

# Manejo de Fauna Silvestre Neotropical

por

**Juhani Ojasti**

Instituto de Zoología Tropical  
Universidad Central de Venezuela  
Caracas, Venezuela

Editor

**Francisco Dallmeier**

Smithsonian Institution  
Washington, D.C.



Smithsonian  
Institution



Smithsonian Institution  
SI/MAB Biodiversity Program  
SI/MAB Series # 5

©2000 by SI/MAB Biodiversity Program  
All rights reserved  
ISBN # 1-893912-06-X  
Library of Congress  
Catalog Card Number: 00-107532

Diseño de la Cubierta: Keith Harrison,  
Drawing Nature Inc.

Fotos de la Cubierta: Francisco Dallmeier,  
Smithsonian Institution.

Las opiniones expresadas en la serie del Programa SI/MAB son de los autores y no reflejan necesariamente las del Instituto Smithsonian ni de sus organizaciones afiliadas.

Referencia sugerida: Ojasti J., y F. Dallmeier (editor). 2000. Manejo de Fauna Silvestre Neotropical. SI/MAB Series # 5. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington D.C.

Impreso en los Estados Unidos de America por Smith Lithograph Corporation. Rockville, Maryland en papel reciclado.

## Tabla de Contenido

<b>Otros Publicaciones de SI/MAB.....vi</b>	3.2.1 Demografía.....32
<b>Prefacio.....vii</b>	3.2.2 Tendencias macroeconómicas.....34
<b>Agradecimiento.....viii</b>	3.2.3 El problema de la distribución.....34
	<b>3.3 Clasificación de la Caza.....35</b>
	<b>3.4 Caza Deportiva.....36</b>
<b>Sección 1: Principios Generales</b>	3.4.1 Perfil general.....36
	3.4.2 Animales cazados.....37
<b>1.1 Breve Reseña Histórica.....1</b>	<b>3.5 Caza de Subsistencia.....38</b>
<b>1.2 Fauna Silvestre.....2</b>	3.5.1 Perfil general.....38
1.2.1 El concepto.....2	3.5.2 Animales cazados.....39
1.2.2 Valores de la fauna silvestre.....3	<b>3.6 Caza Comercial.....46</b>
<b>1.3 Manejo de Fauna.....4</b>	3.6.1 Caza para carne.....47
1.3.1 Definiciones.....4	3.6.2 Caza para pieles y cueros.....48
1.3.2 Objetivos.....6	3.6.3 Captura y comercio de animales vivos.....50
1.3.3 Sostenibilidad.....7	<b>3.7 Otros Usos.....50</b>
1.3.4 Uso múltiple de la tierra.....8	3.7.1 Caza para carne.....50
1.3.5 Escalas espaciales de manejo.....8	3.7.2 Caza para pieles y cueros.....51
<b>1.4 ¿Cómo se Maneja la Fauna Silvestre?.....9</b>	3.7.3 Captura y comercio de animales vivos.....51
<b>1.5 Manejo de Fauna y Conservación.....11</b>	<b>3.8 Efectos del Aprovechamiento .....52</b>
<b>1.6 Manejo de Fauna en América Latina.....12</b>	3.8.1 Aporte para la población humana.....52
	3.8.2 Impactos sobre la fauna.....53
	3.8.3 Necesidades y opciones de manejo.....55
<b>Sección 2: La Fauna Neotropical y su Entorno</b>	
<b>2.1 Región Neotropical.....15</b>	<b>Sección 4: Política de Fauna y sus Instrumentos</b>
2.1.1 Origen de la Región.....15	<b>4.1 Introducción.....59</b>
2.1.2 Rasgos fisiogeográficos y climáticos.....16	<b>4.2 Política de Fauna Silvestre.....59</b>
2.1.3 Vegetación.....17	4.2.1 Políticas y estrategias nacionales.....59
<b>2.2 Usos de la Tierra y Alteraciones Ambientales.....19</b>	4.2.2 Políticas y estrategias internacionales.....61
2.2.1 Usos forestales.....19	<b>4.3 Legislación.....62</b>
2.2.2 Deforestación.....20	<b>4.4 Administración.....64</b>
2.2.3 Usos agropecuarios.....21	4.4.1 Administración de fauna en sentido estricto.....64
2.2.4 Otros usos y alteraciones.....22	4.4.2 Promoción de la participación ciudadana.....64
<b>2.3 Fauna de Vertebrados Terrestres.....23</b>	4.4.3 Investigación.....65
2.3.1 Origen y evolución.....23	4.4.4 Guardería.....66
2.3.2 Composición de la fauna contemporánea.....24	4.4.5 Desarrollo institucional.....66
2.3.3 Riqueza de especies.....25	4.4.6 Captación de fondos.....67
2.3.4 Aspectos zoogeográficos.....26	4.4.7 Regionalización.....67
2.3.5 Implicaciones de manejo.....28	<b>4.5 Planificación.....68</b>
	4.5.1 Planificación a nivel macro o institucional.....68
<b>Sección 3: Patrones de Utilización</b>	4.5.2 Diseño de planes de manejo.....69
<b>3.1 Introducción.....31</b>	
<b>3.2 La Gente: Aspectos Demográficos y Socioeconómicos .....31</b>	<b>Sección 5: Abundancia</b>
	<b>5.1 Aspectos Generales.....73</b>

5.1.1	¿Por qué la abundancia es importante?.....	73
5.1.2	Definición de terminología.....	74
5.1.3	¿Qué método es el más indicado en un caso dado?.....	75
<b>5.2</b>	<b>Índices de Abundancia Relativa.....</b>	<b>76</b>
5.2.1	Índices directos.....	77
5.2.2	Índices indirectos.....	80
5.2.3	Confiabilidad y validación de índices.....	81
<b>5.3</b>	<b>Estimadores Basados en Proporciones.....</b>	<b>83</b>
5.3.1	Extracción o adición conocida.....	83
5.3.2	Marcado y recaptura.....	85
<b>5.4</b>	<b>Muestreo de la Densidad Poblacional.....</b>	<b>88</b>
5.4.1	Nociones elementales de muestreo.....	88
5.4.2	Parcelas circulares.....	91
5.4.3	Transectos de banda.....	91
5.4.4	Transectos de línea.....	95
<b>5.5</b>	<b>Conteos Aéreos.....</b>	<b>100</b>
5.5.1	Conteos aéreos totales.....	100
5.5.2	Muestreo aéreo.....	100
<b>5.6</b>	<b>Censos o Conteos Totales.....</b>	<b>103</b>
5.6.1	Conteo total en un área.....	104
5.6.2	Conteo sobre ruta.....	106
	Nota final.....	106

## Sección 6: Dinámica Poblacional

<b>6.1</b>	<b>Variación en Tiempo.....</b>	<b>109</b>
6.1.1	Tasas de crecimiento.....	110
6.1.2	Modelos de crecimiento poblacional.....	111
<b>6.2</b>	<b>Estructura Poblacional .....</b>	<b>113</b>
6.2.1	Importancia de la estructura poblacional.....	113
6.2.2	Muestreo de estructura poblacional .....	113
6.2.3	Identificación del sexo.....	114
6.2.4	Clases de tamaño y edad relativa.....	115
6.2.5	Criterios de edad absoluta.....	116
<b>6.3</b>	<b>Reproducción y Natalidad.....</b>	<b>119</b>
6.3.1	Estrategias reproductivas.....	119
6.3.2	Cuantificación de la natalidad.....	120
6.3.3	Variación de natalidad.....	121
<b>6.4</b>	<b>Mortalidad y Supervivencia.....</b>	<b>122</b>
6.4.1	Nociones generales.....	122
6.4.2	Estimación de la mortalidad o supervivencia.....	123
6.4.3	Tablas de vida.....	125
6.4.4	Causas de mortalidad.....	128
<b>6.5</b>	<b>Movilidad y Dispersión.....</b>	<b>130</b>
6.5.1	Movilidad.....	131

6.5.2	Migraciones.....	134
6.5.3	Dispersión.....	135
<b>6.6</b>	<b>Productividad.....</b>	<b>137</b>
6.6.1	Reclutamiento.....	137
6.6.2	Crecimiento poblacional.....	138
6.6.3	Producción de biomasa.....	138
6.6.4	Densodependencia.....	139
6.6.5	Capacidad de carga.....	141

## Sección 7: Manejo de Poblaciones

<b>7.1</b>	<b>Introducción.....</b>	<b>143</b>
<b>7.2</b>	<b>Protección.....</b>	<b>143</b>
7.2.1	Reducción y extinción de poblaciones.....	144
7.2.2	Criterios del grado de amenaza.....	146
7.2.3	Estrategias y medidas proteccionistas.....	147
<b>7.3</b>	<b>Utilización Sostenible.....</b>	<b>149</b>
7.3.1	¿Qué, por qué y cuándo cosechar?.....	150
7.3.2	Bases conceptuales de la cosecha sostenible.....	151
7.3.3	Programación de cosecha sostenible.....	156
7.3.4	Cosecha selectiva.....	160
7.3.5	Seguimiento de sostenibilidad.....	162
7.3.6	Implementación administrativa.....	163
<b>7.4</b>	<b>Control.....</b>	<b>165</b>
7.4.1	Nociones básicas.....	165
7.4.2	Vertebrados plaga de América Latina.....	166
7.4.3	Opciones de control.....	167

## Sección 8: Energética y Alimentación

<b>8.1</b>	<b>Introducción.....</b>	<b>171</b>
<b>8.2</b>	<b>Costo Energético de Mantenimiento.....</b>	<b>172</b>
8.2.1	Metabolismo basal .....	172
8.2.2	Termorregulación.....	173
8.2.3	Actividad.....	174
<b>8.3</b>	<b>Producción.....</b>	<b>175</b>
8.3.1	Crecimiento.....	175
8.3.2	Indicadores de la condición física.....	176
8.3.3	Reproducción .....	177
<b>8.4</b>	<b>Alimentación.....</b>	<b>178</b>
8.4.1	Alimentos: calidad y componentes.....	178
8.4.2	Estudio de alimentación.....	179
8.4.3	Alimentación y selectividad.....	181
8.4.4	Digestión y asimilación.....	182
8.4.5	Alimentación, producción y manejo.....	183

## **Sección 9: Hábitat**

<b>9.1</b>	<b>Introducción.....</b>	<b>185</b>
<b>9.2</b>	<b>Caracterización de la Unidad de Manejo.....</b>	<b>186</b>
<b>9.3</b>	<b>Aspectos Espaciales.....</b>	<b>188</b>
9.3.1	Variación espacial del paisaje.....	188
9.3.2	Identificación de los tipos de hábitat.....	188
9.3.3	Uso de mapas y demás materiales cartográficos.....	189
9.3.4	Extensión y continuidad de hábitats.....	191
9.3.5	Análisis de mosaicos de hábitats.....	191
<b>9.4</b>	<b>Cobertura.....</b>	<b>194</b>
9.4.1	Comunidades vegetales.....	194
9.4.2	Sucesión.....	194
9.4.3	Estimación de cobertura.....	195
<b>9.5</b>	<b>Alimento.....</b>	<b>198</b>
9.5.1	Pastos.....	199
9.5.2	Ramoneo.....	200
9.5.3	Frutas.....	200
9.5.4	Otros alimentos.....	201
<b>9.6</b>	<b>Agua.....</b>	<b>202</b>
9.6.1	Ríos y su dinámica.....	202
9.6.2	Humedales.....	203
9.6.3	Acceso al agua en ambientes terrestres.....	204
<b>9.7</b>	<b>Evaluación del Hábitat.....</b>	<b>204</b>
9.7.1	Condición y tendencia.....	204
9.7.2	Utilización y selección.....	205
9.7.3	Calidad y valor.....	207

9.7.4	Análisis y evaluación por factores.....	208
<b>9.8</b>	<b>Manejo de Hábitat.....</b>	<b>208</b>
9.8.1	Nociones generales.....	209
9.8.2	Manejo de vegetación.....	211
9.8.3	Manejo de agua.....	212
9.8.4	Manejo de hábitat en Latinoamérica.....	214

## **Sección 10: Experiencias y Enfoques Latinoamericanos**

<b>10.1</b>	<b>Introducción.....</b>	<b>215</b>
<b>10.2</b>	<b>Protección.....</b>	<b>215</b>
10.2.1	Protección de áreas silvestres.....	215
10.2.2	Rescate de poblaciones de reptiles.....	217
10.2.3	Conservación de aves amenazadas.....	219
10.2.4	Planes de conservación de mamíferos.....	220
<b>10.3</b>	<b>Zoocriaderos.....</b>	<b>221</b>
10.3.1	Tipos de criaderos.....	221
10.3.2	Criaderos de reptiles.....	221
10.3.3	Cría de aves silvestres.....	223
10.3.4	Criaderos de mamíferos.....	223
10.3.5	Ventajas y limitaciones de zoocriaderos.....	225
<b>10.4</b>	<b>Usos de Poblaciones Naturales.....</b>	<b>226</b>
10.4.1	Caza deportiva.....	227
10.4.2	Caza comercial.....	228
10.4.3	Manejo comunitario.....	230
<b>Bibliografía.....</b>		<b>233</b>

## OTROS PUBLICACIONES DE SI/MAB

- Alonso, A., and F. Dallmeier (eds.). 1998. Biodiversity Assessment of the Lower Urubamba Region, Peru: Cashiriari-3 Well Site and the Camisea and Urubamba Rivers. SI/MAB Series # 2. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington, DC, USA.
- Alonso, A., and F. Dallmeier (eds.). 1999. Biodiversity Assessment and Monitoring of the Lower Urubamba Region, Peru: Pagoreni Well Site Assessment and Training. SI/MAB Series # 3. Smithsonian Institution/MAB Program, Washington, DC, USA.
- Dallmeier, F., and A. Alonso (eds.). 1997. Biodiversity Assessment and Monitoring of the Lower Urubamba Region, Peru: San Martin-3 and Cashiriari-2 Well Sites. SI/MAB Program Series # 1. Smithsonian Institution/MAB Program, Washington, DC, USA.
- Dallmeier, F., and J.A. Comiskey (eds.). 1998. Forest Biodiversity Research , Monitoring and Modeling: Conceptual Background and Old World Case Studies. Man and the Biosphere Series, Vol. 20. Parthenon Press, Carnforth, Lancashire, UK.
- Dallmeier, F., and J. A. Comiskey (eds.). 1998. Forest Biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean: Research and Monitoring. Man and the Biosphere Series, Vol. 21. Parthenon Press, Carnforth, Lancashire, UK.
- Herrera-MacBryde, O., F. Dallmeier, B. MacBryde, J. A. Comiskey and C. Miranda (eds.). 2000. Biodiversidad, Conservación y Manejo en la Región de la Reserva de la Biosfera Estación Biológica del Beni, Bolivia/ Biodiversity, Conservation and Management in the Region of the Beni Biological Station Biosphere Reserve, Bolivia. SI/MAB Series No. 4, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA.

## PREFACIO

El manejo de fauna es una actividad incipiente en América Latina. Sin embargo, en vista de las crecientes amenazas sobre la fauna nativa y sus hábitats y del potencial futuro de la diversidad animal del Neotrópico, algunos países están intensificando esfuerzos para atender mejor este recurso en beneficio de su población y el interés nacional. Por lo tanto, el manejo de fauna se expande y diversifica, en busca de políticas, enfoques y técnicas cónsonas con las necesidades y escenarios de la región. Varios programas de postgrado, la creciente calidad y cantidad de publicaciones, incluyendo la revista *Vida Silvestre Neotropical*, programas pilotos que adelantan varias instituciones oficiales y ONGs, comprueban el avance del manejo de fauna en la región. Sin embargo, la fauna silvestre sigue siendo un recurso desatendido y amenazado en la mayor parte del Neotrópico. De hecho, los próximos años pueden ser decisivos para optar entre las alternativas de manejo sostenible o de destrucción, bajo las presiones del subdesarrollo, la pobreza e inseguridad que campean en la Latinoamérica rural.

En este orden de ideas, el objetivo del presente texto es fomentar y orientar el manejo sostenible de la fauna silvestre con énfasis en la América tropical, y apoyar la formación de recursos humanos para tal efecto. Pretende aplicar los conceptos y métodos universales de manejo de fauna y las ideas recientes de la cumbre de Río en los problemas y las realidades de la fauna neotropical, lo cual resulta en una temática más extensa y complicada en comparación con otras obras de índole similar.

Después de la sección introductoria sobre las bases conceptuales y filosóficas del manejo de fauna silvestre, se resumen las características resaltantes de la fauna

neotropical, su entorno y las alteraciones del mismo por diversas actividades humanas. Acto seguido se esbozan los aspectos demográficos y socioeconómicos de la población humana y se analizan las modalidades tradicionales del aprovechamiento del recurso. La siguiente sección presenta los lineamientos de la política de fauna que definen las metas y prioridades del manejo en los países de la región, así como los mecanismos legales y administrativos para su implementación. Las secciones siguientes, que conforman el cuerpo principal del texto, (*Abundancia, Dinámica Poblacional, Manejo de Poblaciones, Energética y Alimentación, y Hábitat*), reseñan las herramientas conceptuales y metodológicas básicas del manejo de fauna, ilustradas a menudo con ejemplos de América tropical. El capítulo de energética y alimentación se considera pertinente para enlazar los aspectos poblacionales con los hábitats. La última sección destaca algunas tendencias actuales del manejo de fauna en América tropical citando ejemplos y enfoques y logros relevantes para la región.

