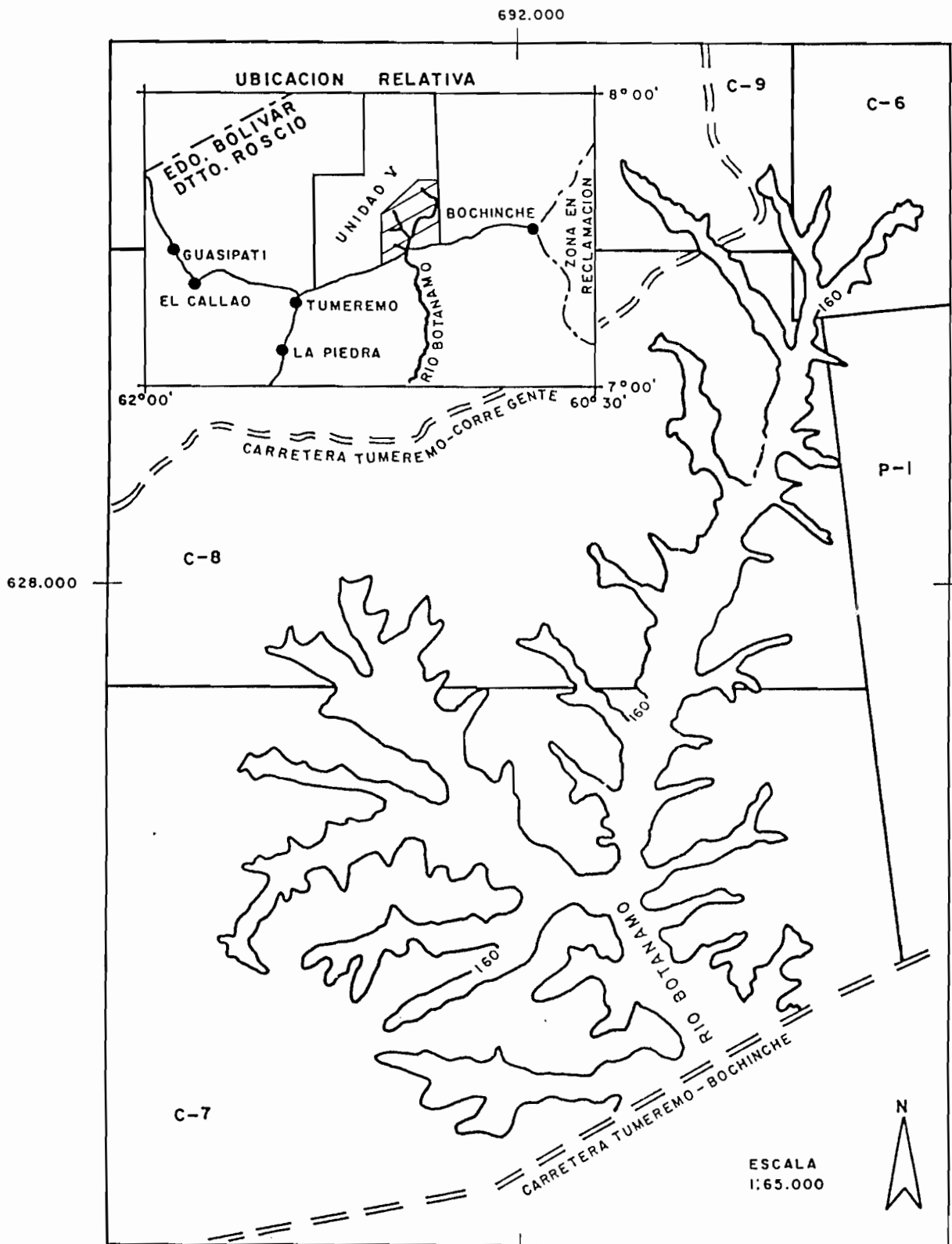


Figura 16. Diseño y ubicación espacial del corredor ecológico propuesto en este trabajo para la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca, el cual abarca los sectores de la Microcuenca del Río Botanamo delimitados por la cota altitudinal 160.

- Por su extensión y disposición espacial, el área de la microcuenca del Río Botanamo delimitada por la cota altitudinal 160, contiene una representación importante del gradiente fisiográfico que caracteriza al sector sur de esta Unidad.

Implicaciones para la conservación de la diversidad biológica local

El uso de la cota 160 para delimitar los sectores que pudieran ser incluidos en la propuesta, permite establecer un corredor continuo cuyo ancho efectivo varía entre 200 m y 3000 m (Figura 16). Con este diseño se garantiza la incorporación al sistema de un gradiente comunitario integrado por la vegetación que caracteriza tanto a las zonas inundables contiguas a los cursos de agua, como a los sectores más alejados de las líneas de drenaje (Figura 15). Por otra parte, si se analizan algunas características del plan de manejo desarrollado para la Reserva Forestal de Imataca (Rodríguez, 1987), resaltan varios aspectos que podrían ser considerados como complementos a la función protectora de los corredores aquí propuestos y apoyarían su selección como alternativa viable para la conservación de la biota regional:

En la mayoría de los sectores explotados la extracción selectiva de árboles implica la existencia de una masa boscosa remanente que es utilizada por un número elevado de especies animales capaces de adaptarse a la nueva condición del bosque (Tabla 12). Entre ellas predominan algunas taxa con estrategias ecofisiológicas que no dependen estrictamente de la presencia de ambientes primarios y que consumen un amplio espectro de recursos disponibles en hábitats secundarios (Capítulo 4). Adicionalmente, algunos sectores donde las densidades de árboles comerciales son muy bajas permanecen sin ser intervenidos luego de finalizado el proceso extractivo, creando un mosaico de hábitats que puede ser utilizado por un grupo de especies poco o moderadamente sensibles a las modificaciones impuestas por la explotación, o que no requieren superficies extensas de bosques primarios (Bennett, 1987; Johns, 1992a).

La existencia de parches boscosos no perturbados dentro de las áreas ya intervenidas es también inducida por la modalidad administrativa utilizada por el gobierno venezolano para el aprovechamiento de bosques en esta localidad, la cual se fundamenta en la asignación de cuotas anuales volumétricas en forma policíclica (Venezuela, 1977). Esto implica que al extraerse el volumen correspondiente a un determinado año o compartimiento, algunos sectores quedan sin ser intervenidos, manteniendo una representación importante de las comunidades típicas de ambientes primarios.

Conviene resaltar que el sistema policíclico desarrollado en la Unidad V, el cual está pautado para 40 años, asegura que por un tiempo relativamente prolongado los compartimientos más distantes permanezcan sin ser afectados mientras se recuperan las áreas utilizadas en las primeras etapas de la explotación, sirviendo como fuentes de colonización y como áreas de intercambio biológico para las especies más propensas a utilizar el corredor como refugio natural.

Adicionalmente, es necesario tomar en cuenta que los Bajos de extensiones moderadas ubicados fuera de la Microcuenca del Botanano y que no son afectados directamente por la extracción de árboles, constituyen importantes refugios para muchas especies y ejercerían una función protectora complementaria, aunque los mismos no sean el resultado de un proceso que incorpore su planificación y diseño. No obstante, si al elaborar los planes anuales de corta se reducen los niveles de extracción de árboles en los principales Bajos de cada compartimiento, la contribución a la conservación integral del bosque sería mucho mayor.

Si además de considerar los aspectos implícitos en los métodos extractivos, se implementa la protección de algunas áreas utilizando la modalidad aquí propuesta, en el caso de grupos animales como los mamíferos se favorecería la permanencia en sectores explotados de un 82,5% (n= 99) de las especies registradas en esta localidad (Tabla 12). Los grupos taxonómicos más favorecidos serían Primates, Perissodactyla, Artiodactyla y Xenarthra (Tabla 12), seguidos por Chiroptera, Rodentia y Carnivora.

Como puntos complementarios, al evaluar las implicaciones de la propuesta para la conservación de la biota de esta localidad resulta también importante considerar que, de acuerdo a la composición, estructura y dinámica de estos bosques, existiría un nivel óptimo de extracción por encima del cual algunas especies pueden extinguirse localmente, aún existiendo dentro del área sectores poco perturbados. Dicho nivel podría ser estimado mediante un programa multidisciplinario de investigaciones básicas, en el cual se tomen en cuenta las principales variables comunitarias que caracterizan a los ecosistemas boscosos tropicales (Grubb, 1977; Hubbell y Foster, 1987; Mabberley, 1992; Terborgh, 1992b; Whittaker, 1975).