Juhani Ojasti

Francisco Dallmeier

El libro concierne al manejo de fauna silvestre en América Latina y el Caribe. Ciertamente, la fauna, su utilización y la problemática general de su manejo pueden ser semejantes en diversos países de la región. Las políticas de su manejo, en cambio, suelen variar ampliamente de un país a otro. Muchas posiciones adoptadas aquí son tentativas porque el manejo de fauna aún está buscando su camino en América Latina. Por otra parte, la orientación de la presente obra y la selección de ejemplos en particular están sesgadas por las experiencias venezolanas. Incluso la estructura del libro guarda relación con el curso de manejo de fauna que se viene dictando en la Universidad Central de Venezuela desde hace dos décadas. En cuanto a los nombres vernáculos de los animales, muy variables de un país a

## AGRADECIMIENTOS

El presente libro integra ideas y experiencias de destacados especialistas y, en gran medida, es producto de discusión y análisis de la temática con estudiantes, tesis y colegas latinoamericanos. El autor agradece en particular al Dr. Francisco Dallmeier y el Instituto Smithsonian por la iniciativa de generar este texto y por su apoyo constante, a los doctores Hernán Castellanos, Valois González, Diego Rodríguez y Lucy M. Sosa-Burgos por sus observaciones al manuscrito. Al Lic. Jorge Zegarra por su acertada orientación como corrector de estilo, a la cooperación de mi cuñada Lilian Ojasti en la fase inicial del proyecto, al Lic. Ismael Capote por su ayuda técnica

con los dibujos, a la Lic. Olga Herrera-MacBryde por sus comentarios editoriales, al Sr. Eric Holmes por su dedicación en el formato del libro, así como muchas de las personas que aportaron valiosa información.

Esta publicación fue posible a las contribuciones del programa Smithsonian Institution/MAB y el Instituto de Biología de Conservación del Smithsonian, el Fondo Mundial de Vida Silvestre, el U.S. Fish and Wildlife Service del Departamento del Interior y la Universidad de los Llanos Ezequiel Zamora de Venezuela.



# **Manejo de Fauna Silvestre Neotropical**

por

**Juhani Ojasti**

**Instituto de Zoología Tropical  
Universidad Central de Venezuela**

**Editor**

**Francisco Dallmeier**

**Smithsonian Institution**

## AGRADECIMIENTO

El presente libro integra ideas y experiencias de destacados especialistas y, en gran medida, es producto de discusión y análisis de la temática con estudiantes, tesis y colegas latinoamericanos. El autor agradece en particular al Dr. Francisco Dallmeier y el Instituto Smithsonian por la iniciativa de generar este texto y por su apoyo constante, a los doctores Hernán Castellanos, Valois González, Diego Rodríguez y Lucy M. Sosa-Burgos por sus observaciones al manuscrito, al Lic. Jorge Zegarra por su acertada orientación como corrector de estilo, a la cooperación de mi cuñada Lilian Ojasti en la fase inicial del proyecto, al Lic. Ismael Capote por su ayuda técnica con los dibujos, a la Lic. Olga Herrera-MacBryde por sus comentarios editoriales, al Sr. Eric Holmes por su dedicación en el formato del libro, así como varias personas que aportaron valiosa información.

Esta publicación fué posible a las contribuciones del programa Smithsonian Institution/MAB y el Instituto de Biología de Conservación del Smithsonian, el Fondo Mundial de Vida Silvestre, el U.S. Fish and Wildlife Service del Departamento del Interior y la Universidad de los Llanos Ezequiel Zamora de Venezuela.

La opinión expresada en la serie del Programa SI/MAB son de los autores y no reflejan necesariamente las del Instituto Smithsonian ni de sus organizaciones afiliadas.

Smithsonian Institution  
SI/MAB Biodiversity Program  
SI/MAB Series #5

©2000 by SI/MAB Biodiversity Program  
All rights reserved  
ISBN # 1-893912-06-X  
Library of Congress  
Catalog Card Number

Diseño de la Cubierta: Keith Harrison, Drawing Nature Inc.

Fotos de la Cubierta: Francisco Dallmeier, Smithsonian Institution.

Referencia sugerida: Ojasti, J. y F. Dallmeier (editor). 2000. Manejo de Fauna Silvestre Neotropical. SI/MAB Series #5. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington DC.

Printed in United States of America by Smith Lithograph Corporation. Rockville, Maryland en papel reciclado.

# Tabla de Contenido

Agradecimiento.....	ii	<b>3.3 Clasificación de la Caza.....</b>	<b>35</b>
Tabla de Contenido.....	iii	<b>3.4 Caza Deportiva.....</b>	<b>36</b>
Prefacio.....	vi	3.4.1 Perfil general.....	36
		3.4.2 Animales cazados.....	37
		<b>3.5 Caza de Subsistencia.....</b>	<b>38</b>
		3.5.1 Perfil general.....	38
		3.5.2 Animales cazados.....	39
		<b>3.6 Caza Comercial.....</b>	<b>46</b>
		3.6.1 Caza para carne.....	47
		3.6.2 Caza para pieles y cueros.....	48
		3.6.3 Captura y comercio de animales vivos.....	50
		<b>3.7 Otros Usos.....</b>	<b>50</b>
		3.7.1 Caza de control.....	50
		3.7.2 Caza con fines científicos.....	51
		3.7.3 Usos no consuntivos.....	51
		<b>3.8 Efectos del Aprovechamiento .....</b>	<b>52</b>
		3.8.1 Aporte para la población humana.....	52
		3.8.2 Impactos sobre la fauna.....	53
		3.8.3 Necesidades y opciones de manejo.....	55
<b>Sección 1: Principios Generales</b>		<b>Sección 4: Política de Fauna y sus Instrumentos</b>	
<b>1.1 Breve Reseña Histórica.....</b>	<b>1</b>	<b>4.1 Introducción.....</b>	<b>59</b>
<b>1.2 Fauna Silvestre.....</b>	<b>2</b>	<b>4.2 Política de Fauna Silvestre.....</b>	<b>59</b>
1.2.1 El concepto.....	2	4.2.1 Políticas y estrategias nacionales.....	59
1.2.2 Valores de la fauna silvestre.....	3	4.2.2 Políticas y estrategias internacionales.....	61
<b>1.3 Manejo de Fauna.....</b>	<b>4</b>	<b>4.3 Legislación.....</b>	<b>62</b>
1.3.1 Definiciones.....	4	<b>4.4 Administración.....</b>	<b>64</b>
1.3.2 Objetivos.....	6	4.4.1 Administración de fauna en sentido estricto.....	64
1.3.3 Sostenibilidad.....	7	4.4.2 Promoción de la participación ciudadana.....	64
1.3.4 Uso múltiple de la tierra.....	8	4.4.3 Investigación.....	65
1.3.5 Escalas espaciales de manejo.....	8	4.4.4 Guardería.....	66
<b>1.4 ¿Cómo se Maneja la Fauna Silvestre?.....</b>	<b>9</b>	4.4.5 Desarrollo institucional.....	66
<b>1.5 Manejo de Fauna y Conservación.....</b>	<b>11</b>	4.4.6 Captación de fondos.....	67
<b>1.6 Manejo de Fauna en América Latina.....</b>	<b>12</b>	4.4.7 Regionalización.....	67
		<b>4.5 Planificación.....</b>	<b>68</b>
		4.5.1 Planificación a nivel macro o institucional.....	68
		4.5.2 Diseño de planes de manejo.....	69
<b>Sección 2: La Fauna Neotropical y su Entorno</b>		<b>Sección 5: Abundancia</b>	
<b>2.1 Región Neotropical.....</b>	<b>15</b>	<b>5.1 Aspectos Generales.....</b>	<b>73</b>
2.1.1 Origen de la Región.....	15	5.1.1 ¿Por qué la abundancia es importante?.....	73
2.1.2 Rasgos fisiogeográficos y climáticos.....	16	5.1.2 Definición de terminología.....	74
2.1.3 Vegetación.....	17	5.1.3 ¿Qué método es el más indicado en un caso dado?.....	75
<b>2.2 Usos de la Tierra y Alteraciones Ambientales.....</b>	<b>19</b>	<b>5.2 Índices de Abundancia Relativa.....</b>	<b>76</b>
2.2.1 Usos forestales.....	19	5.2.1 Índices directos.....	77
2.2.2 Deforestación.....	20	5.2.2 Índices indirectos.....	80
2.2.3 Usos agropecuarios.....	21		
2.2.4 Otros usos y alteraciones.....	22		
<b>2.3 Fauna de Vertebrados Terrestres.....</b>	<b>23</b>		
2.3.1 Origen y evolución.....	23		
2.3.2 Composición de la fauna contemporánea.....	24		
2.3.3 Riqueza de especies.....	25		
2.3.4 Aspectos zoogeográficos.....	26		
2.3.5 Implicaciones de manejo.....	28		
<b>Sección 3: Patrones de Utilización</b>			
<b>3.1 Introducción.....</b>	<b>31</b>		
<b>3.2 La Gente: Aspectos Demográficos y Socioeconómicos .....</b>	<b>31</b>		
3.2.1 Demografía.....	32		
3.2.2 Tendencias macroeconómicas.....	34		
3.2.3 El problema de la distribución.....	34		

5.2.3	Confiabilidad y validación de índices.....	81
<b>5.3</b>	<b>Estimadores Basados en Proporciones.....</b>	<b>83</b>
5.3.1	Extracción o adición conocida.....	83
5.3.2	Marcado y recaptura.....	85
<b>5.4</b>	<b>Muestreo de la Densidad Poblacional.....</b>	<b>88</b>
5.4.1	Nociones elementales de muestreo.....	88
5.4.2	Parcelas circulares.....	91
5.4.3	Transectos de banda.....	91
5.4.4	Transectos de línea.....	95
<b>5.5</b>	<b>Conteos Aéreos.....</b>	<b>100</b>
5.5.1	Conteos aéreos totales.....	100
5.5.2	Muestreo aéreo.....	100
<b>5.6</b>	<b>Censos o Conteos Totales.....</b>	<b>103</b>
5.6.1	Conteo total en un área.....	104
5.6.2	Conteo sobre ruta.....	106
	Nota final.....	106

## Sección 6: Dinámica Poblacional

<b>6.1</b>	<b>Variación en Tiempo.....</b>	<b>109</b>
6.1.1	Tasas de crecimiento.....	110
6.1.2	Modelos de crecimiento poblacional.....	111
<b>6.2</b>	<b>Estructura Poblacional .....</b>	<b>113</b>
6.2.1	Importancia de la estructura poblacional.....	113
6.2.2	Muestreo de estructura poblacional .....	113
6.2.3	Identificación del sexo.....	114
6.2.4	Clases de tamaño y edad relativa.....	115
6.2.5	Criterios de edad absoluta.....	116
<b>6.3</b>	<b>Reproducción y Natalidad.....</b>	<b>119</b>
6.3.1	Estrategias reproductivas.....	119
6.3.2	Cuantificación de la natalidad.....	120
6.3.3	Variación de natalidad.....	121
<b>6.4</b>	<b>Mortalidad y Sobrevivencia.....</b>	<b>122</b>
6.4.1	Nociones generales.....	122
6.4.2	Estimación de la mortalidad o supervivencia.....	123
6.4.3	Tablas de vida.....	125
6.4.4	Causas de mortalidad.....	128
<b>6.5</b>	<b>Movilidad y Dispersión.....</b>	<b>130</b>
6.5.1	Movilidad.....	131
6.5.2	Migraciones.....	134
6.5.3	Dispersión.....	135
<b>6.6</b>	<b>Productividad.....</b>	<b>137</b>
6.6.1	Reclutamiento.....	137
6.6.2	Crecimiento poblacional.....	138
6.6.3	Producción de biomasa.....	138
6.6.4	Densodependencia.....	139
6.6.5	Capacidad de carga.....	141

## Sección 7: Manejo de Poblaciones

<b>7.1</b>	<b>Introducción.....</b>	<b>143</b>
<b>7.2</b>	<b>Protección.....</b>	<b>143</b>
7.2.1	Reducción y extinción de poblaciones.....	144
7.2.2	Criterios del grado de amenaza.....	146

7.2.3	Estrategias y medidas proteccionistas.....	147
<b>7.3</b>	<b>Utilización Sostenible.....</b>	<b>149</b>
7.3.1	¿Qué, por qué y cuándo cosechar?.....	150
7.3.2	Bases conceptuales de la cosecha sostenible.....	151
7.3.3	Programación de cosecha sostenible.....	156
7.3.4	Cosecha selectiva.....	160
7.3.5	Seguimiento de sostenibilidad.....	162
7.3.6	Implementación administrativa.....	163
<b>7.4</b>	<b>Control.....</b>	<b>165</b>
7.4.1	Nociones básicas.....	165
7.4.2	Vertebrados plaga de América Latina.....	166
7.4.3	Opciones de control.....	167

## Sección 8: Energética y Alimentación

<b>8.1</b>	<b>Introducción.....</b>	<b>171</b>
<b>8.2</b>	<b>Costo Energético de Mantenimiento.....</b>	<b>172</b>
8.2.1	Metabolismo basal .....	172
8.2.2	Termorregulación.....	173
8.2.3	Actividad.....	174
<b>8.3</b>	<b>Producción.....</b>	<b>175</b>
8.3.1	Crecimiento.....	175
8.3.2	Indicadores de la condición física.....	176
8.3.3	Reproducción .....	177
<b>8.4</b>	<b>Alimentación.....</b>	<b>178</b>
8.4.1	Alimentos: calidad y componentes.....	178
8.4.2	Estudio de alimentación.....	179
8.4.3	Alimentación y selectividad.....	181
8.4.4	Digestión y asimilación.....	182
8.4.5	Alimentación, producción y manejo.....	183

## Sección 9: Hábitat

<b>9.1</b>	<b>Introducción.....</b>	<b>185</b>
<b>9.2</b>	<b>Caracterización de la Unidad de Manejo.....</b>	<b>186</b>
<b>9.3</b>	<b>Aspectos Espaciales.....</b>	<b>188</b>
9.3.1	Variación espacial del paisaje.....	188
9.3.2	Identificación de los tipos de hábitat.....	188
9.3.3	Uso de mapas y demás materiales cartográficos.....	189
9.3.4	Extensión y continuidad de hábitats.....	191
9.3.5	Análisis de mosaicos de hábitats.....	191
<b>9.4</b>	<b>Cobertura.....</b>	<b>194</b>
9.4.1	Comunidades vegetales.....	194
9.4.2	Sucesión.....	194
9.4.3	Estimación de cobertura.....	195
<b>9.5</b>	<b>Alimento.....</b>	<b>198</b>
9.5.1	Pastos.....	199
9.5.2	Ramoneo .....	200
9.5.3	Frutas.....	200
9.5.4	Otros alimentos.....	201
<b>9.6</b>	<b>Agua.....</b>	<b>202</b>
9.6.1	Ríos y su dinámica.....	202
9.6.2	Humedales .....	203

9.6.3 Acceso al agua en ambientes terrestres.....	204
<b>9.7 Evaluación del Hábitat.....</b>	<b>204</b>
9.7.1 Condición y tendencia .....	204
9.7.2 Utilización y selección.....	205
9.7.3 Calidad y valor.....	207
9.7.4 Análisis y evaluación por factores.....	208
<b>9.8 Manejo de Hábitat.....</b>	<b>208</b>
9.8.1 Nociones generales.....	209
9.8.2 Manejo de vegetación.....	211
9.8.3 Manejo de agua.....	212
9.8.4 Manejo de hábitat en Latinoamérica.....	214

## **Sección 10: Experiencias y Enfoques Latinoamericanos**

<b>10.1 Introducción.....</b>	<b>215</b>
<b>10.2 Protección.....</b>	<b>215</b>
10.2.1 Protección de áreas silvestres.....	215
10.2.2 Rescate de poblaciones de reptiles.....	217
10.2.3 Conservación de aves amenazadas.....	219
10.2.4 Planes de conservación de mamíferos.....	220
<b>10.3 Zoocriaderos.....</b>	<b>221</b>
10.3.1 Tipos de criaderos.....	221
10.3.2 Criaderos de reptiles.....	221
10.3.3 Cría de aves silvestres.....	223
10.3.4 Criaderos de mamíferos.....	223
10.3.5 Ventajas y limitaciones de zoocriaderos.....	225
<b>10.4 Usos de Poblaciones Naturales.....</b>	<b>226</b>
10.4.1 Caza deportiva.....	227
10.4.2 Caza comercial.....	228
10.4.3 Manejo comunitario .....	230

<b>Bibliografía.....</b>	<b>233</b>
--------------------------	------------

<b>Índice.....</b>	<b>281</b>
--------------------	------------

## PREFACIO

El manejo de fauna es una actividad incipiente en América Latina. Sin embargo, en vista de las crecientes amenazas sobre la fauna nativa y sus hábitats y del potencial futuro de la diversidad animal del Neotrópico, algunos países están intensificando esfuerzos para atender mejor este recurso en beneficio de su población y el interés nacional. Por lo tanto, el manejo de fauna se expande y diversifica, en busca de políticas, enfoques y técnicas cónsonas con las necesidades y escenarios de la región. Varios programas de postgrado, la creciente calidad y cantidad de publicaciones, incluyendo la revista *Vida Silvestre Neotropical*, programas pilotos que adelantan varias instituciones oficiales y ONGs, comprueban el avance del manejo de fauna en la región. Sin embargo, la fauna silvestre sigue siendo un recurso desatendido y amenazado en la mayor parte del Neotrópico. De hecho, los próximos años pueden ser decisivos para optar entre las alternativas de manejo sostenible o de destrucción, bajo las presiones del subdesarrollo, la pobreza e inseguridad que campean en la Latinoamérica rural.

En este orden de ideas, el objetivo del presente texto es fomentar y orientar el manejo sostenible de la fauna silvestre con énfasis en la América tropical, y apoyar la formación de recursos humanos para tal efecto. Pretende aplicar los conceptos y métodos universales de manejo de fauna y las ideas recientes de la cumbre de Río en los problemas y las realidades de la fauna neotropical, lo cual resulta en una temática más extensa y complicada en comparación con otras obras de índole similar.

Después de la sección introductoria sobre las bases conceptuales y filosóficas del manejo de fauna silvestre, se resumen las características resaltantes de la fauna neotropical, su entorno y las alteraciones del mismo por diversas actividades humanas. Acto seguido se esbozan los aspectos demográficos y socioeconómicos de la población humana y se analizan las modalidades tradicionales del aprovechamiento del recurso. La siguiente sección presenta los lineamientos de la política de fauna que definen las metas y prioridades del manejo en los países de la región, así como los mecanismos legales y administrativos para su implementación. Las secciones siguientes, que conforman el cuerpo principal del texto, (Abundancia, Dinámica poblacional, Manejo de poblaciones, Energética y alimentación, y Hábitat), reseñan las herramientas conceptuales y metodológicas básicas

del manejo de fauna, ilustradas a menudo con ejemplos de América tropical. El capítulo de energética y alimentación se considera pertinente para enlazar los aspectos poblacionales con los hábitats. La última sección destaca algunas tendencias actuales del manejo de fauna en América tropical citando ejemplos y enfoques y logros relevantes para la región.

El libro concierne al manejo de fauna silvestre en América Latina y el Caribe. Ciertamente, la fauna, su utilización y la problemática general de su manejo pueden ser semejantes en diversos países de la región. Las políticas de su manejo, en cambio, suelen variar ampliamente de un país a otro. Muchas posiciones adoptadas aquí son tentativas porque el manejo de fauna aún está buscando su camino en América Latina. Por otra parte, la orientación de la presente obra y la selección de ejemplos en particular están sesgadas por las experiencias venezolanas. Incluso la estructura del libro guarda relación con el curso de manejo de fauna que se viene dictando en la Universidad Central de Venezuela desde hace dos décadas. En cuanto a los nombres vernáculos de los animales, muy variables de un país a otro, empleamos los más ampliamente conocidos y, en su defecto, los nombres científicos.

Juhani Ojasti  
Francisco Dallmeier

## 1

# PRINCIPIOS GENERALES

## 1.1 BREVE RESEÑA HISTÓRICA

El hombre ha interactuado con la fauna silvestre desde los albores de su existencia. A semejanza de los demás primates se abasteció de diferentes plantas y animales, pero a diferencia de otros fue capaz de inventar y hacer uso de herramientas para matar animales aún más grandes y fuertes que él mismo. A pesar de carecer de la morfología propia de un carnívoro, el hombre se convirtió en uno de los depredadores más eficientes de la tierra. De esta manera, nuestros antepasados remotos abatieron diversos animales para su alimentación, abrigo y protección durante miles de generaciones.

La caza era una ocupación cotidiana, varonil y de alta estima, con profundas implicaciones culturales y religiosas hace ya 10.000 años atrás, por ejemplo, en el valle de México (Beltrán 1966) y en el Altiplano peruano (Hurtado de Mendoza 1987). Hallazgos zooarqueológicos y petroglifos corroboran la amplia utilización de la fauna neotropical en los tiempos precolombinos (Linares 1976, Wing 1977, Cooke 1981, entre otros). Así mismo, los cronistas de la conquista y de la época colonial, tales como Lery (1578), Piso (1658), Gumilla (1741), Caulin (1759) y Giliij (1782) destacaron la variedad y abundancia de la fauna del Nuevo Mundo y el amplio uso de este recurso por la población. Nogueira Neto (1973) resume la información histórica acerca de la importancia de los animales silvestres vivos. Lo más notable de la América precolombina fue la administración de la fauna en el vasto imperio de los Incas para la cacería colectiva o *chaku* (Garcilaso de la Vega 1617), que alcanzó una perfección que supera en algunos aspectos los programas actuales más avanzados.

De modo general, pueden distinguirse varias etapas en la relación hombre-fauna, vinculadas a la evolución

cultural. En la etapa del **cazador-colector**, la fauna silvestre era un rubro básico de subsistencia y un recurso de libre acceso, que se utilizaba según las necesidades cotidianas y sin mayor preocupación. Si escaseaba en un lugar, abundaba en otros, y la comunidad cambiaba su residencia según la abundancia de la fauna. Sin embargo, es posible que los cazadores prehistóricos hayan afectado en ocasiones a la abundancia de la fauna. Martin y Wright (1967) postularon la cacería como la causa principal de la extinción pleistocénica de la megafauna neotropical.

Con el advenimiento de la **agricultura** y la domesticación de algunos vertebrados, el hombre se liberó parcialmente de la dependencia diaria de animales silvestres. Por ejemplo, el surgimiento del pastoralismo coincide con la disminución de restos de camélidos y cérvidos silvestres en el registro zooarqueológico del Altiplano andino (Wing 1977). Sin embargo, la caza siguió siendo un recurso de libre acceso y uso frecuente. Muchas etnias de las selvas neotropicales, por ejemplo, obtienen la mayor parte del componente energético de su dieta de los cultivos recibiendo, en cambio, las proteínas de la caza y de la pesca.

La agricultura impone también hábitos sedentarios y algún tipo de tenencia de tierra. El sedentarismo, aunado al aumento de la población humana y al creciente impacto sobre los hábitats de la fauna, tiende a resultar en la disminución local de la caza. Bajo un régimen de propiedad particular, el propietario decide, en primera instancia, sobre la fauna silvestre en sus predios, patrón asentado en el derecho romano y consagrado en mayor o menor grado por la legislación cinegética contemporánea. De esta manera, la caza pasa a ser un privilegio de los poderosos, que alcanza su máxima expresión en el **sistema feudal** de Europa medieval, Asia, y América prehispánica (Leopold 1933, Gutiérrez-Olguín 1966, Caughley 1985).

Los cotos de caza, celosamente vigilados, estaban reservados para el disfrute exclusivo de los señores feudales, sistema este que aún persiste en diversas formas y regiones.

La colonización del Nuevo Mundo abrió al invasor europeo un escenario nuevo para la explotación de los recursos naturales, incluyendo la fauna silvestre. El **cazador pionero** se iba apoderando de grandes espacios vírgenes o poco poblados, aprovechando la fauna sin límites con la ayuda de implementos novedosos en el Nuevo Mundo, tales como las armas de fuego, perros de caza y caballos. Esta se convirtió en la época dorada de la caza comercial en toda América. Las pieles de mamíferos silvestres de la América boreal dieron origen a la Hudson Bay Company, la primera empresa comercial del continente (Trippensee 1953). De América del Sur se exportaron, entre otras, pieles de chinchilla, vicuña, lobo marino y jaguar (Echegoyen 1917, D'Orbigny 1945). Asimismo, las especies fluviales más valiosas, incluyendo la tortuga *Podocnemis expansa* y los manatíes ya eran explotados a gran escala durante el período colonial (Coutinho 1868, Jong 1961, Smith 1974, Domming 1982). A principios del siglo XIX, la matanza y exportación de cueros de crocodílidos alcanzaron cifras elevadas (Casas Andreu y Guzmán Arroyo 1970) y la caza por las plumas de garzas entró en su apogeo (Mondolfi 1956, Sick 1988). La cacería pionera concluye cuando el recurso se agota y cuando ya no quedan nuevas tierras por conquistar. Esto sucedió hace siglos en algunas regiones, pero en vastas extensiones de la Amazonia y las Guayanas el colono no ha llegado aún a la última frontera.

La etapa que sigue al paso destructivo de la colonización podría llamarse la del **proteccionismo**. Dentro de un entorno profundamente alterado por las actividades del hombre, la fauna silvestre queda reducida a un renglón marginal que demanda esfuerzos para no perderse del todo. Recién en esta etapa la sociedad empieza a percibir los múltiples valores de la fauna silvestre. Se decretan vedas totales y otras medidas proteccionistas en un ambiente, donde el desarrollo y la naturaleza se visualizan como mutuamente excluyentes (Leopold 1933). Aún cuando se decretaron algunas medidas proteccionistas ya en la época colonial, casi toda

la legislación cinegética en Latinoamérica data del presente siglo.

En medio de las contradicciones entre el pasado y el presente surgió a principios del siglo veinte en los Estados Unidos la disciplina del **manejo de fauna silvestre**, para afrontar con un enfoque ecológico y pragmático la problemática de la fauna silvestre como un recurso de alta demanda recreacional dentro de la sociedad industrial moderna (Leopold et al. 1930). Su base filosófica reside en el enunciado de Theodore Roosevelt de que la conservación consiste del uso prudente de los recursos naturales, según lineamientos establecidos por la ciencia. Como expresión de las nuevas ideas, el primer curso sobre manejo de fauna en América Latina fue dictado por Enrique Beltrán en México en 1934. En vista de los éxitos logrados por esta disciplina en Norteamérica es de esperar que ofrezca un marco de referencia conceptual y técnico también para atender debidamente a la fauna latinoamericana.

Las etapas de la relación entre el hombre y la fauna silvestre forman una secuencia cronológica (Schuerholz y Mann 1979, Salwasser 1995). Es paradójico, pero cierto, que todas pueden ser contemporáneas en muchos países de América Latina: Numerosas etnias indígenas de nuestras selvas viven aún en la etapa del cazador-colector, dependiendo enteramente de los recursos que aquellas ofrecen. El agricultor-cazador está representado por el campesino minifundista, el sistema feudal sobrevive en el latifundismo latinoamericano, mientras que los colonos de las selvas neotropicales representan al cazador pionero. Las políticas de fauna de muchos países del área se aproximan a la fase del proteccionismo, pero algunos proyectos en marcha pueden calificarse ya como manejo de fauna.

## 1.2 FAUNA SILVESTRE

### 1.2.1 Concepto

La fauna silvestre, en un sentido amplio, abarca todos los animales no domésticos. El término "vida silvestre", equivalente a wildlife en inglés, es aún más amplio (Wing 1951, Schuerholz y Mann 1979, Usher 1986). Sin em-



bargo, el término fauna silvestre se emplea generalmente en un sentido más específico para denominar al conjunto de animales que concuerda con el uso cotidiano de esta expresión (Beltrán 1966, Giles 1978, Gondelles et al. 1981). En la terminología legal, la fauna silvestre comprende todos los animales terrestres nativos en Argentina (1981a), Brasil (1967), Colombia (1974), Ecuador (1981), Guatemala (1970), México (1951) y Perú (1975); los peces, y en algunos países otros, recursos marinos están sujetos a leyes de pesca. En Chile (1929), Trinidad y Tobago (1958) y Venezuela (1970), en cambio, el término se restringe a los cuatro clases de vertebrados terrestres. Los libros de texto sobre manejo de fauna, incluyendo el presente, conciernen a los vertebrados terrestres, ya que hay muy poca experiencia sobre el manejo de invertebrados a pesar del reciente énfasis a la diversidad animal global.

La fauna silvestre es uno de los recursos naturales renovables básicos, junto al agua, el aire, el suelo y la vegetación. La expresión **recurso fauna** implica una valoración subjetiva, empleando como criterio la utilidad directa, real o potencial, de un conjunto de animales para el hombre. Lleva implícita una connotación utilitaria, pero no involucra siempre una extracción. La UICN (1994a) define un recurso como una población o ecosistema sometido a un uso consuntivo o no consuntivo.

### *1.2.2 Valores de la fauna silvestre*

Todos los seres vivos, sus poblaciones y especies son productos de un proceso evolutivo milenario y presentan características genéticas y externas únicas, lo cual les confiere, desde el punto de vista ético, un **valor intrínseco** absoluto y el derecho de vivir. Este valor es difícil de medir, pero constituye un valor muy real para muchas personas conscientes de su responsabilidad con la naturaleza y las generaciones venideras. Las especies nativas en su conjunto constituyen la riqueza y diversidad genética de los ecosistemas y forman parte del patrimonio natural de países, regiones y del mundo.

El sistema de valoración que maneja la sociedad humana se fundamenta en el aporte o utilidad de las cosas para el hombre, es decir, en su **valor tangible o económico**, expresado generalmente en unidades

monetarias. Este valor puede ser 1) el valor de mercado, 2) el valor directo no comercial ó 3) el valor indirecto no comercial (Naciones Unidas 1994).

El **valor de mercado** es lo mínimo que se pide y lo máximo que se ofrece por un bien o servicio; varía en el tiempo y el espacio según la oferta y la demanda. Las poblaciones animales sometidas a un uso consuntivo poseen un **valor por consumo** directo como bienes de uso, tal como la carne de cacería para el consumo doméstico. Cuando tales bienes son objetos de compra y venta adquieren un **valor comercial** y un precio y, por lo tanto, un valor de mercado explícito. De esta manera, el monto del valor de mercado de un rubro se obtiene multiplicando la cantidad de los productos vendidos o consumidos por el precio unitario. Este valor es simple y claro, pero aplicable solamente al reducido conjunto que conforman las especies recurso, objeto de uso y comercio. Aunque los sistemas de valoración convencionales subestiman el aporte de la fauna silvestre, su valor puede alcanzar cifras apreciables (ver 3.8.1). Sin embargo, es más probable que el valor tangible principal de la fauna silvestre en nuestro medio radique en su **aporte nutricional** para la población rural en las comarcas más apartadas y atrasadas del continente.

Muchas sociedades contemporáneas asignan un alto valor al aporte recreacional de la fauna nativa por medio de usos consuntivos o la caza y los no consuntivos, tales como el turismo. La **caza deportiva** ofrece recreación y experiencias cuyo valor sobrepasa ampliamente el precio de mercado de las presas abatidas, tal como sugiere el llamado **valor cinegético** de una especie. Este valor integra el valor material del producto de la caza y los rasgos biológicos del animal que hacen de su búsqueda y captura un reto y una experiencia interesantes. La caza deportiva también produce beneficios a terceros, tales como propietarios rurales, baquianos, hoteles, restaurantes y demás servicios locales y al comercio e industria de artículos deportivos y además genera ingresos fiscales por concepto de las licencias de caza. La fauna silvestre constituye también uno de los atractivos principales del **turismo de naturaleza**, generador cada vez más importante de divisas para varios países en desarrollo y de empleo e ingresos a escala local.

El **valor directo no comercial** entraña la figura del **valor de opción** o la disposición de personas o sociedades para pagar por conservar un recurso potencial para uso futuro. Las nuevas ideas formalizadas en el Convenio sobre la Diversidad Biológica resaltan el potencial económico de la diversidad genética y bioquímica de nuestra fauna, y establece normas para su eventual uso futuro. El concepto de **valor de existencia** está asentado en la disposición a pagar para asegurar la existencia de un rubro, por ejemplo, una especie amenazada, sin pretensiones para su uso posterior (McNeely 1988, UNEP 1993). Estos valores se estiman usualmente por medio de encuestas o consultas a expertos.

La categoría **valor indirecto no comercial** contempla la valoración económica de un rubro en términos del **costo de prevenir** su desaparición o el **costo de restauración o restitución** de un recurso deteriorado. De esta manera, este criterio vincula la valoración con el costo ambiental o las **externalidades** de diversas acciones humanas.

En adición a su valor económico, la fauna silvestre forma parte del paisaje natural como un **recurso escénico** y se destaca aún más por su **valor ecológico**. Todas las especies interactúan con muchas otras, según su función específica o nicho ecológico. Aunque la clásica noción de equilibrio como regla general en los ecosistemas naturales está bastante debatido en la actualidad (Wiens 1984 Koetsier et al. 1990), es indudable que los polinizadores, dispersadores o depredadores de semillas y probablemente muchos otros animales son de vital importancia para el funcionamiento de los ecosistemas. A veces no puede afirmarse o negarse la importancia de los animales en los ecosistemas tropicales simplemente por la escasez de datos (Janzen 1986). Es posible que el valor ecológico de muchos animales se manifieste recién después de que la especie haya desaparecido (Fittkau 1976).