En adición a estos aspectos, es necesario considerar que un grupo de mamíferos registrados durante este estudio en bosques explotados, muestran reducciones significativas en sus niveles poblacionales en comparación con los valores obtenidos para bosques primarios (Capítulo 4). Esto podría condicionar una menor variabilidad genética y una disminución en la capacidad de respuesta ante presiones selectivas adversas, como consecuencia de un bajo potencial demográfico (Caughley, 1977; Harris, 1984; Heywood y Stuart, 1992). Ambos aspectos adquieren mayor relevancia cuando se plantea la posibilidad de un segundo ciclo de corta para un mismo compartimiento de explotación, previo al tiempo mínimo requerido para que algunas especies alcancen niveles poblacionales estables (Heywood y Stuart, 1992; Johns, 1992a).

Así mismo, algunas especies presentes en áreas explotadas podrían extinguirse localmente al incrementar la superficie continua de bosques degradados y hacerse más distantes los linderos con bosques primarios, disminuyendo las posibilidades de obtener recursos claves asociados a la condición prístina de estos ecosistemas. Este efecto se reduciría con el diseño de un corredor interconectado similares al que aquí se propone (Heywood y Stuart, 1992), cuyo potencial protector, además de estar influenciado por su composición ecosistémica, su extensión relativa y su distribución espacial, dependerá también del contacto

que pueda tener con masas continuas de bosques primarios (Bennett, 1987; Lovejoy et al., 1986; Shafer, 1990).

En este sentido, al expandirse la superficie de bosques degradados dentro de una misma unidad de manejo, disminuirán las posibilidades de contacto entre el corredor y aquellos sectores aún no afectados por la explotación. No obstante, debe señalarse que, a diferencia de lo planteado cuando un corredor boscoso está rodeado por ambientes que generan grandes contrastes ecológicos (e.g. bosques-sabanas y bosques-áreas deforestadas), en nuestro caso se trata de un gradiente representado fundamentalmente por la misma formación vegetal. Esto hace menos relevante la presencia de tramos relativamente estrechos o peninsulares como parte del diseño propuesto, los cuales, bajo otras circunstancias, pueden conformar barreras para el desplazamiento de algunas especies a lo largo del corredor (Musinsky, 1991).

Finalmente es necesario resaltar que las bondades de una alternativa como la propuesta en este trabajo, tomando en cuenta los impactos ecológicos generados por el proceso extractivo de maderas, dependerá del manejo integrado de un conjunto de parámetros, muchos de las cuales han sido poco evaluadas en un contexto biológico-conservacionista. En este sentido, resulta obvia la necesidad de implementar un programa de investigaciones a mediano y largo plazo, a través del cual se promueva el diseño de medidas mitigantes acordes con las realidades ecológicas de cada localidad.

Importancia de una estrategia a la escala regional

Como complemento a cualquier medida proteccionista bajo la perspectiva de un plan de manejo forestal, resulta de suma relevancia el planteamiento de una política que incorpore la preservación de áreas a la escala de cada Reserva Forestal, evitando de esta manera la creación de reservorios distribuidos de manera insular. En este sentido, en el caso de Imataca y al igual que lo ocurrido con otras figuras equivalentes del sur de Venezuela (e.g. Reserva Forestal El Caura), existe un conjunto de alternativas que incluyen la desafectación de algunas áreas cuyo aprovechamiento con fines maderables resulta poco rentable, debido a que presentan bajas densidades de árboles comerciales o condiciones de relieve que limitan su acceso.

Dichas áreas pudieran ser incorporadas a figuras proteccionistas como Parques Nacionales y Monumentos Naturales, o constituirían las bases para el diseño de un sistema de corredores naturales representativo del gradiente ecosistémico que caracteriza a la Región de Imataca. En relación a esta última alternativa, el Servicio Forestal Venezolano inició en 1994 un proyecto tendiente a identificar algunas áreas aptas para el establecimiento de un corredor continuo dentro de la Reserva Forestal de Imataca (MARNR, 1995), tratando de excluir los sectores ya comprometidos con las empresas concesionarias.

Para ello se seleccionaron zonas continuas con pendientes mayores a un 30%, la mayoría de las cuales corresponden a la Serranía de Imataca y la Altiplanicie de Nuria (Figura 1).

Con esta modalidad, además de no alterarse los compromisos e intereses económicos de las empresas madereras, se estaría preservando una fracción importante de las comunidades animales y vegetales que tipifican a esta región del país, sobre todo al considerar que el gradiente altitudinal en ambas formaciones orográficas en la mayoría de los casos no supera los 600 m, impidiendo una diferenciación significativa de las comunidades con respecto a las penillanuras de tierras bajas asignadas al sistema de concesiones.

Sin embargo, el éxito que pueda alcanzar el diseño e instrumentación de esta medida estará sujeto a la voluntad política del gobierno para desarrollar técnica y científicamente la propuesta, además de incorporar al empresario privado en el desarrollo de una estrategia para la selección, diseño, evaluación y seguimiento de las áreas a ser incorporadas. Por otra parte, el logro de estos objetivos estará condicionado a la creación de conciencia conservacionista en aquellos sectores involucrados con esta problemática, destacando la importancia de establecer estrategias conjuntas orientadas a la protección y el manejo sostenido de la diversidad biológica presente en bosques de tierras bajas de la Guayana Venezolana.

LITERATURA CITADA

- ALHO, C. J. R. 1982. Brazilian rodents: their habits and habitats. Pp. 143-166, en Mammal Biology in South America (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds.). Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh.
- ANDERSON, A. B. 1990. Deforestación de la Amazonía: dinámica, causas y alternativas. Pp. 13-44, en Alternativas a la deforestación (A. Anderson, ed.). Fundación Natura-Musco Goeldi-Edic. Abya-Yala. Quito.
- ARENDS, A., F. J. BONACCORSO y M. GENOUD. 1995. Basal rates of metabolism of nectarivorous bats (Phyllostomidae) from semiarid thorn forest in Venezuela. *J. Mamm.*, 76:947-956.
- ARVELO, M. 1983. Arte Indígena de Venezuela. Minist. de Estado para la Cultura y FUDECO. Caracas. 164 pp.
- AUGUST, P. V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64:1495-1507.
- AUTINO, A. G. y R. M. BARQUEZ. 1993. Patrones reproductivos y alimenticios de dos especies simpátricas del género Sturnira (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mast. Neotrop.*, 1:73-80.
- BANCO MUNDIAL. 1992. El Sector Forestal. Banco Internacional de Reconstrucción y Fomento/Banco Mundial. Washington, D.C. 110 pp.
- BARRETO, G. R., O. E. HERNANDEZ y J. OJASTI. 1997. Diet of peccaries (Tayassu tajacu and T. pecari) in a dry forest of Venezuela. *J. Zool., Lond.*, 241: 279-284.
- BAZZAZ, F. A. 1986. Regeneration of tropical forests: physiological responses of fast growing trees. Mimeografiado. International Workshop on Tropical Rain Forest Regeneration and Management. Guri, Venezuela. 22 pp.
- BEIER, P. y S. LOE. 1992. A checklist for evaluating impacts to wildlife movement corridors. *Wildl. Soc. Bull.*, 20:4343-440.
- BENNETT, A. F. 1987. Conservation of mammals within a fragmented forest environment: the contributions of insular biogeography and autecology. Pp. 41-52, en Nature Conservation: The Role of Corridors (D. A. Saunders y R. J. Hobbs, eds.). Surrey Beauty & Sons.
- BEVILACQUA, M. y J. OCHOA G. 1990. Diagnóstico ecológico de las prioridades de protección de áreas silvestres en Venezuela. Resumen. V Congreso Latinoamericano de Botánica. La Habana, Cuba. Pp. 90.
- BISBAL, F. J. 1986. Food habits of some neotropical carnivores in Venezuela (Mammalia, Carnivora). *Mammalia*, 50:329-339.
- _____. 1988. Impacto humano sobre los habitats de Venezuela. *Interciencia*, 13:225-232.