Además de la importancia ecológica, hay otros valores intangibles. La fauna silvestre está profundamente arraigada en los **patrones mágico-religiosos y culturales** de los indígenas y colonos que han mantenido un prolongado contacto y dependencia con la naturaleza. Por igual, el **folklore** latinoamericano está muy entrelazado con la fauna local, la cual constituye una fuente inagotable

de inspiración y creatividad. No menos reales son los **valores recreacionales y educativos** de la fauna para la sociedad urbana, a menudo distanciada de la naturaleza en su vida cotidiana. La profusión y popularidad de las series de televisión sobre la vida animal y la creciente importancia de los zoológicos son una prueba más del lazo que nos une con la fauna silvestre.

Asimismo, la fauna es el insumo básico de la ciencia de la zoología con sus disciplinas asociadas. El **valor científico** de la fauna neotropical es inmenso por su extraordinaria diversidad y su bajo grado de conocimiento, lo cual constituye un gran reto en el quehacer científico actual y futuro. Al valor científico tradicional se agrega el aporte de ciertos animales como especies indicadoras de la condición de un ecosistema o animales experimentales.

A pesar de sus múltiples valores, la fauna silvestre es el más subestimado de los recursos naturales renovables, porque salvo contadas excepciones, carece de vocación comercial y no genera estadísticas comparables con los recursos pesqueros o forestales. Es evidente que casi nunca la fauna silvestre alcanza a ser la base del desarrollo regional. Por otra parte, cuando se maneja debidamente, puede constituir un importante recurso complementario en grandes extensiones. La justa valoración económica de la fauna silvestre, sin detrimento de sus valores intangibles, es vital porque las grandes decisiones políticas se fundamentan ante todo en argumentos económicos (McNeely 1988, UNEP 1993). Esto es particularmente cierto en los países latinoamericanos que se ven en la imperiosa necesidad de hacer un uso prudente de todos sus recursos, a fin de sustentar su crecimiento demográfico y económico. Al mismo tiempo es esencial que los habitantes locales sean los beneficiarios principales de los valores de la fauna silvestre, lo cual puede incentivarlos en usar este recurso de una manera sostenible.

## 1.3 MANEJO DE FAUNA

### 1.3.1 Definiciones

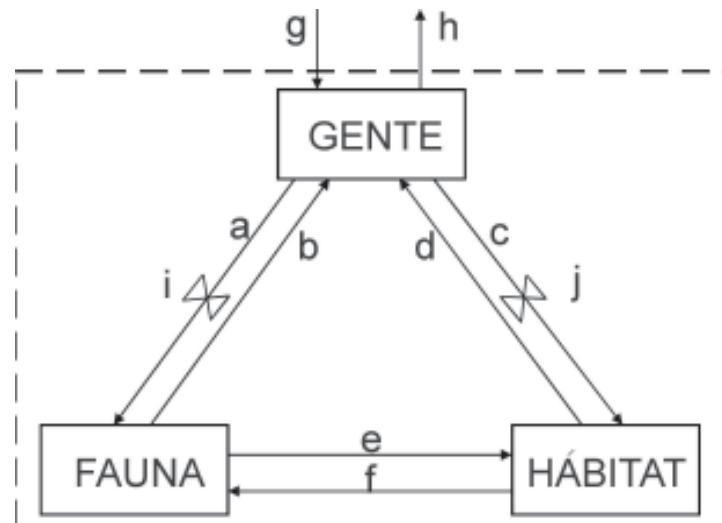
Existen numerosas definiciones del manejo de fauna que concuerdan en lo esencial pero difieren en amplitud y enfoque. El punto de partida es la primera oración del primer texto formal sobre manejo de fauna (Leopold

1933): “Manejo de fauna es el **arte de usar la tierra** para producir **cosechas sostenidas** anuales de **animales silvestres** con **finés recreacionales**”.

La idea central de esta definición pragmática es dedicar tierra y esfuerzo para producir bienes o servicios, igual que en la agricultura, la ganadería o el manejo forestal, excepto que, en este caso, el producto es la fauna silvestre. Esta noción es esencial en el manejo de fauna y contrasta con la idea popular de que la fauna se produce sola, que lo único es cosecharla. Aunque no explícita en la definición, la clave del enfoque de Leopold está en el fomento del recurso mediante el **manejo de hábitat**. Asimismo es fundamental la noción de la cosecha sostenible o sea la utilización periódica de la producción del recurso sin deteriorar el mismo. La parte final “con fines recreacionales” refleja la demanda principal de la fauna en los Estados Unidos. Es obvio que los fines pueden variar según el escenario socioeconómico en cada caso particular.

Una definición difundida hoy en día es la de Giles (1971, 1978): “Manejo de fauna es la **ciencia** y el **arte de decidir y actuar** para **manipular** la estructura, dinámica y relaciones entre **poblaciones de animales silvestres**, sus **hábitats** y la **gente**, a fin de alcanzar determinados **objetivos humanos** por medio del recurso fauna silvestre”. Esta definición, algo engorrosa en su traducción al castellano, amerita una breve aclaratoria.

El binomio “ciencia y arte” significa investigación y aplicación que son dos actividades esenciales en el manejo de fauna. “Decidir y actuar” expresa la función gerencial implícita en el manejo de cualquier recurso, es decir, adoptar las decisiones más acertadas desde el punto de vista técnico y enmarcadas en una política coherente. “Manipular” quiere decir que el hombre orienta activamente los eventos naturales hacia una dirección deseada. La esencia de esta definición radica en el triángulo animales silvestres-hábitat-gente que integra los tres componentes que involucran cualquier plan de manejo



**Figura 1.1.** El triángulo básico del manejo de fauna silvestre de Giles (1971), modificado. Los componentes gente, fauna y hábitat representan las personas, poblaciones de animales silvestres y ambientes en un área particular; a) el impacto humano directo sobre la fauna, b) el efecto de la fauna sobre la gente, c) el impacto humano sobre los hábitats, d) el efecto de los hábitats sobre la gente, e) el impacto de la fauna sobre sus hábitats, f) el efecto de los hábitats sobre la fauna, g) el efecto del sistema socioeconómico y político global sobre la gente y h) efectos de la utilización de la fauna para el entorno socioeconómico global, i) control del impacto humano directo sobre la fauna y j) control de impactos humanos sobre los hábitats.

(Fig. 1.1), y será empleado como un marco de referencia conceptual del manejo de fauna en reiteradas oportunidades. La definición enfatiza las poblaciones, pero es también compatible con el manejo de áreas dentro de un enfoque más holístico.

Ambas definiciones conciernen al manejo de poblaciones naturales de la fauna silvestre, o sea, las que viven libremente en los hábitats disponibles. El manejo de fauna es típicamente una actividad extensiva, sin pretender ser eficiente en un 100%, ó de reducir una población natural a un rebaño doméstico. Por eso no incluye la cría de animales silvestres en cautiverio, que se ubica mejor en la zootecnia. En esta obra, sin embargo, se discutirán algunos aspectos relacionados con los zocriaderos (ver 10.3), porque muchos autores los consideran una herramienta clave en la producción de fauna.

Las definiciones planteadas en América Latina tienden a enfatizar los aspectos socio-económicos. Según Torres (1987), el manejo de fauna es “una actividad resultante de la integración de intereses sociales, que se fundamenta en valores científicos, económicos, tecnológicos y hasta políticos, ya que esencialmente “manejar” un recurso implica controlarlo y guiarlo”. Los servicios de fauna de Venezuela se guían por una definición (MARNR 1987) basada en la de Giles, pero separando lo conceptual de lo operacional: “Manejo de fauna es un proceso ordenado de toma de decisiones y ejecución de acciones, fundamentadas en conocimientos científicos y destinadas a satisfacer las demandas por la fauna silvestre con el máximo y sostenido provecho colectivo. Esto se logra por medio de la manipulación y seguimiento de poblaciones de animales silvestres y sus hábitats, así como por la regulación de las acciones del hombre sobre los mismos”.

### 1.3.2 *Objetivos*

El manejo de fauna empieza con la identificación de los problemas que deben resolverse por medio de acciones con un determinado **objetivo humano**. Un objetivo se puede definir como un estado nuevo y deseable, que se pretende alcanzar por medio de una acción programada.

El objetivo se concibe generalmente como algo concreto, en comparación con la **meta**, que lleva una connotación más global o abstracta. Las medidas para alcanzar el objetivo no forman parte del mismo sino que representan los métodos del plan. La formulación de objetivos claros, concisos, evaluables y compatibles con la realidad y por lo tanto alcanzables es fundamental para guiar las acciones a realizar y para lograr los resultados esperados. Asimismo, el éxito del manejo se mide contrastando los logros con los objetivos.

Los objetivos de fondo del manejo de fauna son expectativas, o propósitos humanos, que pueden originarse en las aspiraciones o demandas, intuitivas o explícitas de diversos sectores de la colectividad. El cazador desea amplio acceso a las presas de su preferencia, el agricultor quiere proteger sus cultivos de animales que puedan causarles daños, el intendente o director de un parque nacional procura preservar la diversidad biológica, el campesino intenta completar la dieta familiar con carne de monte, ciertos grupos ecologistas luchan por la prohibición total de la caza, el promotor de ecoturismo aspira contar con la presencia permanente de animales vistosos, etc. Además, en la planificación y administración ambiental se detectan problemas diversos que demandan soluciones. De esta manera se generan muchos objetivos potenciales, parcialmente solapados y hasta antagónicos. Algunos objetivos son tan obvios y justificados que su implementación no plantea dudas. El manejador de fauna puede resolver aspectos de carácter técnico, pero a menudo es preferible que un equipo de profesionales vinculados con el tema, conjuntamente con representantes de la comunidad local, identifique, evalúe, defina y seleccione por consenso los objetivos o problemas a resolver (Anderson y Hurley 1980, McNeely 1988). Una técnica objetiva en este caso es la ponderación de los objetivos (ver 4.5.1). Antes de presentar los tipos de objetivos es oportuno señalar que existen dos modalidades principales de manejo. Hablamos de **manejo pasivo** cuando el objetivo único es **preservar** o **proteger** una entidad natural (población, ecosistema, área) contra toda intervención humana, dejándola desenvolverse a merced de los procesos naturales. Este tipo de manejo es la regla general en los parques nacionales y puede englobar

también las especies amparadas por vedas totales. El llamarse pasivo no significa ausencia de esfuerzo, porque llevarlo a cabo implica buena guardería y seguimiento.

El **manejo activo** implica cambiar la situación actual mediante una intervención directa y planificada sobre la fauna, su hábitat y usuarios, con el objeto de:

**1) Aumentar** la población (abundancia, distribución, producción), que es lo indicado para rescatar y fomentar las poblaciones deterioradas o amenazadas.

**2) Estabilizar** la población o sea evitar los altibajos y lograr una abundancia o producción sostenible en un nivel deseable. Este suele ser el caso más frecuente en el manejo rutinario para un aprovechamiento sostenido.

**3) Reducir** la población para controlar el impacto de las especies que se comportan como plagas. Aquí tiene lugar también el control de depredadores y competidores de las especies domésticas o silvestres que se quieren fomentar.

Existen, por lo tanto, cuatro tipos principales de objetivos de manejo: preservar, aumentar, estabilizar y reducir (Caughley 1977, Giles 1978). Manejar, investigar o trabajar no son objetivos sino actividades. La formulación de objetivos debe tomar en cuenta la población, u otra entidad objeto del manejo, el área, el lapso de ejecución y tipo de uso o beneficiario. Un objetivo bien formulado concentra la atención en lo esencial. Conviene plantear uno solo o en todo caso pocos objetivos para un plan o proyecto concreto y subdividirlos luego en objetivos específicos. En presencia de múltiples objetivos puede ser conveniente un “programa paraguas” con objetivos amplios que coordine un conjunto de proyectos con objetivos más específicos.

### ***1.3.3 Sostenibilidad***

En una ponencia sobre el manejo de fauna silvestre en Zimbabwe, Child y Nduku (1986) postularon que “todo empeño humano exitoso a largo plazo debe ser aceptable desde el punto de vista social y político, económicamente viable (o por lo menos justificable) y ante todo

ecológicamente sostenible”. Esta frase identifica tres preceptos claves del manejo de los recursos naturales renovables, incluyendo el principio rector de la sostenibilidad.

Tradicionalmente se entiende por **uso ecológicamente sostenible** aquel nivel de aprovechamiento de una población que no rebasa su producción. Esto concuerda con la noción de sostenibilidad económica cuando el capital se mantiene porque los gastos no exceden los ingresos. El estudio detenido de las implicaciones del uso de los recursos biológicos revela, sin embargo, un panorama más complicado. En conformidad con la concepción actual (IUCN 1994), el uso sostenible es un “**uso que no reduce el futuro uso potencial ni perjudica la viabilidad a largo plazo de la especie utilizada o de otras especies, y que es compatible con el mantenimiento a largo plazo de la viabilidad del ecosistema que sostiene o depende de la especie utilizada**”. De esta manera, se deberán extremar las precauciones con la finalidad de minimizar 1) los riesgos del agotamiento de la población utilizada, 2) la reducción de su diversidad genética, y para asegurar que, 3) el uso de la población no reduzca la capacidad de su hábitat para sostener ésta u otras especies. Además de la sostenibilidad ecológica, el uso debería ser económicamente viable y satisfacer las necesidades básicas de la población; de no ser así, se generan presiones para aumentar la extracción en detrimento de la capacidad productiva del recurso.

La aplicación de estos criterios es seguramente un gran avance hacia la verdadera sostenibilidad. Al mismo tiempo, el cumplimiento de sus postulados requiere información detallada y confiable sobre la población a utilizar, y demás componentes del ecosistema que conforman su hábitat. Cualquier incertidumbre sobre las consecuencias del pretendido uso por la escasez de información o por eventos aleatorios no controlables implica riesgos. En tales casos se recomienda aplicar el **principio de precaución**: abstenerse de un uso potencialmente nocivo, aún en ausencia de pruebas objetivas sobre su presunto efecto negativo, a menos que el interesado pueda comprobar que el uso postulado satisface los criterios de sostenibilidad (Favre 1995).

La utilización de la fauna silvestre en América Latina puede ser sostenible en muchas regiones despobladas, donde la productividad del recurso aún sobrepasa la demanda local. También hay algunas experiencias de manejo que se aproximan al uso sostenible. Es difícil, sin embargo, que en nuestro medio un uso extractivo de la fauna cumpla con todos los requisitos de sostenibilidad. El avance en este sentido depende en gran medida de la voluntad política y de proyectos pilotos de aprovechamiento experimental, que han de revelar las pautas para proyectos a mayor escala. De esta manera, el uso sostenible parece ser el camino correcto, pero largo y difícil para los países en desarrollo.

En un contexto más amplio, el uso ecológicamente sostenible forma parte del **desarrollo sostenible**, que se define como “la ordenación y conservación de la base de recursos naturales, y la orientación del cambio tecnológico e institucional, de tal manera que se asegure la continua satisfacción de las necesidades humanas para las generaciones presentes y futuras (Brack Egg 1994). Este estilo de desarrollo no promueve un crecimiento económico año tras año, sino impulsa un mejoramiento cualitativo del bienestar humano, por medio del uso sostenible de los recursos disponibles, con tecnologías locales que eviten el despilfarro y los costos ambientales, así como una justa distribución de los bienes producidos entre la población (Goodland 1995).

### ***1.3.4 Uso múltiple de la tierra***

El manejo de fauna no es una actividad aislada sino que forma parte de la política ambiental global, supeditada a, y afectada por, el sistema sociopolítico general de países y regiones. Debe formar parte del ordenamiento territorial y de los planes de desarrollo rural y adecuarse con otros usos de la tierra (Leopold 1933, Schuerholz y Mann 1979, FAO/PNUMA 1985, Dourojeanni 1990, MARNR 1995a).

La fauna silvestre es típicamente un recurso complementario en tierras dedicadas a otras actividades económicas, pero, a diferencia de los demás usos de la tierra, se extiende y reproduce en todo el territorio nacional. Su manejo exitoso se fundamenta, por lo tanto, en el

principio del **uso múltiple de la tierra**. Por medio de una planificación interdisciplinaria se diseñan técnicas de manejo que optimicen la producción de varios bienes y servicios en el mismo terreno. Una de las estrategias más exitosas en este respecto es alentar la iniciativa privada para la producción conjunta de fauna silvestre, animales domésticos, madera y demás recursos renovables. El aporte del recurso fauna suele ser inversamente proporcional al rendimiento de otros usos simultáneos de la tierra, alcanzando su mayor significado en tierras marginales (Leopold 1933, González Jiménez 1977, Riney 1982, Hofmann et al. 1983, Ramassotto 1987, Bucher 1989, MARNR 1995a). Debido a esto, uno de los grandes retos del manejo de la fauna en nuestro medio es extenderlo a las regiones más remotas, donde este recurso suele alcanzar su mayor importancia alimentaria, social y económica.