- _____. 1989. Distribution and habitat association of the carnivores in Venezuela. *Advances in Neotropical Mammalogy*, 1989:339-362.
- _____. 1991. Biología y habitat del venado matacán (*Mazama* sp.) en Venezuela. Pp. 67-82, en Mem. Simp. El venado en Venezuela: Conservación, Manejo, Aspectos Biológicos y Legales. FUDECI-PROFAUNA-FECADEVE. Caracas.
- _____. 1993. Impacto humano sobre los carnívoros de Venezuela. *Stud. Neot. Fauna Environ.*, 28:145-156.
- _____. 1994a. Consumo de fauna silvestre en la Zona de Imataca, Estado Bolívar, Venezuela. *Interciencia*, 19:1-6.
- _____. 1994b. Biología poblacional del venado matacán (*Mazama* spp.) (Artiodactyla: Cervidae) en Venezuela. *Rev. Biol. Trop.*, 42:305-313.
- BLOCKHUS, J. M., M. R. DILLENBECK, J. A. SAYER y P. WEGGE. 1992. Conserving biological diversity in managed tropical forests. The IUCN Forest Conservation Programme. IUCN-ITTO. 244 pp.
- BODINI, R. y R. PÉREZ-HERNÁNDEZ. 1987. Distribution of the species and subspecies of cebids in Venezuela. *Fieldiana Zool., New Ser.*, 39:231-244.
- BODMER, R. E., T. G. FANG y L. M. IBAÑEZ. 1988. Ungulate management and conservation in the Peruvian Amazonas. *Biol. Conserv.*, 45:303-310.
- BONACCORSO, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bull. Florida State Univ., Biol. Scien.*, 24:360-408.
- BONACCORSO, F. J. y S. R. HUMPHREY. 1984. Fruit bat niche dynamics: Their role in maintaining tropical forest diversity. Pp. 169-183, en *Tropical rain-forest: The Leeds Symposium* (A. C. Chadwick y S. L. Sutton, eds.). Leeds Philosophical and Literary Society, U. K.
- BROKAW, N. V. L. 1985. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. Pp. 53-69, en *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (S. T. A. Pickett y P. S. White, eds.). Academic Press, New York.
- BROSSET, A. y P. CHARLES-DOMINIQUE. 1990. The bats from French Guiana: A taxonomic, faunistic and ecological approach. *Mammalia*, 54:509-560.
- BROWN, K. S. y G. G. BROWN. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. Pp. 119-142, en *Tropical Deforestation and Species Extinction* (T. C. Whitmore y J. A. Sayer, eds.). The IUCN Forest Conservation Programme. Chapman & Hall. Londres, New York y Tokyo.
- BUSCHBAKER, R. 1991. Manejo de los bosques naturales en los trópicos húmedos: consideraciones ecológicas, sociales y económicas. *AMBIO*. 12 pp.

- CABRERA, A. 1957[1958]-1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. Vol. 1 y 2. Rev. Mus. Argentino de Cien. Nat. "Bernardino Rivadavia". 731 pp.
- CASTAÑO U., C. 1993. Situación general de la conservación de la biodiversidad en la Región Amazónica: Evaluación de las áreas protegidas propuestas y estrategias. TCA-SURAPA-FAO-CEE-UICN. Quito. 111 pp.
- CASTRO M., L. y S. GORZULA. 1986. The interrelations of the Caroni River basin ecosystems and hydroelectric power projects. *Interciencia*, 11:272-277.
- CATALAN, A. 1993. El proceso de deforestación en Venezuela entre 1975-1988. MARNR-DGSISAV. Caracas. Suplemento Revista Ambiente No. 49. 12 pp.
- CAUGHLEY, G. 1977. Analysis of Vertebrate Populations. John Wiley & Sons. Chichester, New York, Brisbane y Toronto. 234 pp.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. Pp. 119-135, en frugivores and seed dispersal (A. Estrada y T. H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- _____. 1991. Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat Carollia perspicillata (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, 7:243-256.
- CHARLES-DOMINIQUE, P., M. ATRAMENTOWICZ, M. CHARLES-DOMINIQUE, H. GERARD, A. HLADIK, C. M. HLADIK y M. F. PREVOST. 1981. Les mamíferos frugívoros arborícolas nocturnos d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35:341-435.
- CHESSER, R. T. y S. J. HACKETT. 1992. Mammalian diversity in South America. *Science*, 256:1502-1504.
- CLCDMA. 1991. Nuestra Propia Agenda. Comisión Latinoamericana y del Caribe para el Desarrollo del Medio Ambiente. BID-PNUD. 93 pp.
- DE GRAAF, N. R. 1986. A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forest in Suriname. Agricultural University, Wageningen, Holanda. 250 pp.
- _____. 1987. Tropical lowland rain forest management for sustained timber production in Suriname, moulded in the Celos Management System. Pp. 67-80, en Mem. Reunión Nac. Silvicultura (R. Solano Cardoso, ed). Corp. Nacional de Invest. y Fomento Forestal, Ser. Doc. Bogotá.
- DENSLOW, J. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, 12:47-55.
- DENSLOW, J. S. y G. S. HARTSHORN. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. Pp. 120-127, en La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest (L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn, eds.). Univ. Chicago Press. Chicago y Londres.

- DEZZEO, N. (Ed.). 1994. Ecología de la Altiplanicie de la Gran Sabana (Guayana Venezolana). *Scientia Guianae*, 4:1-205.
- DURAN, J. A. 1987. Abundancia, propiedades y usos de las especies de la Unidad V, Reserva Forestal de Imataca. Reunión Técnica sobre el Plan de Manejo Forestal de la Unidad V, Reserva Forestal de Imataca. Intecmaca. Caracas. 48 pp.
- EGER, J. L. 1977. Systematics of the Genus Eumops (Chiroptera: Molossidae). *Royal Ontario Mus. Life Sci. Contrib.*, 110:1-60.
- EGUILLOR, M. I. 1991. Las comunidades autóctonas y las fronteras. Pp. 131-135, en *Actas del Congreso Un Futuro para la Orinoquia-Amazonia* (M. C. Wallis y K. Jaffé, eds.). Caracas. 152 pp.
- EISENBERG, J. F. 1980. The density and biomass of tropical mammals. Pp. 35-55, en *Conservation Biology* (M. E. Soulé y B. A. Wilcox, eds.). Sinauer Assoc. Inc., Massachusetts.
- _____. 1985. Behavioral adaptations of higher vertebrates to tropical forests. Pp. 267-278, en *Tropical Rain Forests Ecosystems: A. Structure and Function* (F. B. Golley, ed.). Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- _____. 1989. *Mammals of the Neotropics: the northern Neotropics*. Vol. 1. Univ. Chicago Press. Chicago y Londres. 450 pp.
- EISENBERG, J. F., M. A. O'CONNELL y P. V. AUGUST. 1979. Density, productivity, and distribution of mammals in two Venezuelan habitats. Pp. 187-202, en *Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics* (J. F. Eisenberg, ed.). Smithsonian Inst. Press, Washington, D. C.
- ELLIOT, C. 1991a. Tropical forest conservation. WWF Position Paper, 7:1-26.
- _____. 1991b. El cambio de clima y los bosques tropicales. Pp. 49-51, en *Memorias de la Reunión Preparatoria para el X Período de Secciones de la OIMT*. Fund. Natura-WWF. Quito.
- EMMONS, L. H. 1982. Ecology of Proechimys (Rodentia, Echimyidae) in Southeastern Peru. *Trop. Ecol.*, 23:280-290.
- _____. 1984. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica*, 16:210-222.
- _____. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20:271-283.
- _____. 1993. On the identity of Echimyus didelphoides Desmarest, 1817 (Mammalia: Rodentia: Echimyidae). *Proc. Biol. Soc. Washington*, 106:1-4.
- EMMONS, L. H. y F FEER. 1990. *Neotropical rainforest mammals*. Univ. Chicago Press. Chicago y Londres. 281 pp.
- ESTRADA, A., R. COATES-E. y D. MERITT, Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 16:309-318.