### ***1.3.5 Escalas espaciales de manejo***

La fauna silvestre es legalmente patrimonio de la nación en casi todos los países latinoamericanos. Pertenece así a los ciudadanos en su conjunto, y su manejo es competencia del Estado. Tal como lo señalan Caughley y Sinclair (1994), la fauna silvestre pertenece a la colectividad nacional, y es administrada por una agencia oficial (servicio nacional de fauna) para regular su aprovechamiento por parte de grupos discretos de usuarios directos. El manejo de la fauna a nivel de país, estado o región o a **escala macro** consta de la orientación, regulación y control de la ciudadanía en relación a la protección y utilización del recurso, por medio de instrumentos legales y programas de carácter general. Este estilo de manejo tiene gran alcance espacial, pero regula pocas variables por medio de la orientación de las actitudes humanas. El manejo de fauna a macroescala será tratada en mayor detalle en la Sección 4.

El manejo de fauna a **escala micro**, a nivel de fundo, refugio de fauna o reserva comunitaria puede controlar más variables, tales como el acceso, usos de la tierra, extensión y calidad de hábitats, número y tipo de animales a cosechar. Conciernen directamente las variables biológicas del área y forma la base de un manejo verdadero y eficiente del recurso. Sin embargo, las perspectivas del

manejo puntual dependen de las actitudes de los moradores o propietarios de cada área: un plan puede resultar exitoso en un fundo, pero un fracaso en el predio vecino. La mejor opción de manejo la pueden brindar aquellos programas de alcance nacional (nivel macro), que se ejecutan por medio de una serie coordinada de planes locales a microescala. La extensión espacial del manejo depende también de los hábitos y la movilidad de los animales. Las poblaciones sedentarias se prestan bien para el manejo a microescala mientras que las especies migratorias pueden demandar planes de alcance intercontinental.

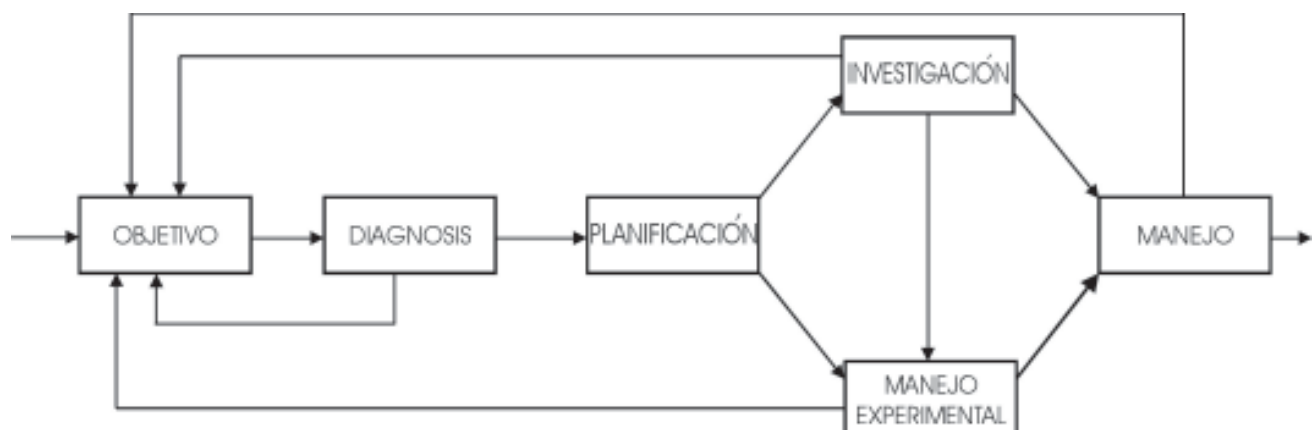
El manejo de fauna a microescala se rige por un **plan de manejo** que establece las pautas a seguir y las técnicas a emplear para alcanzar el objetivo del manejo. Abarca una secuencia de actividades que pueden ser ilustradas por medio de un simple diagrama (Fig. 1.2). Una vez establecidos los **objetivos** del plan, se realiza un **reconocimiento** de la situación que se pretende manejar. Comprende una revisión y evaluación de toda la información pre-existente sobre el asunto, consultas con personas vinculadas con el plan, recorridos del área, etc. Si el reconocimiento revela una información adecuada, se procede con la **planificación** de una o más formas de proceder o estrategias con sus respectivas pautas y técnicas para un **manejo experimental**. Este se conduce en un

área reducida y controlable, cuantificando las respuestas de la fauna y su entorno a las acciones de manejo, a fin de acumular experiencia para fijar las pautas para el **manejo** más definitivo y aplicable a áreas más extensas.

Si la información disponible no permite pasar directamente al manejo experimental, hay que estructurar un plan de **investigación** para dilucidar los aspectos más relevantes que incumben a los objetivos e implementar el manejo experimental después. Una vez en marcha el plan, su **seguimiento y evaluación** periódica permiten constatar el grado de cumplimiento de los objetivos y reorientar el plan según la experiencia que venga acumulándose. Todo manejo de un sistema ecológico es, en resumidas cuentas, un experimento de perturbación con varios elementos aleatorios y riesgos no previsible (Walters y Holling 1990), por lo cual ni una base de datos ideal ni el diseño más sofisticado puede garantizar el alcance de los objetivos planteados.

## 1.4 ¿CÓMO SE MANEJA LA FAUNA SILVESTRE?

En ausencia de manejo, todas las interacciones en el triángulo fauna-habitat-gente (Fig. 1.1) transcurren sin



**Figura 1.2.** Esquema secuencial de los componentes de un plan de manejo de fauna silvestre.

un control humano explícito. Esto es aceptable cuando la población humana es baja y utiliza los recursos con poca intensidad; en cambio, al aumentar la población y su impacto se hace patente la necesidad de orientación y control.

La gente (casilla 1 de la Fig. 1.1) formula los objetivos de manejo en función de las poblaciones de animales silvestres (casilla 2). La población es un conjunto de individuos interfértiles (de una especie), definido en el tiempo y el espacio. Cada especie se caracteriza por su morfología, tamaño adulto, patrones fisiológicos y de historia natural, requerimientos y adaptaciones ambientales y otros atributos mayormente cualitativos, individuales y hereditarios. La zootecnia maneja estas cualidades, hasta cierto punto, mediante la manipulación genética y sistemas de producción intensivos. Sin embargo, estos atributos suelen ser insensibles al manejo en condiciones naturales.

A nivel poblacional, podemos definir atributos emergentes que cuantifican:

**El estado de la población en un momento dado** (“estructura” de Giles 1971), en términos de variables como la abundancia, composición por sexo, edad o estadio ontogénico, arreglo espacial, etc. y

**Los cambios en tiempo o funcionamiento** de la población (“dinámica” de Giles, op. cit.), tales como las tasas de natalidad, mortalidad, dispersión, crecimiento numérico o de la producción de biomasa.

El estado de la población cambia en el tiempo según el balance entre las tasas que lo aumentan (natalidad, inmigración) y las que lo reducen (mortalidad, emigración). Éstas a su vez dependen de la abundancia y estructura poblacional y del hábitat, los cuales en su conjunto pueden ser manejados por el hombre en mayor o menor grado. Generalmente, la idea central es optimizar la producción, la abundancia u otra variable poblacional fomentando la natalidad, el crecimiento individual y/o la condición fisiológica mediante un diseño poblacional (Sección 7) y el mejoramiento del hábitat (Sección 9). Al mismo tiempo se combate la mortalidad, también por medio del manejo de hábitat, la suplementación alimentaria durante los

períodos críticos, el control de cacería y en algunos casos de la depredación y competencia por parte de otros animales silvestres.

A manera de ilustración de los principios de manejo, analizamos someramente un ejemplo, cuyo objetivo consiste en maximizar la cosecha sostenible de una población. Para empezar surgen dos preguntas ¿Cuál es el estado actual de la población? y ¿En cuál estado se maximiza su producción? Para poder responder debemos investigar. Una estimación cuantitativa de la población actual (ver Sección 5) contesta la primera pregunta. La segunda ya es más complicada. Es obvio que una población numerosa produce más, pero también la competencia entre los animales tiende a crecer conjuntamente con su abundancia. Esto refrena el crecimiento, así que la producción poblacional debería maximizarse en una densidad intermedia. Una investigación bibliográfica puede proporcionar un valor aplicable. Si no, hay que recurrir a modelos ecológicos, comparaciones entre la población actual y la anterior o con la abundancia de la especie en otras localidades con un hábitat semejante, conducir un manejo experimental a partir de un valor tentativo, etc. También hay que tomar en consideración el hábitat (casilla 3 de la Fig. 1.1) porque su extensión y calidad determinan la cantidad de animales que puede sustentar el área.

Supongamos que ahora hemos logrado estimar la densidad poblacional que maximiza la producción y que ésta es mayor que la actual. Es obvia la pregunta ¿Por qué la densidad actual es inferior? ¿Se debe esto a factores intrínsecos (natalidad, mortalidad natural, dispersión), limitantes impuestos por el hábitat, efectos estacionales o sobreexplotación? Responder a estas preguntas requiere mayor investigación, a fin de orientar el manejo hacia los factores que ocasionan la escasez. Si el factor responsable es la mortalidad por caza (relación a en Fig. 1.1), la acción de manejo indicada es controlar la intensidad de la misma. Si resulta, en cambio, que la causa es emigración sin retorno por escasez estacional de agua, debemos recurrir al manejo de hábitat (c en Fig. 1.1). Las restricciones del uso y manejo de hábitat son, de hecho, las herramientas principales del manejo de la fauna silvestre.



Una vez identificados los factores a manejar debemos decidir cómo hacerlo: establecer las diferentes opciones posibles y sopesar sus ventajas y limitaciones, costos y beneficios. Luego se deciden las acciones a realizar, se localizan los recursos para tal efecto y se implementan las medidas en el campo. Apenas ahora estamos iniciando el manejo propiamente dicho. Todo lo planteado anteriormente pertenece a la fase preliminar.

Para controlar la cacería se establecen restricciones de uso, se instruye a la gente sobre las mismas y se activa un plan de guardería. En el caso de mejoramiento de hábitat, se puede planificar una red de aguadas adicionales y ejecutar las obras correspondientes en el campo. Después viene el seguimiento del plan para constatar las respuestas poblacionales, trabajando al mismo tiempo en la fase preparatoria de la cosecha sostenida.

Para concluir esta sección conviene destacar que las medidas de manejo deben adecuarse en cada caso a la biología de la especie, tipo de hábitat y objetivo humano. Aún así el manejo no es una panacea. Algunas poblaciones responden bien al manejo, otras no. Este último caso puede ser el de algunas especies de ciclo largo, que sólo prosperan en grandes extensiones continuas de hábitat primario que el hombre no puede mejorar.

## 1.5 MANEJO DE FAUNA Y CONSERVACIÓN

Los términos conservación y manejo de fauna pueden significar cosas distintas a diferentes personas. Algunos los perciben como la misma cosa, otros como dos actividades paralelas o, en el caso extremo, antagónicas, en opinión de un conservacionista a ultranza o de un manejador de fauna con una visión muy utilitaria. Históricamente, tanto la conservación como el manejo de fauna silvestre son respuestas a la acción destructiva del hombre sobre la naturaleza, aunque sus enfoques son divergentes. La primera enfatiza la protección de toda la naturaleza mientras que el segundo se ocupa usualmente del fomento y uso sostenible de las especies recurso. No obstante, la conservación ha ajustado sus estrategias, sin alterar sus principios, porque la estricta protección de especies y áreas y la exclusión de los pobladores locales

resulta poco funcional en muchos casos, especialmente en los países en desarrollo. Al mismo tiempo, el manejo de fauna se ocupa cada vez más del rescate y la restauración de especies y áreas amenazadas. Este desarrollo propició el acercamiento de las dos vertientes, de tal forma que en términos de la Estrategia Mundial de Conservación (UICN 1980) **“la gestión de la utilización de la biósfera por el ser humano, de tal suerte que produzca mayor y sostenido beneficio para las generaciones actuales, pero mantenga su potencial para satisfacer las necesidades y aspiraciones de las generaciones futuras”**, el manejo de fauna forma parte de la conservación sin contradicción alguna. Los documentos posteriores de FAO/PNUMA (1985) UICN (1991, 1994a) y de la Conferencia de Río sobre el Ambiente y el Desarrollo (Naciones Unidas 1992) reiteran y profundizan los principios de la definición citada en materia del uso y el desarrollo sostenible, la participación ciudadana, las responsabilidades y los beneficios compartidos entre los ciudadanos, pueblos y generaciones, los derechos de los indígenas y demás comunidades tradicionales, la obligación de indemnizar los daños ambientales y la cooperación internacional, entre otras. El surgimiento simultáneo de la biología de la conservación (Soulé y Wilcox 1980, Soulé 1986) genera nuevos criterios y enfoques para el manejo de las poblaciones y áreas amenazadas que enriquecen los alcances del manejo de fauna.

En vista de lo anterior, consideramos que el manejo de fauna brinda una de las herramientas básicas para alcanzar las metas de la conservación (UICN 1980), conjuntamente con el ordenamiento territorial, resguardo de la diversidad biológica en áreas protegidas y la conservación de la calidad ambiental, entre otros. En este orden de ideas, el manejo de fauna asume la responsabilidad de la protección, fomento y control del uso de la fauna silvestre, con un énfasis especial sobre las especies sometidas a usos extractivos. Razones de peso justifican este último enfoque:

- Las poblaciones recurso aportan alimento, ingresos, recreación y otros bienes para la población humana, por lo cual su manejo tiene un alto contenido socioeconómico.

- La misma condición de recurso somete a los animales de caza a presiones más grandes que a los no utilizados, por lo cual su conservación requiere una atención especial.
- Un manejo adecuado mantiene y valoriza el recurso, incentiva su conservación y puede prevenir la transformación de una especie útil en un problema de conservación.

## 1.6 MANEJO DE FAUNA EN AMÉRICA LATINA

El desarrollo y la orientación regional del manejo de fauna silvestre dependen de múltiples factores de orden biológico, socioeconómico e histórico. De esta manera, América Latina y el Caribe como un todo presentan un perfil propio y diferente de los demás continentes (ver Sección 2), aún cuando existe apreciable variación interna en esta extensa región.

En el marco de referencia biológica se destaca la gran variedad de biomas y tipos de hábitats con el predominio de los bosques tropicales, aún relativamente bien conservados, pero sometidos a crecientes impactos humanos. En conformidad con la variedad y calidad de los hábitats, la fauna neotropical es muy rica en especies, en su mayoría endémicas de la región. Esto implica una diversificación de los enfoques y técnicas para atender el manejo de los grandes roedores, primates, delfines de río, gran variedad de aves de uso tradicional como mascotas, los reptiles gigantes y otros grupos peculiares de la región. Significa también un gran compromiso para preservar la inmensa diversidad animal, incluyendo las especies migratorias de otras latitudes, y sus hábitats, que demanda una política de fauna con alto contenido proteccionista.

El mayor potencial de la fauna neotropical como recurso radica en las especies silvícolas y fluviales. Esta fauna está constituida, en su mayoría, por especies propias de ecosistemas primarios, de ciclo de vida largo, longevas, poco prolíficas, de mayor porte y ecológicamente especialistas. Muchas pueden ser abundantes bajo condiciones primarias, pero no toleran alteraciones del hábitat ni altas tasas de extracción. Por lo tanto son más

difíciles de manejar que la fauna cinegética norteamericana, más rica en especies de hábitats abiertos, alterados, sucesionales y de humedales, que toleran diversos usos de la tierra, son más prolíficas y suelen responder bien al manejo de hábitat. Asimismo, muchas especies tropicales carecen de una época fija de reproducción que dificulta su estudio y la programación de temporadas de caza. La fauna de América austral y del norte de México, a su vez, guarda mayor semejanza ecológica con la norteamericana. No obstante, las razones de fondo de las diferencias entre el estilo norteamericano y el latinoamericano sobre el manejo de fauna son históricas, sociales y económicas.

El manejo de fauna es apenas incipiente en América Latina, en comparación con los Estados Unidos y muchos otros países industrializados. La atención que viene recibiendo la fauna nativa en nuestro medio deriva de los patrones de su uso tradicional por parte de grupos indígenas, los hábitos de caza de los colonizadores europeos, los episodios de caza comercial destructiva, las leyes a menudo más proteccionistas que protectoras y programas esporádicos de conservación y manejo, casi siempre adaptando modelos foráneos. Todas las etapas históricas del uso de la fauna persisten aún en muchos países, y el manejo de fauna en América Latina se encuentra desfasada por medio siglo o más del desarrollo de esta actividad en los países industrializados. En conformidad con el bienestar elevado de éstos, allá se caza básicamente por deporte dentro de un sistema de manejo bien establecido, donde acatar las normas es la regla. Además el cazador aporta fondos, por concepto de licencias y otras contribuciones, que son reinvertidos en el manejo, incluyendo la investigación coordinada con las universidades. La erradicación de la caza comercial, con un decidido apoyo de los cazadores deportivos, se cita como el paso decisivo para la recuperación de la fauna silvestre estadounidense a partir de principios del siglo veinte (Lund 1995).

En América Latina hay también cazadores que se ajustan a este perfil y que pueden constituir un fiel aliado del manejador de fauna. Sin embargo, el usuario principal en América tropical es el campesino que caza para la alimentación cotidiana de su familia, haciendo caso omiso a las normas vigentes. Por su precaria condición

económica no aporta fondos para el manejo de fauna, de tal suerte que esta actividad es costeadada con los exiguos fondos públicos. Esto genera un círculo vicioso: la fauna sin manejo degenera en un renglón marginal que aporta poco, carece de significado político y por lo tanto de una dotación presupuestaria suficiente como para revertir el proceso (Hernández Corso 1968). Todo esto ocurre en medio de una expansión demográfica que duplica la población y sus demandas cada 30 años en promedio. Esto se traduce en cambios drásticos en el uso de la tierra y en una merma constante de los ecosistemas primarios. Por eso, el manejo de fauna en nuestro medio debe ajustarse siempre a las realidades socioeconómicas cambiantes de los usuarios de este recurso.

Las razones de fondo de la divergencia norte-sur radica, ante todo, en el subdesarrollo estructural de América Latina (Ojasti 1984, Mares 1986, Vaughan 1990). Un manejador de fauna no puede remediar esta situación, pero tampoco puede ser un espectador pasivo ante el deterioro de la fauna y su hábitat. Encontrar soluciones viables para esta situación es parte de nuestra responsabilidad como ciudadanos, profesionales y amantes de la naturaleza.

¿Cuál es el modelo de manejo que resuelve la problemática de la fauna silvestre latinoamericana? Probablemente no existe una respuesta única para todos los países y tipos de problemas. Sin embargo, un modelo de manejo de fauna puede ser exitoso en América tropical a medida que logra combinar la conservación y el valor social: conservación, en virtud de la riqueza y fragilidad de nuestro patrimonio natural, y valor social

porque las soluciones duraderas sólo se logran en cooperación con las poblaciones locales.

El desarrollo de la ecología y el manejo de fauna silvestre en los países templados y también recientemente en los trópicos brinda las herramientas técnicas y metodológicas para el manejo. Las nuevas ideas en el plano internacional (FAO/PNUMA 1985, UICN 1991, 1994a, Naciones Unidas 1992, TCA 1995) enriquecen las bases filosóficas y conceptuales de las políticas de fauna, orientadas a la conservación de la diversidad biológica y su uso sostenible, el manejo compartido con las comunidades y los propietarios rurales, la justa valoración del recurso, la promoción de usos no consuntivos, el fortalecimiento de los servicios nacionales de fauna y de la cooperación ciudadana, interinstitucional e internacional.

Los problemas de nuestra fauna son múltiples y así tienen que ser las soluciones. Es preciso enterarse bien de las realidades del campo, identificar los problemas prioritarios, hallar soluciones aceptables desde el punto de vista social, económico y ambiental, formular objetivos, planificar y ejecutar proyectos pilotos, ajustándolos a los demás usos de la tierra y a la política ambiental del país, en estrecha cooperación con la gente local; evaluar los resultados, anticipar escenarios futuros, aprender de los errores, propios y ajenos. Una de las mayores esperanzas para la conservación de fauna neotropical radica en el aumento sostenido de los recursos humanos, capacitados y motivados para el manejo de nuestra fauna nativa.



## 2

# LA FAUNA NEOTROPICAL Y SU ENTORNO

## 2.1 REGIÓN NEOTROPICAL

El presente texto enfatiza el manejo de fauna silvestre en la Región Neotropical. Por eso, como paso previo es pertinente una somera introducción a la fauna de vertebrados de la región, a su origen y su entorno geográfico y ecológico.

La Región Neotropical, reconocida como una entidad biogeográfica de máxima jerarquía desde el siglo XIX, comprende América del Sur, América Central y el área del Caribe. El límite septentrional de la región es arbitrario y controversial, ya que muchos integrantes de la biota neártica penetran por las tierras altas de México y América Central hacia el sur hasta Nicaragua (Cabrera y Willink 1973, Udvardy 1975, Dinerstein et al. 1995). En aras de simplificar este panorama, aquí incluimos en la Región Neotropical la extensión total de América Latina y el Caribe. Tal como está definida, cuenta con una extensión terrestre de 20,55 millones de km<sup>2</sup>. Unos 18 millones de km<sup>2</sup> de esta superficie corresponden a América del Sur, el continente mejor conservado del mundo, donde las áreas poco perturbadas cubren un 60% del total (WRI 1994). La expresión “América tropical” se aplica a esta vasta región biogeográfica, a excepción del Cono Sur (Argentina, Chile y Uruguay), que consiste de 16,79 millones de km<sup>2</sup>.

### 2.1.1 Origen de la región

La extensión continental que conocemos como América del Sur tiene su origen en el inmenso paleocontinente Pangea, que se dividió en el Paleozoico-Mesozoico (hace 200 a 135 millones de años) en un bloque septentrional (Laurasia) y otro meridional (Gondwana). Más tarde, en el Cretáceo, este último se fragmentó gradualmente en lo que hoy en día son los continentes del hemisferio sur: África, América del Sur, Antártida, Australia y la parte

peninsular de la India. La separación entre Suramérica y África y la apertura simultánea del océano Atlántico del Sur concluyeron en el Cretáceo Superior, hace unos 90 millones de años, pero la comunicación terrestre con la Antártida -a su vez conectada con Australia- parece haberse mantenido hasta el Oligoceno Inferior (hace unos 35 millones de años). Durante su larga etapa de continente-isla, el Mar Caribe separó América del Sur de América del Norte. Las extensiones terrestres que hoy día constituyen México y América Central conformaban en aquel entonces la extensión meridional de Norteamérica (Webb 1978, Tarling 1985, Hernández-Camacho et al. 1992).

El levantamiento paulatino de la cordillera andina a lo largo de la vertiente occidental de América del Sur a partir del Mioceno Medio (hace 20 millones de años) y hasta el Plioceno-Pleistoceno (2 a 2,5 millones de años) alteró radicalmente el plano relieve de la Suramérica primitiva y propició climas más secos y fríos. Simultáneamente con estos eventos, el levantamiento de cordilleras en América Central parece haber producido corredores terrestres intermitentes entre América Central y del Sur a partir del Mioceno Superior. Finalmente, la consolidación del Istmo de Panamá en el Pleistoceno hace 3,5 a 4 millones de años, unió los dos elementos principales de la Región Neotropical actual.

El clima del Pleistoceno se caracterizó por glaciaciones recurrentes, que alcanzaron su máximo impacto en latitudes y altitudes elevadas. La última de las cuatro glaciaciones principales se inició hace 80 a 120 mil años y alcanzó su apogeo o pleniglacial en América del Sur hace 13.000 a 20.000 años. El presente período Holoceno, desde hace 10.000 años, es apenas un interglacial o lapso más caluroso entre glaciaciones sucesivas. Tales condiciones reducen las masas glaciales polares generando transegresiones marinas que ocuparon gran

parte de la Amazonia y extensas áreas costeras durante el interglacial anterior (Schubert 1988, Hernández-Camacho et al. 1992, Bush 1994).

Se estima que durante el reciente pleniglacial 1) el nivel del mar era 120 m menor que el de ahora y que muchas islas del presente estuvieron conectados con el continente, 2) el límite nival y del páramo bajaron hasta 1500 m en la región andina, 3) la temperatura promedio a nivel del mar descendió, y 4) hacia el final del período glacial prevaleció un clima más seco que en la actualidad. Todos estos acontecimientos del pasado determinan los rasgos esenciales del Neotrópico así como la evolución, composición y distribución de sus faunas.

### **2.1.2 Rasgos fisiogeográficos y climáticos**

El Neotrópico, tal como se concibe aquí, se extiende desde los 32° 30' latitud norte hasta los 55° latitud sur. La mayor parte de la región es tropical y está ubicada en el hemisferio sur. Su extremo austral se extiende mucho más al sur que África o Australia y alcanza la latitud equivalente a Canadá y Siberia en el hemisferio norte. Asimismo, por lo estrecho del corredor centroamericano, América del Sur conserva en gran medida su condición de continente-isla, aislado de los demás y sometido a efectos marítimos (Morello 1984). Este continente, que forma la parte nuclear de la región, consta de seis macroambientes geológicos y estructurales: Los escudos precámbricos 1) de Brasil y 2) Guayana, 3) Patagonia extra-andina, 4) Monte y Sierra Pampeana, 5) los Andes y 6) las grandes depresiones sedimentarias del Amazonas y el Orinoco, y de la llanura Chaco-Pampeana (Scholten 1971; ver Fig. 2.1).

El sistema de los Andes a todo lo largo de la vertiente del Pacífico y sus prolongaciones hasta el noreste de Venezuela y hacia América Central es uno de los macroambientes más distintivos del Neotrópico. Este complejo sistema de cordilleras, altiplanos y valles de más de 7000 km de longitud, de 100 a 700 km de ancho y de gran altitud genera una serie de pisos altitudinales con su clima y biota particulares. La división este-oeste de Suramérica en un bloque andino y un bloque amazónico enmascara sus cambios latitudinales y conforma el rasgo geográfico más resaltante del continente, que determina

en alto grado los patrones de su clima, vegetación y fauna (Stamp 1956, Morello 1984, UICN 1993). Por otra parte, casi no existen barreras orográficas en el sentido norte-sur ni acentuadas divisorias de aguas entre las cuencas gigantes del Amazonas, el Orinoco y el Plata.

Por su gran amplitud este-oeste en latitudes próximas al ecuador, predominan en América del Sur los climas tropicales. El estrechamiento del continente hacia el sur, a su vez, resulta en climas marítimos que atenúan los extremos climáticos en América austral.

Los vientos portadores de humedad soplan principalmente del este, lo cual produce climas húmedos al lado del Atlántico. De esta manera, los vientos alisios penetran libremente la planicie amazónica hasta las cumbres orientales de los Andes, creando el área más extensa de clima húmedo ecuatorial (tipo Af de Köppen) a escala mundial. Climas semejantes se hallan también en el sur de México, América Central y sureste de Brasil. Hacia el sur y el norte de la Amazonia se va acentuando la estacionalidad de las lluvias (clima de sabana o Aw de Köppen), de tal forma que el período de lluvias del norte (mayo-octubre) concuerda con la época seca del sur. El sector occidental más árido es la Caatinga de Brasil, a causa de barreras orográficas.

La vertiente del Pacífico, desde Baja California hasta Chile central, en cambio, se caracteriza por climas más secos y frescos, a excepción del Chocó, Colombia. La Corriente del Perú (antes Corriente Humboldt), proveniente del Pacífico austral, enfría el aire en las costas de Perú y Chile imponiendo uno de los climas más áridos del mundo (BW de Köppen). Más hacia el sur, los Andes actúan como barrera de los vientos del oeste, que se traduce en sequía más allá de la cordillera y especialmente en la Patagonia. Las partes altas de los Andes se caracterizan por la alternancia extrema de la temperatura diaria y permanecen fríos durante todo el año (tipo E de Köppen). Al sur del Trópico de Capricornio y norte de México presentan un período estacional frío, a menudo con heladas, que identifica estas áreas como de clima templado.

### 2.1.3 Vegetación

La distribución de la vegetación natural refleja, en gran medida, la zonificación climática de la región. Existen varias clasificaciones de la cobertura vegetal del Neotrópico, basadas en criterios bioclimáticos (Holdridge 1947), fisionómicos (Beard 1944), florísticos (Ramia 1967), ecosistémicos (Mann 1968) o en un conjunto de aspectos bioclimáticos, edáficos, fitosociológicos o biogeográficos y en la factibilidad de distinguir las unidades en las imágenes de sensores remotos (UNESCO 1981, Dinerstein et al.

1995). De esta manera, la tipificación de la vegetación puede variar según el criterio de clasificación. Por ejemplo, los Llanos inundables pueden figurar como bosque seco tropical, sabana o humedal. Sin embargo, a grandes rasgos la vegetación de la región se caracteriza por 1) extensos bosques tropicales de la Amazonia, la Floresta Atlántica de Brasil, y desde el noroeste del Ecuador pasando por América Central hasta el sur de México, 2) sabanas del Cerrado y Pantanal brasileños, de los Llanos colombo-venezolanos y la Pampa de Mojos de Bolivia, 3) la cadena norte-sur de ecosistemas herbáceas altoandinos (páramo



**Figura 2.1.** Macroambientes geológicos y estructurales de América del Sur según Scholten (1971), redibujado.

y puna) 4) la Pampa argentina y demás praderas templadas de América austral, 5) los matorrales espinosos del Chaco, de la Catinga del noreste brasileño, del litoral caribeño colombo-venezolano, del Ecuador suroccidental y de la meseta mexicana, 6) los desiertos de la vertiente del Pacífico del norte de México, Perú y norte de Chile y la Patagonia, 7) parches de bosques de coníferas o templados de hoja ancha de América austral, México y América Central, y 8) franjas de humedales costeros y continentales. Esta diversidad de cobertura vegetal resulta en un complejo mosaico de tipos principales de hábitats para la fauna silvestre.

**A. Bosques Tropicales.** Los bosques tropicales de hoja ancha conforman la vegetación dominante del Neotrópico. En su conjunto cubren unos 9,14 millones km<sup>2</sup> ó 54% de América tropical y 44% de toda la región (FAO 1995a). Según esta misma fuente, los bosques húmedos tropicales son los más extensos (4,50 millones km<sup>2</sup>), seguidos por los bosques húmedos deciduos (2,98), bosques de montaña (1,20) y bosques secos (0,46), respectivamente. Dinerstein et al. (1995) estiman el bosque húmedo tropical (con un dosel de menos del 50% de especies deciduas) en 8,21 millones de km<sup>2</sup>. La selva amazónica (7,64 millones de km<sup>2</sup> según UNESCO 1981) es la masa boscosa tropical más extensa de la tierra constituyendo el 56% de todos los bosques húmedos tropicales. Estos son los ecosistemas más diversos, complicados y productivos -más de 2000 g.m<sup>-2</sup>año<sup>-1</sup> de materia orgánica- del planeta (Gentry 1988, Raich et al. 1991, WRI 1994) y el tipo de hábitat más característico de la fauna neotropical.

Los bosques secos tropicales, 1,04 millones de km<sup>2</sup> según Dinerstein et al. (1995), se concentran en la periferia del bosque húmedo al sur de México, América Central y las Antillas mayores, al norte de Colombia y Venezuela, las áreas costeras del sur del Ecuador y al sur de la Amazonia brasileña y boliviana.

**B. Sabanas.** La sabana es otro bioma tropical extenso y típico del Neotrópico, abarcando 2,65 millones de km<sup>2</sup>, es decir, 12,8% de toda la región y un 17% de Suramérica tropical (Raich et al. 1991, WRI 1994). Posee un estrato herbáceo continuo y es altamente estacional presentando un período seco bien definido. Sin embargo, las sabanas

neotropicales son más edáficas que climáticas en comparación con las sabanas africanas. La fisionomía de las sabanas y su calidad como hábitat varían ampliamente según el relieve, suelos, grado de inundación y de la cobertura arbórea. Se subdividen en varios tipos según su estacionalidad (Sarmiento y Monasterios 1975), cobertura leñosa (Eiten 1982) o herbácea (Ramia 1967). Conjuntamente con los bosques figuran entre los ecosistemas más productivos y están sometidos, en su mayoría, a la ganadería extensiva. Un 23% de la extensión primaria de sabanas está bajo cultivo, especialmente en Brasil (WRI 1994).

**C. Formaciones herbáceas andinas.** Son herbazales que cubren valles y planicies andinos por encima de 3300 a 3800 m de altitud y están sujetos a frecuentes heladas nocturnas. Los páramos son formaciones relativamente diversas y húmedas, se extienden desde las partes más altas de Costa Rica hasta el norte del Perú y ocupan un área de unos 78.000 km<sup>2</sup>. Hacia el sur el período de lluvias se reduce y resulta en herbazales más secos, o la puna del Altiplano andino, con una extensión de 606.000 km<sup>2</sup> (UNESCO 1981, Dinerstein et al. 1995). Son ecosistemas poco productivos, pero sustentan una biomasa apreciable de ungulados nativos y domésticos. Dinerstein (op. cit.) extienden el dominio de los pastizales montanos hasta la estepa patagónica.

**D. Biomas áridos.** Esta división consta de un gradiente desde desiertos verdaderos, a estepas, cardonales y matorrales secos, ubicados mayormente en México y el Cono Sur, con una extensión de 2,48 millones de km<sup>2</sup> ó 11,5% de la región. Estas formaciones vegetales convergen con los bosques y pastizales secos y no es posible separarlos rigurosamente de los mismos. Por eso, la extensión de tierras secas en América del Sur varía según los criterios de inclusión desde 1,4 hasta 10,2 millones de km<sup>2</sup> (Mares 1992, WRI 1994). Son hábitats poco productivos que soportan una fauna peculiar con muchos endemismos (Mann 1968, Mares 1992).