- EVERARD, C. O. R. y E. S. TIKASINGH. 1973. Ecology of the rodents, Proechimys guyannensis trinitatis and Oryzomys capito velutinus, on Trinidad. *J. Mamm.*, 54:875-886.
- FAO. 1995. Evaluación de recursos forestales 1990. Países tropicales. Estudio FAO, Roma. No. 112. 106 pp.
- FEARSLIDE, P. M. 1989. Extractive reserves in Brazilian Amazonia. *BioScience*, 39:387-393.
- FENTON, M. B. 1990. The foraging behaviour and ecology of animal-eating bats. *Canadian J. Zool.*, 68:411-422.
- FENTON, M. B., L. ACHARYA, D. AUDET, M. B. C. HICKEY, C. MERRIMAN, M. K. OBRIST, D. M. SYME y B. ADKINS. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 24:440-446.
- FETCHER, N., S. F. OBERBAUER y B. R. STRAIN. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *Int. J. Biometereol.*, 29:145-155.
- FIGUEROA C., J. C. (ed.). 1987. Management of the forests of Tropical America: Prospects and technologies. Inst. Tropical Forestry y Univ. Puerto Rico. San Juan. 469 pp.
- FLECK, D. W. y J. D. HARDER. 1995. Ecology of marsupials in two Amazonian rain forests in northeastern Peru. *J. Mamm.*, 76:809-818.
- FLEMING, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. The Univ. Chicago Press. Chicago y Londres. 365 pp.
- FLEMING, T. H. y E. R. HEITHAUS. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Reprod. Bot.*, 13:45-53.
- FLEMING, T. H., R. BREITWISCH y G. H. WHITESIDES. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18:91-109.
- FONSECA, G. A. B. 1989. Small mammal species diversity in Brazilian tropical primary and secondary forests of different sizes. *Rev. Bras. Zool.*, 6:381-422.
- FONSECA, S. D. y R. CERQUEIRA. 1991. Water and salt balance in a South American Marsupial, the Gray Four-eyed Opossum (Philander opossum). *Mammalia*, 55:421-432.
- FOSTER, R. B. 1980. Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. Pp. 75-92, en Conservation Biology (M. E. Soulé y B. A. Wilcox, eds.). Sinauer Assoc. Inc. Massachusetts.
- FOSTER, R. B. 1990. The floristic composition of the Rio Manu Floodplain forest. Pp. 99-111, en Four Neotropical Rainforests (A. H. Gentry, ed.). Yale Univ. Press. New Haven y Londres.
- FOSTER, R. B. y N. V. L. BROKAW. 1985. Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island. Pp. 67-82, en The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes (E. G. Leigh, A. S. Rand y D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Inst. Press. Washington, D. C.

- FRAGOSO, J. M. 1991. The effect of selective logging on Baird's tapir. Pp. 295-304, en Latin American Mammalogy (M. A. Mares y D. J. Schmidly). Univ. Oklahoma Press. Norman y Londres.
- FRANCO, W. 1987. Los suelos del sector sur de la Unidad V de la Reserva Forestal de Imataca. Intecmaca. Caracas. 60 pp.
- FRANKLIN, I. R. 1980. Evolutionary change in small populations. Pp. 135-149, en Conservation Biology (M. E. Soulé y B. A. Wilcox, eds.). Sinauer Assoc. Inc., Massachusetts.
- FRIEND, J. A. 1987. Local decline, extinction and recovery: Relevance to mammal populations in vegetation remnants. Pp. 53-64, en Nature Conservation: The Role of Remnants of Native Vegetation (S. A. Saunders, G. W. Arnold, A. A. Burbidge y A. J. M. Hopkins, eds.). Surrey Beatty and Sons Pty Limited, SCIRO y CALM.
- FRUMHOFF, P. C. 1995. Conserving wildlife in tropical forests managed for timber. *BioScience*, 45:456-464.
- GARDNER, A. L. 1977. Feeding habits. Pp. 293-350, en Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae, Parte II (R. J. Baker, J. K. Jones y D. C. Carter, eds.). Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ., No. 13.
- _____. 1988. The mammals of Parque Nacional Serranía de La Neblina, Territorio Federal Amazonas, Venezuela. Pp. 695-765, en Cerro La Neblina: Resultados de la Expedición 1983-1987 (C. Brewer C., ed.). FUDECI-Edit. Sucae. Caracas.
- GENTRY, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.*, 15:1-84.
- _____. 1990 (Ed.). Four Neotropical Rainforests. Yale Univ. Press. New Haven y Londres. 627 pp.
- GENTRY, A. H. y J. TERBORGH. 1990. Composition and dynamics of the Cocha Cashu "Mature" floodplain forest. Pp. 542-564, en Four Neotropical Rainforests (A. H. Gentry, ed.). Yale Univ. Press. New Haven y Londres.
- GLANZ, W. E. 1982. Adaptive zones of neotropical mammals: A comparison of some temperate and tropical patterns. Pp. 95-110, en Mammal Biology in South America (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds.). Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh.
- _____. 1990. Neotropical mammal densities: how unusual is the community on Barro Colorado Island, Panama?. Pp. 287-313, en Four Neotropical Rainforests (A. H. Gentry, eds.). Yale Univ. Press.
- GONDELLES A., R. 1992. El régimen de áreas protegidas en Venezuela. Fundación Banco Consolidado. Caracas. 68 pp.
- GORZULA, S. y G. MEDINA-C. 1986. La fauna silvestre de la cuenca del Río Caroní y el impacto del hombre: Evaluación y perspectivas. *Interciencia*, 11:317-324.

- GRAHAM, G. L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *J. Mamm.*, 64:559-571.
- GRUBB, P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrients. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8:83-107.
- HANDLEY, C. O., Jr. 1967. Bats of the canopy of an amazonian forest. *Atas Simp. Biota Amazónica*, 5:211-215.
- _____. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. Brigham Young Univ., *Sci. Bull., Biol. Ser.*, 20:1-90.
- _____. 1987. New species of mammals from northern South America: fruit-eating bats, genus *Artibeus* Leach. *Fieldiana Zool., New Ser.*, 39:163-172.
- _____. 1996. New species of mammals from Northern South America: Bats of the genera *Histiotus* Gervais and *Lasiurus* Gray (Chiroptera, Vespertilionidae). *Proc. Biol. Soc. Washington*, 109:1-9.
- HANDLEY, C. O., Jr. y J. OCHOA G. En prensa. New mammals from Northern South America: A sword-nosed bat, genus *Lonchorhina* Tomes (Chiroptera: Phyllostomidae). *Proc. Biol. Soc. Washington*.
- HARRIS, L. D. 1984. *The fragmented forest*. Univ. Chicago Press. 211 pp.
- HARRIS, L. D. y P. B. GALLAGHER. 1989. New initiatives for wildlife conservation: The need for movement corridors. Pp. 11-24, en *Defense of Wildlife Preserving Communities and Corridors*. Defenders of Wildlife. Washington, D. C.
- HARRIS, L. D. y J. SCHECK. 1991. From implications to applications: the dispersal corridor principle applied to the conservation of biological diversity. Pp. 189-220, en *Nature Conservation: The Role of Corridors* (D. A. Saunders y R. J. Hobbs, eds.). Surrey Beauty & Sons.
- HARTSHORN, G. S. 1989. Application of gap theory to tropical forest management: natural regeneration on strip clear-cuts in the Peruvian Amazon. *Ecol.*, 70:567-569.
- _____. 1990. An overview of neotropical forest dynamics. Pp. 585-599, en *Four Neotropical Rainforests* (A. H. Gentry, ed.). Yale Univ. Press. New Haven y Londres.
- HARTSHORN, G. S. y B. E. HAMMEL. 1994. Vegetation types and floristic patterns. Pp. 73-89, en *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest* (L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn, eds.). Univ. Chicago Press. Chicago y Londres.
- HARTSHORN, G. S., R. SIMONE y J. A. TOSI. 1987. Management for sustained yield of national forests. Pp. 235-244, en *Management of the Forests of Tropical America: Prospects and technologies* (J. C. Figueroa, ed.). Inst. Tropical Forestry. U.S.D.A. Forest Service y Univ. de Puerto Rico.