**E. Humedales.** Bajo esta denominación se incluyen distintas formaciones transicionales entre ecosistemas terrestres y acuáticos, tales como manglares (40.620 km<sup>2</sup>), albuferas y lagunas marinocostas, sabanas inundables



(285.530 km<sup>2</sup>) y los bosques ribereños inundables (várzea, igapó) que ocupan entre 5 y 10% de la Amazonia (Ayres 1993, Dinerstein et al. 1995, Anónimo 1996). WRI (1994) cita 883.480 km<sup>2</sup> o un 4% de humedales para toda la región, ubicados en su mayoría en Brasil, Venezuela, Chile, Argentina y Paraguay (Tabla 2.1). A pesar de su modesta extensión, brindan gran variedad de hábitats importantes para la fauna silvestre y acuática.

**F. Otras formaciones naturales.** Las latitudes más altas del Neotrópico cuentan con biomas importantes no tropicales, tales como bosques de coníferas de México, América Central y el sur de Brasil así como bosques templados de América austral que suman unos 1,10 millones de km<sup>2</sup> ó 5% de la región. A éstos se agregan diversos matorrales, praderas y estepas subtropicales y templadas propias de América austral (UNESCO 1981, Dinerstein et al. 1995).

## 2.2 USOS DE LA TIERRA Y ALTERACIONES AMBIENTALES

### 2.2.1 Usos forestales

El hombre utiliza la tierra y sus recursos alterando así los ambientes naturales a favor de algunas especies de fauna y en detrimento de otras. De esta manera, los patrones de uso de la tierra y sus efectos ambientales determinan en gran medida las opciones actuales y futuras del manejo de fauna silvestre.

Los ecosistemas selváticos, dominantes y característicos en el Neotrópico, se conceptúan tradicionalmente como tierras ociosas de escaso valor. Por eso, su uso principal es la deforestación con fines agropecuarios. La opción alterna es el aprovechamiento de los productos del bosque en pie, sin destruirlo.

El uso económico principal de los bosques es la extracción de madera. En América tropical, esta actividad se concentra en la tala selectiva de árboles emergentes de pocas especies comerciales, aprovechando una proporción muy baja del recurso forestal (apenas unos 8 m<sup>3</sup>/ha en promedio) en áreas accesibles por tierra o agua. En el proceso de tala, el arrastre de los rollos y la apertura de vialidad se suele utilizar maquinaria pesada, se destruye

gran parte de los árboles restantes y se deterioran los suelos (Johns 1992, FAO 1995a).

La producción actual de madera de América tropical es del orden de 400 millones de m<sup>3</sup> que constituye un 12% de la producción mundial (WRI 1994). La mayor parte de la madera se utiliza para leña y carbón vegetal. La superficie afectada por la extracción comercial es igual o menor que la deforestada (Tabla 2.1), en promedio 0,4% de la superficie forestal total. Resulta en un bosque deteriorado, según la intensidad de la tala, que se regenera paulatinamente, a menos que resulte invadido y deforestado por colonos. La fauna silvícola parece relativamente persistente a la tala de madera cuando se dejan parches o corredores de vegetación intactos como refugios de las especies más sensibles (Johns 1992, Ochoa 1997).

Otro uso tradicional de las selvas tropicales constituye la recolección de productos forestales no madereros, tales como frutas, nueces, caucho natural, fibras, palmito, resinas y plantas medicinales (FAO 1995b). Es una actividad artesanal extensiva de gran valor social al ofrecer sustento a pobladores de áreas selváticas, especialmente en la Amazonia (Alho 1995). Es citado a menudo como ejemplo de uso sostenible de bosques en pie. Puede afectar, sin embargo, la disponibilidad de alimento para la fauna frugívora, especialmente cuando se cortan los árboles a fin de cosechar las frutas (Redford 1992, Bodmer et al. 1997). El colector es además un cazador a tiempo completo. La sostenibilidad económica de la recolección de productos silvestres suele ser baja por las largas cadenas de comercialización (Alho 1995).

El valor económico de la extracción de madera y otros productos forestales ofrece un argumento de gran peso político a favor de la conservación de los bosques. Por lo tanto, el desarrollo de sistemas de uso ecológico y económicamente sostenible constituye la máxima prioridad de la política ambiental de los países tropicales (Smythe 1981, Dourojeanni 1990, CDEA 1992, Johns 1992, Ayres 1993, Brack Egg 1994, FAO 1995a, entre otros).

Las plantaciones forestales también forman parte del uso forestal de la tierra. En 1990 abarcaron 86.370 km<sup>2</sup> o apenas 1% del área de los bosques naturales en América

tropical, alcanzando su mayor extensión en Brasil, Venezuela y Cuba (FAO 1995a). Son, en su mayoría, monocultivos de pinos y eucaliptos, de escaso valor como hábitat de la fauna nativa.

### 2.2.2 Deforestación

La conversión de bosques en cultivos, pastos y otras áreas abiertas o alteradas acompaña siempre la ocupación humana de los ambientes naturales. Este proceso o la deforestación se define como un “cambio en el aprovechamiento de la tierra reduciendo la cobertura de las copas a menos de un 10 por ciento” (FAO 1995a). La deforestación avanza en América tropical alentada por programas oficiales de desarrollo o por la ocupación anárquica de parte de campesinos sin tierra. Emplea diversas tecnologías y suele concentrarse a lo largo de vías terrestres y fluviales. (Tucker et al. 1984). Su intensidad se denota normalmente en la tasa anual de deforestación, en porcentaje [(área deforestada por año/área boscosa total al principio del período) × 100]. La pérdida acumulativa de la superficie boscosa en América tropical se estima en 20% (WRI 1994). La tasa anual promedio de deforestación en la década pasada (1981-1990) en la región se ubica en 0,8%, pero su valor varía según el tipo de bosque y el país y es proporcional a la densidad de la población humana (FAO 1995a). Las tasas de deforestación son más bajas en las selvas húmedas tropicales (media 0,4%) y más altas en bosques deciduos húmedos (1,0% ó 43% de la superficie total deforestada) y deciduos secos y de montaña (1,2%). En todos los casos se alcanzan valores más altos en América Central que en América del Sur. Casi la mitad de la superficie deforestada corresponde a Brasil aunque su tasa porcentual es moderada, 0,6%. Jamaica, Haití, Costa Rica, República Dominicana, Paraguay, El Salvador, Honduras y Trinidad Tobago acusan las tasas más elevadas, mientras que en las Guayanas la deforestación es todavía baja (Tabla 2.1).

La deforestación reduce cada vez más la cobertura boscosa y los hábitats de la fauna silvícola. Se estima que actualmente queda 76% de la extensión original del bosque húmedo tropical, 46% del bosque deciduo húmedo, 30% del bosque deciduo seco, 29% del bosque de montaña y 19% del bosque muy seco, a escala mundial (FAO

1995a). La suerte de las áreas deforestadas depende de su manejo posterior. Gran parte del área permanece bajo cultivo, pastoreo u otro uso antrópico, pero extensas áreas se toman improductivas en pocos años y son abandonadas. Por ejemplo, un 60% de las tierras deforestadas en las décadas pasadas en la selva peruana se encuentran actualmente abandonadas y en diversas etapas sucesionales hacia bosques secundarios (Brack Egg 1994). Sin embargo, la eliminación de la cobertura vegetal acelera la pérdida de suelos y nutrientes, de tal forma que muchas áreas nunca retornan a su condición original.

A la pérdida neta de hábitat selvático -que documentan las tasas de deforestación- se agregan los efectos negativos de la fragmentación y el efecto de borde. La deforestación produce a menudo parches boscosos separados por extensiones abiertas. Muchas poblaciones silvícolas, confinadas en tales fragmentos, desaparecen con el paso del tiempo, porque no alcanzan a mantener una población mínima viable (ver 7.2.1, B). La persistencia de las poblaciones en tales casos depende de las características intrínsecas de la especie (tamaño corporal, movilidad, dieta, hábitos sociales, etc.) y es proporcional al tamaño del fragmento (Robinson y Ramírez 1982, Lovejoy et al. 1986). Según la distancia o conexión entre los parches y la movilidad de los animales, la fragmentación puede generar metapoblaciones o conjuntos de poblaciones locales aisladas, pero unidos por medio de una dispersión ocasional entre parches (Hanski y Gilpin 1991, McCullough 1996). La fragmentación progresiva de los hábitats se clasifica en varias etapas con fines cartográficos (Dinerstein et al. 1995). Toda la superficie del fragmento no es, sin embargo, igualmente idónea para una especie silvícola. Resulta que las partes periféricas sufren cambios de microclima, fisionomía y composición de vegetación, y por concepto de incursiones de depredadores o competidores ajenos debido a la proximidad de las áreas alteradas. Por este **efecto de borde** solamente un área nuclear de cada fragmento reúne las condiciones del bosque original (ver 9.3.5, B). Este conjunto de alteraciones: deforestación, fragmentación y efecto de borde, aunado a la degradación del bosque por la extracción depredadora de madera, conforman el obstáculo principal de la conservación de la fauna silvícola a escala mundial.

**Tabla 2.1.** Extensión y uso de macroambientes en los países de América Latina y del Caribe: superficie terrestre total (miles de km<sup>2</sup>), superficie de bosques naturales (1990, miles de km<sup>2</sup>), el porcentaje de bosques del total, tasa de deforestación anual (%), período 1981-1990, tasa de extracción de madera durante el mismo período, extensión de sabanas y humedales (miles de km<sup>2</sup>) y fracción de tierras agropecuarias (cultivos y pastos permanentes) del territorio nacional. Fuentes: FAO (1995a), WRI (1994).

País	Área	Bosques		Defor.,	Tala,	Sabana	Humedal	Agropec.
	total	área	%	%	%	área	área	%
México	1909	486	25	1,3	0,0	-	33	52
Belice	23	20	87	0,2	0,2	-	-	5
Guatemala	108	42	39	1,7	0,1	-	2,2	30
Honduras	112	46	41	2,1	0,1	-	6,5	39
El Salvador	21	1,2	6	2,2	0,0	-	0,7	65
Nicaragua	119	60	51	1,9	0,9	-	20	56
Costa Rica	51	14	28	2,9	2,6	-	0,8	56
Panamá	77	31	41	1,9	0,1	-	6,5	29
Cuba	110	17	16	1,0	0,2	-	17	57
Jamaica	11	2,4	22	7,2	0,4	-	0,1	42
Rep. Dominicana	48	11	22	2,8	0,0	-	-	73
Haití	28	0,2	1	4,8	7,7	-	1,1	51
Trinidad y Tobago	5	1,6	30	2,1	1,8	-	0,2	26
Colombia	1039	541	52	0,7	0,2	256	19	44
Venezuela	882	457	52	1,2	0,1	243	145	24
Guyana	197	184	94	0,1	0,0	18	8,1	9
Surinam	156	148	95	0,1	0,1	1,2	16	1
Guayana Francesa	91	80	87	0,0	0,0	0,2	-	-
Ecuador	277	119	43	1,8	1,3	42	10	28
Perú	1280	679	53	0,4	0,1	139	13	24
Bolivia	1084	493	45	1,2	0,0	87	24	27
Brasil	8456	5611	66	0,6	0,5	740	297	29
Paraguay	397	129	32	2,7	1,8	104	47	59
Uruguay	177	5	3	-	-	145	6,3	85
Argentina	2737	445	16	-	-	755	62	62
Chile	749	76	10	-	-	101	88	24

### 2.2.3 Usos agropecuarios

El uso agrícola de la tierra consta de la conversión de los ecosistemas naturales y del mantenimiento de las tierras ocupadas en una etapa sucesional, generalmente incipiente, a fin de producir y cosechar determinadas plantas cultivadas. Ocupa un área de 1.717.600 km<sup>2</sup> o 8,4% de la

superficie terrestre de América Latina y el Caribe, que aumentó 12,7% en la década de 1980 (WRI 1994). La mayor parte de esta área se ubica en Brasil, Argentina, México y Colombia, aunque la fracción de tierras cultivadas tiende a ser mayor en los países densamente poblados de América Central y el Caribe. Los agroecosistemas son usualmente monocultivos de plantas herbáceas, pero

presentan gran variedad de cultivos, escalas, tecnologías e impactos ambientales.

La modalidad primaria de producción vegetal es la **agricultura migratoria** que caracteriza las economías de subsistencia en América tropical. Consiste en la tala y quema de una parcela de vegetación leñosa y su cultivo sin mayor labranza por uno o pocos años. Luego se abandona el área para repetir el ciclo en otro sitio, produciéndose así un conjunto de parches cultivados y de barbecho en diferentes etapas sucesionales en medio de un paisaje boscoso. En lugares poco poblados este sistema tiende a favorecer la fauna local al ofrecerles mayor variedad de hábitats y alimentos. En cambio, fuertes presiones demográficas recortan la fase del barbecho, el sistema se extiende a tierras muy expuestas a la erosión y resulta a menudo en la pérdida irreversible de los suelos y la cobertura boscosa (Watters 1971).

En la agricultura regional se destacan también las tradicionales haciendas de **cultivos comerciales perenes** de cacao, café, coco, frutales y demás plantaciones, así como extensos **monocultivos herbáceos mecanizados** de caña de azúcar, cereales (maíz, arroz, sorgo y trigo), oleaginosas, tubérculos y hortalizas, entre otros. Casi el 10% de la superficie cultivada cuenta con sistemas de riego. Los efectos ambientales de la agricultura varían según el cultivo, tecnología y la vocación del lugar para la agricultura. Los cultivos de ciclo corto son muy vulnerables a la erosión, el uso de maquinaria pesada compacta los suelos y los agroquímicos generan contaminación ambiental. Los impactos ambientales traspasan a menudo el ámbito de los cultivos a lo largo de las cuencas hidrográficas ocasionando sedimentación, contaminación química e inundaciones violentas. Por ejemplo, la amenaza principal del Pantanal matogrosense proviene de las tierras agrarias degradadas del planalto circundante. El efecto local de la agricultura sobre la fauna depende además de la entremezcla entre los cultivos y la vegetación natural. Gran parte de la fauna original suele desaparecer de los agroecosistemas. Un conjunto de especies oportunistas, en cambio, puede beneficiarse del alimento y cobertura que brindan los cultivos, hasta convertirse en plagas (ver 7.4).

Las tierras de **uso pecuario** incluyen sabanas, pastizales naturales y estepas del Cono Sur y de los Andes, así como los pastos sembrados en áreas deforestadas. Ocupan 5,88 millones de ha o 28% de la superficie terrestre de América Latina y el Caribe y abastecen una población bovina de 328 millones y ovina de 147 millones (WRI 1994). La ganadería extensiva en pastizales naturales constituye la modalidad principal, especialmente en América del Sur. El impacto ambiental del pastoreo depende ante todo del manejo de la carga animal. Una utilización del pastizal en exceso a su capacidad resulta en la degradación progresiva de la capa vegetal, la erosión y desertificación o la sustitución de plantas forrajeras por malezas (Morello 1984, Bucher 1987, Adámoli et al. 1990, Huss 1993). Otras implicaciones de la ganadería para la fauna silvestre son la competencia forrajera, las quemadas de vegetación, la provisión de aguadas, el control de depredadores grandes, la restricción de movimientos o atrapamiento en cercas y enfermedades contagiosas de los animales domésticos. Sin embargo, la ganadería extensiva y la fauna nativa suelen ser perfectamente compatibles, lo cual ofrece una de las mejores opciones para el manejo de fauna silvestre en nuestro medio.

Los cultivos y pastos en su conjunto ocupan un 35% del área total de América del Sur, y una fracción mayor, a menudo en exceso del 50%, en América Central y el Caribe, y menos del 10% en las Guayanas y Belice (Tabla 2.1).

#### 2.2.4 Otros usos y alteraciones

**A. Ambientes acuáticos y humedales.** Grandes obras hidráulicas, tales como extensos embalses para la producción hidroeléctrica o almacenamiento de agua para sistemas de riego o usos domésticos e industriales proliferan en los países de América Latina. Traen como consecuencia pérdida y fragmentación de hábitats ribereños y terrestres, sedimentación, alteraciones de la cuenca aguas abajo y barreras a la dispersión de fauna acuática (CDEA 1992, Tomas 1997). La navegación perturba la reproducción de tortugas fluviales, especialmente de *Podocnemis expansa* (Ojasti 1971, IBAMA 1989). El drenaje de humedales con fines agropecuarias, en cambio, resta hábitats de su biota,

especialmente de la avifauna acuática (Leopold 1959, Borrero 1972, Gómez-Dallmeier y Cringan 1989).

Uno de los ambientes más amenazados son los marinocosteros, por ser áreas de concentración de la población humana, desarrollos turísticos e industriales, acuicultura, pesca y recreación náutica. Estos usos ahuyentan la fauna silvestre y resultan en pérdida, desecamiento, salinización y contaminación de los manglares, lagunas y otros humedales costeros de gran importancia para la fauna local y migratoria (López 1986, Goodwin y Rodner 1987, Ochoa et al. 1987, Olsen y Maugle 1988, UNEP 1993).