- HEITHAUS, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. Pp. 327-367, en Ecology of bats (T. H. Kunz, ed.). Plenum Publ. Corporation.
- HERNANDEZ, L., A. PARRA y E. SANOJA. 1994. Una visión sobre el manejo forestal en la Guayana Venezolana (Estado Bolívar). Mimeografiado. Consejo Regional de Gobierno, Ambiente, Minería y Ordenación del Territorio del Estado Bolívar. Gobernación del Estado Bolívar. Puerto Ordaz. 24 pp.
- HERSHKOVITZ, P. 1972. The recent mammals of the Neotropical Region: A zoogeographic and ecological review. Pp. 311-431, en Evolution, Mammals, and Southern Continents (A. Keast, F. C. Erk y B. Glass, eds.), Albany State Univ., N. Y. Press.
- HEYWOOD, V. H. Y S. N. STUART. 1992. Species extinction in tropical forests. Pp. 91-117, en Tropical deforestation and species extinction (T. C. Whitmore and J. A. Sayer, eds.). Chapman and Hall-The World Conservation Union. Londres.
- HUBBELL, S. P. y R. B. FOSTER. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos (M. Chavarría y J. Monge-Naguera, eds.). Rev. Biol. Tropical, 35:7-22.
- HUBER, O. 1994. Recent advances in the phytogeography of the Guayana Region, South America. Méin. Soc. Biogéog., 4:53-63.
- HUBER, O. y C. ALARCON. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. MARNR (Mapa Explicativo. Caracas.
- HUMPHREY, S. R. y F. J. BONACCORSO. 1979. Population and community ecology. Pp. 409-441, en Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter, eds.). Part III. Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ. No. 16.
- HUMPHREY, S. R., F. J. BONACCORSO y T. L. ZINN. 1983. Guild structure of surface-gleaning bats in Panama. Ecology, 64:284-294.
- HUSSON, A. M. 1978. The mammals of Suriname. Zool. Monog. Rijksmuseum Van Natuurlijke Historie. Leiden, E. J. Brill. 2:xxxiv+569 pp.
- HUTCHINSON, I. D. 1987. The management of humid tropical forests to produce wood. Pp. 121-156, en Management of the Forests of Tropical America (J. C. Figueroa, F. A. Wadsworth y S. Branham, eds.). U.S.D.A. Forest Service y Univ. Puerto Rico. Washington, D. C.
- ISABIRYE-BASUTA, G. y J. M. KASENENE. 1987. Small rodent populations in selectively felled and mature tracts of Kibale forest, Uganda. Biotropica, 19:260-266.
- ITTO. 1991. ITTO guidelines for the sustainable management of natural tropical forests. ITTO Technical Ser., 5:1-18.

- JANSON, C. H. Y L. H. EMMONS. 1990. Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. Pp. 314-338, en Four Neotropical Rainforests (A. H. Gentry, eds.). Yale Univ. Press.
- JOHNS, A. D. 1985. Selective logging and wildlife conservation in tropical rain-forest: problems and recomendations. *Biol. Conser.*, 31:355-375.
- _____. 1986. Effects of habitat disturbance on rainforest wildlife in Brazilian Amazonia. Reporte final (mimeografiado). WWF. Washington, D. C. 111 pp.
- _____. 1988. Effects of "selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. *Biotropica*, 20:31-37.
- _____. 1991. Responses of Amazonian rain forest birds to habitat modification. *J. Trop. Ecol.*, 7:417-437.
- _____. 1992a. Species conservation in managed tropical forests. Pp. 15-53, en Tropical Deforestation and Species Extinction (T. C. Whitmore y J. A. Sayer, eds.). The IUCN Forest Conservation Programme. Chapman & Hall. Londres, New York y Tokyo.
- _____. 1992b. Vertebrate responses to selective logging: implications for the design of logging systems. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 335:437-442.
- JOHNS, A. D., R. H. PINE y D. E. WILSON. 1985. Rain forest bats-an uncertain future. *Bat News*, 5:4-5.
- JOHNSON, B. 1991. Responding to tropical deforestation. WWF, The Conservation Fundation y World Wide Fund for Nature. Osborn Center Research Paper. Washington, D.C. 63 pp.
- JOHNSON, C. N. 1996. Interactions between mammals and ectomycorrhizal fungi. *Tree*, 11:503-507.
- JOHNSON, N. y B. CABARLE. 1993. Surviving the cut: natural forest management in the humid tropics. World Resources Institute. Washington, D. C. 72 pp.
- JONES, J. K., Jr. y D. C. CARTER. 1976. Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. Pp. 7-47, en Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part I (R. J. Baker, J. K. Jones., Jr. y D. C. Carter, eds.). Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ. Vol. 10.
- JONKERS, W. B. J. y J. HENDRISON. 1987. Prospects for sustained yield management of tropical rain forests in Surinam. Pp. 157-174, en Management of the Forests of Tropical America (J. C. Figueroa, F. A. Wadsworth y S. Branham, eds.). U.S.D.A. Forest Service y Univ. Puerto Rico. Washington, D. C.
- JORDAN, C. F. 1986. Local effects of tropical deforestation. Pp. 410-426, en Conservation Biology (M. E. Soulé, ed.). Sinauer Sunderland, Massachusetts.

- KALKO, E. K. V. 1993. Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six neotropical sheath-tailed bats (Emballonuridae). En Recent advances in bat biology (P. A. Racey y S. Swift, eds.), Symp. Zool. Soc. London, Oxford Univ. Press.
- KEMP, R. H. 1992. ITTO and the conservation of biological diversity. Pp. 13-27, en Conserving Biological Diversity in Managed Tropical Forests (J. M. Blockhus, M. Dillenbeck, J. A. Sayer y P. Wegge, eds.). IUCN Forest Conservation Programme-ITTO. Australia.
- KEMPER, C. y D. T. BELL. 1985. Small mammals and habitat structure in lowland rain forest of Peninsular Malaysia. *J. Trop. Ecol.*, 1:5-22.
- KIKKAWA, J. y P. D. DWYER. 1992. Use of scattered resources in rain forest of humid tropical lowlands. *Biotropica*, 24:293-308.
- KILTIE, R. A. 1981. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: Why white-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica*, 13:141-145.
- KINNAIRD, M. Y J. F. EISENBERG. 1989. A consideration of body size, diet, and population biomass for neotropical mammals. *Advances in Neotropical Mammalogy*, 1989:595-604.
- KINZEY, W. C., M. A. NORCONK y E. ALVAREZ. 1988. Primate survey of eastern Bolivar, Venezuela. *Primate Conser.*, 9:66-70.
- KONECNY, M. J. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. *Advances in Neotropical Mammalogy*, 1989:243-264.
- KOOPMAN, K. F. 1982. Biogeography of the bats of South America. Pp. 273-202, en *Mammalian Biology in South America* (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds.). Spec. Publ. Ser., Pymatuning Lab. Ecology Univ. Pittsburgh. Vol. 6.
- LA MARCA, E. 1992. Catálogo taxonómico, biogeográfico y bibliográfico de las ranas de Venezuela. *Cuadernos Geográficos-ULA*, 9:1-197.
- LAURENCE, W. F. y S. G. W. LAURENCE. 1996. Responses of five arboreal marsupials to recent selective logging in Tropical Australia. *Biotropica*, 28:310-322.
- LEVEY, D. J., T. C. MOERMOND y J. S. DENSLOW. 1994. Frugivory: An overview. Pp. 282-294, en *La Selva: Ecology and natural history of a neotropical rain forest* (L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn, eds.). Univ. Chicago Press. Chicago y Londres.
- LEW, D. y J. OCHOA G. 1993. Inventario y evaluación de las colecciones zoológicas de Venezuela. Pp. 25-45, en *International Symposium & First World Congress on Preservation and Conservation of Natural History Collections* (Vol. 2). Madrid, España.
- _____. 1994. Patrones de abundancia y composición de la dieta de *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium* (MAMMALIA: CHIROPTERA) en un bosque de la Guayana sometido a extracciones de maderas. Resúmen. 2º Congreso Venezolano de Ecología. Guanare. Pp. 51.

- LIEBERMAN, M. y D. LIEBERMAN. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. Pp. 106-119, en La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest (L. A. McDade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide y G. S. Hartshorn, eds.). Univ. Chicago Press. Chicago y Londres.
- LIEBERMAN, D., G. S. HARTSHORN, M. LIEBERMAN y R. PERALTA. 1990. Forest dynamics at La Selva Biological Station, 1969-1985. Pp. 509-521, en Four Neotropical Rainforests (A. H. Gentry, ed.). Yale Univ. Press. New Haven y Londres.
- LIZARRALDE, R. 1992. La población indígena de los Parques Nacionales de Venezuela. Ponencia presentada en el IV Congreso Mundial de Parques Nacionales y Areas Protegidas. Caracas. 10 pp.
- LOMOLINO, M. V. 1986. Mammalian community structure on islands: The importance of immigration, extinction and interactive effects. *Biol. J. Linn. Soc.*, 28:1-21.
- LOVEJOY, T. E. 1985. Strategies for preserving species in the wild. Pp. 97-113, en Animal Extinctions (R. J. Hoage, ed.). Smithsonian Inst. Press. Washington, D.C.
- LOVEJOY, T. E., R. O. BIERREGAARD, A. B. REYLANDS, J. R. MALCOLM, C. E. QUINTELA, L. H. HARPER, K. S. BROWN, A. H. POWELL, G. V. POWELL, H. O. SCHUBART y M. B. HAYS. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. Pp. 257-285, en Conservation Biology (M. E. Soulé, ed.). Sinauer Sunderland, Massachusetts.
- LOZADA, J. R. y J. OCHOA G. 1996. Aspectos ambientales del manejo forestal en Venezuela: situación actual y perspectivas. Mimeografiado. Jornadas sobre "Desarrollo Sustentable del Medio Rural en Venezuela". MARNR-PROFAUNA. Caracas. 18 pp.
- LUY G., A. 1992. La investigación en reservas forestales y lotes boscosos de Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. Caracas. 142 pp.
- MABBERLEY, D. J. 1992. Tropical rain forest ecology. 2^o ed. Blackie Academic and Professional. Londres y New York. 300 pp.
- MAEGLIN, R. R. 1991. Forest products from Latin America. U.S. Depto. Agriculture, Forest Service General Tech. Report, FPPL-GTR-67. 151 pp.
- MARES, M. A. y K. A. ERNEST. 1995. Population and community ecology of small mammals in a gallery forest of Central Brazil. *J. Mamm.*, 76:750-768.
- MARES, M. A. y R. A. OJEDA. 1982. Patterns of diversity and adaptations in South American Hystricognath Rodents. Pp. 393-432, en Mammal Biology in South America (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds.). Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh.
- MARNR. 1987. Zonificación de áreas para el manejo forestal al nor-este del país (Reserva Forestal de Imataca-Mapa Explicativo). DGSAA-DAR. Caracas.

- _____. 1992a. *Áreas naturales protegidas de Venezuela*. Ser. Aspectos Conceptuales y Metodológicos, DGSP/OA/ACM/01. Caracas. 150 pp.
- _____. 1992b. *La conservación y el desarrollo forestal sustentable*. Servicio Forestal Venezolano (mapa explicativo). Caracas.
- _____. 1995. *Propuesta para el establecimiento de un Reservorio de Genes en la Reserva Forestal de Imataca, Estado Bolívar*. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, Servicio Forestal Venezolano. Caracas. 43 pp.
- MARSHALL, C. G. 1978. *Chironectes minimus*. *Mamm. Spec.*, 109:1-6.
- MASON, D. J. 1996. Responses of Venezuelan understory birds to selective logging, enrichment strips, and vine cutting. *Biotropica*, 28:296-309.
- MAYER, J. J. y P. N. BRANDT. 1982. Identity, distribution, and natural history of the peccaries, *Tayassuidae*. Pp. 433-456, en *Mammal Biology in South America* (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds.). *Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh*.
- MCCARTHY, T. J. y J. OCHOA G. 1991. The presence of *Centronycteris maximiliani* and *Micronycteris daviesi* (Chiroptera) in Venezuela. *Texas J. Sci.*, 43:332-334.
- MCNAB, B. K. 1982. The physiological ecology of South American Mammals. Pp. 187-208, en *Mammal Biology in South America* (M. A. Mares y H. H. Genoways, eds.). *Spec. Publ. Ser. Pymatuning Lab. Ecol., Univ. Pittsburgh*.
- _____. 1989. Basal rate of metabolism, body size, and food habits in the Order Carnivora. Pp. 335-354, en *Carnivore behavior, ecology, and evolution* (J. L. Gittleman, ed.). Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
- _____. 1995. Energy expenditure and conservation in frugivorous and mixed-diet carnivorans. *J. Mamm.*, 76:206-222.
- MCNEELY, J. A., K. R. MILLER y J. N. THORSELL. 1987. Objectives, selection, and management of protected areas in tropical forest habitats. Pp. 181-204, en *Primate Cons. in Tropical Rain Forests*. Alan R. Siss, Inc.
- MCNEELY, J. A., K. R. MILLER, W. V. REID, R. A. MITTERMEIER y T. B. WERNER. 1990. *Conserving the world's biological diversity*. IUCN, WRI, CI, WWF-US y Banco Mundial. Gland y Washington, D.C. 193 pp.
- MILLER, K. 1992. International cooperation in conserving biological diversity: A world strategy, International Convention, and framework for action. Pp. 96-117, en *Secciones Plenarias y Ponencias de los Simposios del IV Cong. Mundial de Parques Nacionales y Áreas Protegidas (Taller: Protected Areas in the 1990s: Issues and Responses)*. Caracas.

- MOGOLLON, L. F. y J. COMERMA. 1995. *Suclos de Venezuela*. Palmaven (PDVSA). Editorial Ex Libris, C. A. Caracas. 315 pp.
- MORRISON, D. W. 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *J. Mamm.*, 61:20-29.
- MUSINSKY, J. 1991. The design of conservation corridors in Monteverde, Costa Rica. Tropical Resources Inst., Working Paper No. 60. New Haven. 74 pp.
- MYERS, N. 1986. Tropical deforestation and mega-extinction spasm. Pp. 394-409, en *Conservation Biology* (M. E. Soulé, ed.). Sinauer Sunderland, Massachusetts.
- NOSS, R. F. 1987. Corridors in real landscapes: A reply to Simberloff and Cox. *Conservation Biology*, 1:159-164.
- NOWAK, R. M. 1991. *Walker's Mammals of the World*. 5^o ed. Johns Hopkins Univ. Press. Baltimore y Londres. 1629 pp.
- OCHOA G., J. y C. IBAÑEZ. 1985. Distributional status of some bats from Venezuela. *Mammalia*, 49:65-73.
- OCHOA G., J. y M. DILLENBECK. 1992. Forest management at the INTECMACA concession. Mimeografiado. WWF Workshop "Tenure issues in forest management in Latin America and the Caribbean". Washington, D. C. 6 pp.
- OCHOA G., J., J. SÁNCHEZ, M. BEVILACQUA Y R. RIVERO. 1988. Inventario de los mamíferos de la Reserva Forestal de Ticoporo y la Serranía de Los Pijiguaos, Venezuela. *Acta Cient. Venezolana*, 39:269-280.
- OCHOA G., J., C. MOLINA y S. GINER. 1993a. Inventario y estudio comunitario de los mamíferos del Parque Nacional Canaima, con una lista de las especies registradas en la Guayana Venezolana. *Acta Cient. Venezolana*, 44:245-262.
- OCHOA G., J., SORIANO, P., LEW, D. Y OJEDA, M. 1993b. Taxonomic and distributional notes on some bats and rodents from Venezuela. *Mammalia*, 57:109-111.
- OCHOA G., J., M. AGUILERA Y P. SORIANO. 1995. Los mamíferos del Parque Nacional Guatopo: Lista actualizada y estudio comunitario. *Acta Cient. Venezolana*, 46:174-187.
- OJASTI, J. 1972. Revisión preliminar de los picures o aguties de Venezuela (Rodentia: Dasyproctidae). *Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle*, 32:159-204.
- OJASTI, J., R. GUERRERO y O. E. HERNÁNDEZ. 1992. Mamíferos de la expedición de Tapirapecó, Estado Amazonas, Venezuela. *Acta Biol. Venezuelica*, 14:27-40.

- PATTERSON, B. D. 1991. The integral role of biogeographic theory in the conservation of tropical forest diversity. Pp. 124-140, en Latin American Mammalogy (M. A. Mares y D. J. Schmidly, eds.). Univ. Oklahoma Press.
- PATTON, J. L. y O. A. REIG. 1989. Genetic differentiation among echimyid rodents, with emphasis on spiny rats, Genus *Proechimys*. Advances in Neotropical Mammalogy, 1989:75-96.
- PÉREZ-H., R. 1989. Distribution of the family Didelphidae (Mammalia:-Marsupialia) in Venezuela. Advances in Neotropical Mammalogy, 1989:363-410.
- PÉREZ-H., R., P. SORIANO y D. LEW. 1994. Marsupiales de Venezuela. Cuadernos Lagoven. Edit. Arte S. A. Caracas. 76 pp.
- PETER, R. L. y J. D. S. DARLING. 1985. The greenhouse effect and nature reserves. BioScience, 35:707-717.
- PETTIT A., J. 1992. Alimentos del bosque. Inst. Forestal Latinoamericano. Mérida. 117 pp.
- PHILIPS, W. H., Jr. y R. M. de SCHAUENSEE. 1978. Una guía de las aves de Venezuela. Gráficas Armitano. Caracas. 484 pp.
- PINARD, M. A. y F. E. PUTZ. 1996. Retaining forest biomass by reducing logging damage. Biotropica, 28:278-295.
- PLUMPTRE, A. J. y V. REYNOLDS. 1994. The effect of selective logging on the primate populations in the Budongo Forest Reserve, Uganda. J. Appl. Ecol., 31:631-641.
- PNUMA. 1992. Convenio sobre la diversidad biológica. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. 29 pp.
- POORE, D. P., P. BURGESS, J. PALMER, S. RIETBERGEN y T. SYNNOTT. 1989. No timber without trees: sustainability in the tropical forest. Earthscan Publ. Londres.
- PRANCE, G. T. 1990. The floristic composition of the forests of Central Amazonian Brazil. Pp. 112-140, en Four Neotropical Rain Forests (A. H. Gentry, ed.). 1990. Yale Univ. Press. New Haven y Londres.
- RANKIN-DE-MERONA, J. M., R. W. HUTCHINGS H. y T. E. LOVEJOY. 1990. Tree mortality and recruitment over five-year period in undisturbed upland rainforest of the Central Amazon. Pp. 573-584, en Four Neotropical Rainforests (A. H. Gentry, ed.). Yale Univ. Press. New Haven y Londres.
- REDFORD, K. H. y G. A. B. DA FONSECA. 1986. The role of gallery forests in the zoogeography of the Cerrado's non-volant mammalian fauna. Biotropica, 18:126-135.
- REDFORD, K. H. y J. G. ROBINSON. 1987. The game of choice: Patterns of indian and colonist hunting in the Neotropics. Amer. Antropologist, 89:650-667.
- _____. 1991a. Park size and the conservation of forest mammals in Latin America. Pp. 227-234, en Latin American Mammalogy (M. A. Mares y D. J. Schmidly, eds.). Univ. Oklahoma Press.

- _____. 1991b. Subsistence and commercial uses of wildlife in Latin America. Pp. 6-23, en Neotropical Wildlife Use and Conservation (J. G. Robinson y K. H. Redford, eds.). Univ. Chicago Press.
- REIG, O. A., M. AGUILERA, M. A. BARROS y M. USECHE. 1980. Chromosomal speciation in a rassenkreis of venezuelan spiny rats (genus Proechimys, Rodentia, Echimyidae). *Genetica* 52/53:291-312.
- REPETTO, R. 1988. The forest for the trees?: Government policies and the misuse of forest resources. WRI. Washington, D.C. 105 pp.
- ROBINSON, J. G. y K. H. REDFORD. 1986a. Intrinsic rate of natural increase in Neotropical forest mammals: Relationship to phylogeny and diet. *Oecologia* (Berlin), 68:516-520.
- _____. 1986b. Body size, diet, and population density of neotropical forest mammals. *The Amer. Nat.*, 128:665-680.
- _____. 1989. Body size, diet, and population variation in neotropical forest mammal species: Predictors of local extinction?. *Advances in Neotropical Mammalogy*, 1989:567-594.
- _____. 1991. Sustainable harvest of neotropical forest animals. Pp. 415-429, en Neotropical Wildlife Use and Conservation (J. G. Robinson y K. H. Redford, eds.). Univ. Chicago Press. Chicago y Londres.
- RODRIGUEZ, D. A. 1987. Sintesis metodológica para la elaboración del plan de manejo de la Reserva Forestal de Imataca. Industria Técnica de Maderas. Caracas. 45 pp.
- RODRÍGUEZ, G. A. 1992. Censos de mamíferos en dos áreas boscosas con diferentes grados de perturbación, en Panamá. *Ecotropicos*, 5:1-10.
- SALDARRIAGA, J. G. y C. UHL. 1986. Recovery of forest vegetation following slash-and-burn agriculture in the upper Río Orinoco. En Memorias del Taller Internacional sobre Regeneración y Manejo de Bosques Tropicales. MAB(UNESCO)/IUBS. Guri. s/p.
- SANBORN, C. C. 1937. American bats of the Subfamily Emballonurinae. *Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.*, 20:321-354.
- SEGOVIA, E. J. 1989. Evaluación de los sistemas silviculturales aplicados a las unidades de manejo de las Reservas Forestales y Lotes Boscosos. MARNR. Ser. Inf. Técnicos DGSII CASV/IT/182. 180 pp.
- SHAFER, C. L. 1990. Nature Reserves: Island theory and conservation practice. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 189 pp.
- SILVA, R. 1986. Análisis de la estructura y composición de los principales tipos de bosques de la Unidad V de Imataca. Intecmaca. Caracas. 105 pp.

- _____. 1987. Inventario forestal de la Unidad V, Reserva Forestal de Imataca. INTECMACA. Caracas. 41 pp.
- SKORUPA, J. P. y J. M. KASENENE. 1983. Tropical forest management: can rates of natural treefalls help guide us?. *Oryx*, 18:96-101.
- SMYTHE, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17:169-188.
- _____. 1987. The importance of mammals in neotropical forest management. Pp. 79-98, en *Management of the Forests of Tropical América: Prospects and Technologies* (J. C. Figueroa, ed.). Inst. Tropical Forestry. U.S.D.A. Forest Service y Univ. de Puerto Rico.
- SMYTHE, N., W. E. GLANZ y E. G. LEIGH. 1985. Population regulation in some terrestrial frugivores. Pp. 227-238, en *The ecology of a tropical forest: Seasonal rhythms and long-term changes* (E. G. Leigh, A. S. Raud y D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- SOKAL, R. R. Y F. J. ROHLF. 1969. *Biometria*. H. Blume Ediciones. Madrid. 832 pp.
- SOLOW, A. R. 1993. A simple test for change in community structure. *J. Animal Ecol.*, 62:191-193.
- SORENSEN, T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitudes in plant sociology based in similarity of species content. *K. Danske Vidensk Selsk*, 5:1-34.
- SORIANO, P. J. 1983. La comunidad de quiropteros de las selvas nubladas de los andes de Mérida: patrón reproductivo de los frugívoros y las estrategias fenológicas de las plantas. Tesis de Maestría. Univ. de los Andes, Fac. Ciencias, Mérida. 113 pp.
- SORIANO, P. y J. OCHOA G. En prensa. Lista actualizada de los mamíferos de Venezuela. En *Catálogo de los Vertebrados fósiles y recientes de Venezuela* (E. La Marca, ed.). Cuadernos de Geografía, Univ. de Los Andes. Mérida.
- SOULE, M. E. 1980. Thresholds for survival maintaining fitness and evolutionary potential. Pp. 151-169, en *Conservation Biology* (M. E. Soulé y B. A. Wilcox, eds.). Sinauer Assoc. Inc., Massachusetts.
- STEYERMARK, J. A. 1969. Contribuciones a la flora de la Sierra de Imataca, Altiplanicie de Nuria y región adyacente del Territorio Federal Delta Amacuro al sur del Río Orinoco. *Acta Botanica Venezuelica*, 3:1-176.
- _____. 1979. Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. Pp. 185-221, en *Tropical Botany* (K. Larsen y L. B. Holm-Nielsen, eds.). Press London-New York.
- STEYERMARK, J. A., P. E. BERRY y B. K. HOLST. 1995. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1. Missouri Botanical Garden y Timber Press. St. Louis y Portland, Oregon. 320 pp.

- SUAREZ de FREITAS, G. 1992. Latin America Overview. Pp. 161-174, en *Conserving Biological Diversity in Managed Tropical Forests* (J. M. Blockhus, M. Dillenbeck, J. A. Sayer y P. Wegge, eds.). The IUCN Forest Conservation Programme. IUCN-ITTO. Gland y Cambridge. 244 pp.
- SWANEPOEL, P. y H. H. GENOWAYS. 1979. Morphometrics. Pp. 13-106, en *Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae. Part III* (R. J. Baker, J. K. Jones, Jr. y D. C. Carter, eds.). Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univ., 16:13-106.
- TATE, G.H.H. 1939. The mammals of the Guiana Region. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 76:151-229.
- TCA. 1993. Propuesta de políticas y estrategias regionales para el aprovechamiento sustentable de los recursos forestales de la Amazonía. Tratado de Cooperación Amazónica, Documento SPT-TCA-ECU-17. 86 pp.
- TCA, MARNR y IDEBM. 1991. Seminario sobre políticas y prácticas para el desarrollo sostenible en los países miembros del Tratado de Cooperación Amazónica. Informe Final. Documento SPT-TCA-ECU-012:1-145.
- TECMIN. 1994. Concesiones mineras en el Estado Bolívar para el primer trimestre de 1994 (Mapa Explicativo). CVG-Tecmin (PIRNRG). Ciudad Bolívar.
- TERBORGH, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. Pp. 371-384, en *Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada y T. H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- _____. 1992a. Maintenance of diversity in tropical forests, *Biotropica*, 24:283-292.
- _____. 1992b. Diversity and the tropical rain forest. *Scientific American Library*. New York, 1992, 243 pp.
- TERBORGH, J. Y B. WINTER. 1980. Some causes of extinction. Pp. 119-133, en *Conservation Biology* (M. E. Soulé y B. A. Wilcox, eds.). Sinauer Assoc. Inc., Massachusetts.
- THIOLLAY, J. M. 1992. Influence of selective logging on bird species diversity in a Guianan Rain Forest. *Cons. Biol.*, 6:47-63.
- THOMAS, O. 1920. A further collection of mammals from Jujuy. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9:188-196.
- THORINGTON, R. W., B. T. TANNENBAUM, A. TARAK y R. RUDRAN. 1985. Distribution of trees on Barro Colorado Island: a five hectare sample. Pp. 83-94, en *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes* (E. G. Leigh, A. S. Rand y D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Inst. Press. Washington, D. C.
- UHL, C. y I. VIEIRA. 1989. Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: A case study from the Paragominas Region of the State of Para. *Biotropica*, 21:98-106.
- UHL, C. y P. G. MURPHY. 1981. Composition, structure, and regeneration of a tierra firme forest in the Amazon Basin of Venezuela. *Trop. Ecol.*, 22:219-237.

- UHL, C. y NEPSTAD. 1990. Perturbaciones naturales y antropogénicas en la Amazonía. Pp. 45-76, en Alternativas a la deforestación (A. Anderson, ed.). Fundación Natura, Museo Goeldi y Edic. Abya-Yala. Quito, Ecuador.
- UHL, C., K. CLARK, H. CLARK y P. MURPHY. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro Region of the Amazon Basin. *J. Ecology*, 69:631-649.
- UTRERA L., A. 1996. Influencias de la actividad forestal sobre las comunidades de mamíferos en la Reserva Forestal de Caparo. Tesis de Maestría. Univ. de Los Andes, Fac. Cien. Mérida. 56 pp.
- VEGA, A. (Ed.). 1993. Corredores conservacionistas en la Región Centroamericana. Tropical Research and Development, Inc-Wildlife Conservation Society. Gainesville, Florida. 431 pp.
- VEILLON, J. P. 1977. Las deforestaciones en los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1950 hasta 1975. Pp. 97-112, en Conservación de los Bosques Húmedos de Venezuela (L. S. Hamilton, ed.). 3^o Ed. Sierra Club-Consejo de Bienestar Rural. Caracas.
- VENEZUELA. 1966. Ley Forestal, de Suelos y de Aguas. Congreso de la República de Venezuela. Caracas. 48 pp.
- _____. 1970. Ley de Protección a la Fauna Silvestre. Congreso de la República de Venezuela. Caracas. 51 pp.
- _____. 1977. Reglamento de la Ley Forestal, de Suelos y de Aguas. Congreso de la República de Venezuela (Gaceta Oficial No. 2022 del 28/4/1977). Caracas. 90 pp.
- _____. 1992a. Imagen de Venezuela: Una visión espacial. Petroleos de Venezuela. Editorial Arte. Caracas. 271 pp.
- _____. 1992b. Ley Penal del Ambiente y sus Normas Técnicas. MARNR. Talleres IMAGO. Caracas. 478 pp.
- VOSS, R. S. 1988. Systematics and ecology of Ichthyomyinae rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptative radiation. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 188:1-493.
- VOSS, R. S. y L. H. EMMONS. 1996. Mammalian diversity in Neotropical Lowland Rainforests: A preliminary assessment. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 230:1-115 pp.
- WEAVER, P. L. 1987. Enrichment planting in tropical America. Pp. 259-278, en Management of the Forests of Tropical America (J. C. Figueroa, F. A. Wadsworth y S. Branham, eds.). U.S.D.A. Forest Service y Univ. Puerto Rico. Washington, D. C.
- WHITMORE, T. C. 1986. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. Mimeografiado. International Workshop on Tropical Rain Forest Regeneration and Management. Guri, Venezuela. 22 pp.

- WHITMORE, T. C. y J. A. SAYER (Eds.). 1992. Tropical deforestation and species extinction. IUCN Forest Conservation Programme. Chapman & Hall. London, New York, Tokyo, Melbourne and Madras. 153 pp.
- WHITTAKER, R. H. 1975. Communities and ecosystems. 2^o Ed. Macmillan Publishing Co., Inc. New York. 387 pp.
- WILCOX, B. A. 1980. Insular ecology and conservation. Pp. 95-117, en Conservation Biology (M. E. Soulé y B. A. Wilcox, eds.). Sinauer Assoc. Inc., Massachusetts.
- WILLIAMS, S. L., M. R. WILLIG y F. A. REID. 1995. Review of the Tonatia bidens complex (Mammalia: Chiroptera), with descriptions of two new subspecies. J. Mamm., 76:612-626.
- WILLIG, M. R., G. R. CAMILO y S. J. NOBLE. 1993. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from edaphic Cerrado habitats of Brazil. J. Mamm., 74:117-128.
- WILSON, D. E. 1990. Mammals of La Selva, Costa Rica. Pp. 273-286, en Four Neotropical Rainforests (A. H. Gentry, eds.). Yale Univ. Press.
- WILSON, D. E. y D. M. REEDER (Eds.). 1993. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference (2a Ed.). Smithsonian Institution Press. Washington and London. 1206 pp.
- WILSON, W. L. y A. D. JOHNS. 1982. Diversity and abundance of selected animal species in undisturbed forest, selectively logged forest and plantations in East Kalimantan, Indonesia. Biol. Conserv., 24:205-218.
- WOODMAN, N., N. A. SLADE y R. M. TIMM. 1995. Mammalian community structure in lowland, tropical Peru, as determined by removal trapping. Zool. J. Linnecan Soc., 113:1-20.
- WOODMAN, N., R. M. TIMM, N. A. SLADE y T. J. DOONAN. 1996. Comparison of traps and baits for censusing small mammals in Neotropical lowlands. J. Mamm., 77:274-281.
- WRI, UICN, PNUMA, FAO y UNESCO. 1992. Estrategia global para la biodiversidad. Washington, D.C. 243 pp.
- WRI, PNUMA y UICN. 1995. Planificación nacional de la biodiversidad. Traducido por FES. Washington, D. C. 165 pp.
- WRI, UNEP, UNDP y WB. 1996. World Resources: 1996-1997. World Resources Institute, United Nations Environment Programme, United Nations Development Programme y The World Bank. Oxford Univ. Press. New York and Oxford. 385 pp.
- WWF. 1991. Forests and climate change. WWF Special Report, 6:1-32.
- ZAR, J. H. 1984. Biostatistical analysis, 2^o ed. Prentice-Hall, Inc., 718 pp.