**B. Minería.** Los usos mineros generan siempre fuertes impactos ambientales. La industria petrolera en particular se extiende por grandes áreas en México, Venezuela, Ecuador, Perú y otros países latinoamericanos. Sus impactos primarios consisten en la apertura de extensos sistemas de caminos de exploración, carreteras y oleoductos, construcción de diversas instalaciones industriales, movimientos de personal y maquinarias y ocasionalmente derrames de petróleo y descargas de aguas de formación, que pueden afectar seriamente los ecosistemas lacustres y las cuencas hidrográficas. Además, la apertura de vialidad abre paso a la colonización y deforestación anárquicas, especialmente en áreas poco pobladas de la Amazonia (Ojasti 1986, CDEA 1992).

La minería de oro aluvial o “garimpagem”, artesanal o industrial, es otra actividad muy difundida, principalmente en las cuencas altas del Amazonas, Orinoco y Paraguay y conforma una de las actividades económicas más importantes en la Amazonia (Brack Egg 1994). Su efecto puntual abarca el deterioro de los suelos, la capa vegetal y la erosión, según la tecnología y las condiciones locales. A éstos se agregan la sedimentación y contaminación mercurial de las cuencas hidrográficas así como la demanda explosiva de la carne de monte en los campamentos mineros en comarcas despobladas (Almeida, J.M.G. 1989, Chehébar 1990, CDEA 1992, Valderrama 1992).

## 2.3 FAUNA DE VERTEBRADOS TERRESTRES

### 2.3.1 Origen y evolución

La evolución de la fauna neotropical está estrechamente enlazada con la geografía histórica de su entorno. Está relativamente bien documentada por el registro fósil en el caso de los mamíferos (Patterson y Pascual 1968, Webb 1978, Simpson 1980). El presente recuento se fundamenta principalmente en Reig (1981).

La fauna del Terciario, cuando América del Sur aún formaba parte de Gondwana, o la Protohorofauna Gondwánica de Reig (1981), es poco conocida. El registro fósil consta de mamíferos primitivos o reptiles mamíferoides cuyos afinidades posteriores se desconocen. Sin embargo, la presencia de taxa antiguos, compartidos con otros continentes meridionales, revela grupos de abolengo gondwaniano de la fauna suramericana, tales como la mayoría de los peces de agua dulce, anfibios como Hylidae, Pipidae y Leptodactylidae, los crocodílidos, las tortugas de la familia Pelomedusidae, aves del suborden Suboscines, los ñandúes (Rheiformes) y pinguinos (Spheniscidae) y los marsupiales, entre otros (Webb 1978, Sick 1988).

#### Estrato I: Paleohorofauna Suramericana

El desarrollo inicial de la mastofauna de América del Sur a partir del Cretáceo Superior y hasta el Eoceno Superior -aislada de América del Norte, pero conectada con la Antártida- presenta tres grandes grupos autóctonos: los marsupiales, los edentados y un conjunto de ungulados primitivos, todos presuntamente de origen gondwánico. De las 35 familias de mamíferos de este período apenas sobreviven dos hasta el presente, Didelphidae y Dasypodidae. Webb (1978) reseña para esta etapa la llegada de las familias Psittacidae (Aves), Chelidae (Reptilia, Testudines), Iguanidae, Teiidae y Boidae (Reptilia, Squamata) y los sapos (Bufonidae).

#### Estrato II: Cenohorofauna Suramericana

Este período, desde el Oligoceno Inferior hasta el Plioceno o de 44 a 5 millones de años antes del presente, la fauna

suramericana alcanza su apogeo. La fauna del continente-isla se expande por la diversificación de los linajes del período anterior, aunada a la evolución de múltiples familias suramericanas a partir de grupos alóctonos. Entre estos últimos se destacan en particular los roedores histricognatos, los primates platirrinos, los manatíes, y murciélagos, especialmente de la familia Phyllostomidae, y posteriormente los roedores cricétidos, que son elementos característicos también de la fauna neotropical actual. De hecho, casi la mitad de las 60 familias de mamíferos presentes en este período sobreviven todavía. La herpetofauna se enriqueció por la llegada de las tortugas terrestres (*Geochelone*) y los ofidios colúbridos. El lugar de origen de los nuevos linajes no se conoce con certeza. Sin embargo, la procedencia neártica parece más probable por la menor extensión de barrera marina hacia el norte. Durante esta época, los grandes herbívoros de sabana alcanzaron su máximo desarrollo y diversidad, comparable con la fauna africana actual. Los carnívoros marsupiales (Borhyaenidae), aves terrestres gigantes (Phorusrhacidae) y los crocódilidos conformaron los grandes carnívoros de la época.

### **Estrato III: Neohorofauna Neotropical**

Este período, ubicado en el Plioceno y Pleistoceno, se destaca por el gran intercambio faunístico entre América del Sur y del Norte, a raíz de la consolidación del corredor terrestre de Panamá. Varios linajes de mamíferos del norte invadieron América del Sur: las musarañas (Insectivora, Soricidae), Carnívora (Canidae, Ursidae, Mustelidae, Felidae), mastodontes (Proboscoidea, Gomphotheriidae), tapires y caballos (Perissodactyla, Tapiridae y Equidae), pecaríes, camélidos y venados (Artiodactyla, Tayassuidae, Camelidae, Cervidae), ardillas (Rodentia, Sciuridae) y conejos (Lagomorpha, Leporidae).

Estos nuevos grupos se integraron a la fauna regional y pueden presentar en la actualidad géneros y especies neotropicales. En consecuencia, la mastofauna actual del Neotrópico es una complicada mezcla de taxa antiguos y autóctonos (Estrato I), los de origen alóctono de permanencia intermedia (Estrato II), y los “recién llegados” que conservan aún gran afinidad con sus ancestros del norte (Estrato III). Los vertebrados aéreos

y acuáticos parecen menos afectados por las barreras marinas y pueden presentar un cuadro menos rígido.

Por otra parte, la invasión masiva de la fauna suramericana hacia el norte extendió el dominio neotropical a América Central y las partes tropicales de México. Sin embargo, México y las áreas aledañas de América Central cuentan con muchos elementos típicamente neárticos y desconocidos de América del Sur, constituyendo así la transición entre el Neotrópico y el Neártico.

Hacia el final del Pleistoceno la megafauna neotropical sufrió una extinción masiva, que eliminó casi todos los grupos de mayor antigüedad (estrato I), pero también los caballos y mastodontes del estrato III. Estas extinciones se atribuyen a cambios climáticos, competencia entre las especies autóctonas e invasoras y/o a la llegada del hombre cazador.

A consecuencia de esta ola de extinciones, muy reciente en términos geológicos, la mastofauna neotropical actual cuenta con pocas especies corpulentas y casi no presenta grandes herbívoros pastadores (Robinson y Redford 1986b). El mamífero terrestre más corpulento, el tapir, alcanza un peso máximo de 250 a 300 kg, apenas 10 especies sobrepasan el peso de 100 kg y solamente 81 (7,4% del total de especies) alcanzan el peso adulto de 5 kg (Ojasti 1984).

### **2.3.2 Composición de la fauna contemporánea**

El Neotrópico presenta una composición faunística que le confiere su estampa propia y le distingue de otras regiones zoogeográficas, por la presencia de linajes antiguos y exclusivos o endémicos, así como de grupos procedentes de otras regiones, pero que caracterizan la fauna actual del Neotrópico por su gran variedad, distribución o abundancia.

Entre los órdenes y familias de mamíferos endémicos -o casi endémicos cuando una o pocas especies se han dispersado hacia el Neártico- se destacan tres órdenes y familias de marsupiales (Didelphimorphia-Didelphidae, Microbiotheria-Microbiotheridae y Pacituberculata-

Caenolestidae, el orden endémico de Xenartha o Edentata abarcando los armadillos (Dasypodidae), los osos hormigueros (Myrmecophagidae), los perezosos (Bradypodidae, Megalonychidae), los insectívoros antillanos de la familia Solenodontidae, seis familias endémicas de murciélagos incluyendo Phyllostomidae, diversificada en unas 140 especies, los primates platirinos (Callithricidae, Cebidae) y 13 familias de roedores histricognatos: los puercoespines del Nuevo Mundo (Erethizontidae), la familia de los cuyes (Caviidae), capibaras (Hydrochaeridae), pacas (Agoutidae), agutíes (Dasyproctidae), viscachas y chinchillas (Chinchillidae), hutías (Capromyidae), coipos (Myoproctidae) y las ratas espinosas (Echimyidae), entre otras. De hecho, estos grandes roedores constituyen uno de los grupos más distintivos del Neotrópico e incluyen equivalentes ecológicos de ciertos ungulados africanos (Dubost 1968). Los grupos alóctonos pero muy característicos para la fauna contemporánea incluyen los tapires (Tapiridae), pecaríes (Tayassuidae), los camélidos de América Austral y de los Andes y gran variedad de roedores sigmodontidos. Las familias y la mayoría de los géneros de los carnívoros son los mismos del Neártico. La ausencia de los bóvidos, herbívoros dominantes de los trópicos del Viejo Mundo, es otro rasgo distintivo del Neotrópico.

En la avifauna de abolengo suramericano se destacan los órdenes endémicos de Rheiformes (los ñandúes o emas, familia Rheidae) y Tinamiformes (familia Tinamidae), el suborden Suboscines del orden Passeriformes que alcanza su máximo desarrollo en el Neotrópico presentando siete familias endémicas (Dendrocolaptidae, Furnariidae, Formicariidae, Rhinocryptidae, Cotingidae, Pipridae, y Phytotomidae) y las familias no Passeriformes Anhimidae, Psophidae, Europygidae, Opisthocomidae, Nyctibiidae, Galbulidae, Bucconidae y Ramphastidae (Sick 1988). Otros grupos característicos pero no exclusivos para la región son los loros y afines (Psittacidae), los colibríes (Trochilidae) y la familia Cracidae que incluye a los paujés, pavas y chachalacas.

Como una región mayormente tropical, el Neotrópico posee una herpetofauna variada y abundante (Duellman 1979). Algunos grupos de reptiles, tales como las familias

Pelomedusidae, Chelidae (tortugas del suborden Pleurodira), Crocodylidae y Alligatoridae, son de origen gondwánico y están compartidos entre los continentes del sur. La mayoría de las familias, sin embargo, son de procedencia neártica. La única familia endémica es Dermatomyidae, representada por la tortuga fluvial *Dermatemys mawii* de América Central. Por otra parte, casi todos los géneros y especies son endémicas de la región. Las familias más difundidas y características de la región son las tortugas suramericanas de las familias Pelomedusidae y Chelidae, lagartos, ante todo de las familias Teiidae, Iguanidae y Gekkonidae, ofidios (Colubridae, Boidae, Micruridae, Viperidae, entre otros) y los cocodrilos (Crocodylidae) y caimanes (Alligatoridae) que, juntamente con las tortugas, constituyen el conjunto de grandes reptiles acuáticos de América tropical.

Entre los anfibios neotropicales predominan los anuros (sapos y ranas) con familias endémicas (Brachycephalidae, Rhinodermatidae, Pseudidae) o muy diversificadas y características (Leptodactylidae, Hylidae, Dendrobatidae, Centrolenidae, Microhylidae). Los anfibios vermiformes (orden Gymnophiona) presentan dos familias endémicas (Rhinatreumatidae y Typhlonectidae) y la tercera, de más amplia distribución (Caeciliidae), mientras que las salamandras (orden Caudata, familia Plethodontidae) son escasas y restringidas al noroeste de la región. El grado de endemismo de las especies de anfibios suramericanos es elevado, del 94% (Duellman 1979, Frost 1985).

### 2.3.3 Riqueza de especies

La gran riqueza de especies es un atributo resaltante de la fauna neotropical. El número de especies de mamíferos de la región reseñados por Honacki et al. (1982) de la región alcanza 1220, que representa el 29% del total de mamíferos conocidos. Mares (1992) cita 883 especies de mamíferos para América del Sur. La avifauna neotropical es aún más diversa, 3751 especies residentes o más de una tercera parte de la avifauna mundial; con las especies migratorias el total alcanza 4037 (Stotz et al. 1996). América del Sur solamente cuenta con 2930 especies, casi dos veces más que África (Cox 1994). La herpetofauna se estima en 2441 especies de reptiles (38% de los reptiles conocidos) y en 1865 especies de anfibios.

La fauna de anfibios del Neotrópico es casi la mitad del total mundial y 2,2 veces mayor que la de África (Frost 1985, Mann 1986, Cox 1994). Todo esto resulta en 9.563 especies de vertebrados terrestres registrados para el Neotrópico. Además se descubren nuevas especies todos los años, particularmente, en el caso de los anfibios.

La riqueza de vertebrados terrestres por países (Tabla 2.2) es mayor en Brasil por su inmensa extensión territorial, en Colombia, Perú y Ecuador por el efecto aditivo de la fauna amazónica, andina y de la franja costera del Pacífico, y en México por la convergencia de la fauna neártica y neotropical. Incluso países tropicales pequeños como Costa Rica (51.000 km<sup>2</sup>) sustentan una biodiversidad parecida a la de los Estados Unidos.

La fracción de las especies endémicas es mayor en las Antillas (Hispaniola, Cuba, Jamaica) por su aislamiento y en países muy extensos como Brasil, México y Argentina (Tabla 2.2). La frecuencia de endemismos en Colombia, Ecuador, Perú y Chile concuerda con la profusión de especies de distribución restringida a lo largo del sistema de los Andes (Ruggiero 1994).

Por lo general, la riqueza de especies es inversamente proporcional a la altitud y latitud, alcanzando su apogeo en tierras bajas cercanas al ecuador. Esto es particularmente llamativo en los primates y murciélagos. En los trópicos, la biomasa poblacional se comparte entre un mayor número de especies, por lo cual la abundancia de individuos por especie, en término medio, resulta menor. Se estima que la máxima diversidad animal se encuentra en las selvas húmedas tropicales y, en el caso particular del Neotrópico, en la Amazonia. Sin embargo, los biomas secos de América del Sur en su conjunto albergan mayor riqueza de mamíferos que la selva amazónica (Mares 1992) y la mayor variedad de grupos como Marsupialia, Edentata, Artiodactyla y los roedores histricognatos se ubican en las latitudes medias de América austral (Ruggiero 1994).

Como mecanismos generadores de alta diversidad en los trópicos se han postulado el mayor tiempo disponible para la saturación de las comunidades, mayor heterogeneidad espacial y, por ende, más nichos

disponibles, mayor competencia y segregación de nichos, más depredación que alivia la competencia y facilita la coexistencia, estabilidad climática que propicia una mayor especiación y mayor producción biótica que puede sustentar faunas más diversas, entre otros (Pianka 1966, MacArthur 1972).

En el caso de la Amazonia, la presencia de parches de alta diversidad y endemismo ha promovido hipótesis más específicas. La teoría de refugios pleistocénicos postula la alternancia de largos períodos secos y húmedos. Según esta teoría, durante los periodos secos la selva amazónica se redujo a una serie de islas boscosas en áreas de mayor pluviosidad, rodeados por extensas sabanas. Muchas poblaciones confinadas a tales refugios se diversificaron hasta el grado de alcanzar un aislamiento reproductivo de sus congéneres de parches vecinos cuando el retorno de un periodo húmedo y la expansión de la selva facilitó la dispersión y los contactos secundarios entre integrantes de diferentes refugios (Haffer 1969, Vanzolini y Williams 1970, Ab'Saber 1982, Brown 1982, Hernández Camacho et al. 1992). Las hipótesis alternas para explicar la biodiversidad amazónica incluyen a los grandes ríos como barreras de dispersión, la perturbación intermedia y generación de heterogeneidad espacial y temporal por los efectos de la dinámica fluvial e inundaciones, los efectos directos de los cambios climáticos y los procesos de especiación anteriores al Cuaternario (Salo et al. 1986, Colinvaux 1987, Gentry 1988). Es lo más probable que, en lugar de un solo mecanismo, la alta diversidad amazónica sea producto de la interacción de varios factores en conjunto (Bush 1994).

### 2.3.4 Aspectos zoogeográficos

La Región Neotropical se ordena tradicionalmente en cuatro subregiones biogeográficas:

**A. Subregión Antillana.** Esta entidad insular presenta una fauna mixta del Neártico, Neotrópico y numerosos endemismos hasta el nivel de familia [los almiquis (Solenodontidae), hutías (Capromyidae), cartacubas (Todidae) y siguas de palma (Dulidae)]. Carece de carnívoros, ungulados y mamíferos mayores en general, pero cuenta con la fauna costera del Caribe, incluyendo



**Tabla 2.2.** Número de especies de vertebrados terrestres por países o áreas en América Latina y el Caribe, según estadísticas recientes: <sup>1</sup>Halffter 1992, <sup>2</sup>Mann 1986, <sup>3</sup>Vega 1994, <sup>4</sup>TCA 1995, <sup>5</sup>La Marca 1997, <sup>6</sup>UICN 1993, <sup>7</sup>Suárez y Ulloa 1993, y el porcentaje de las especies endémicas según Mann (1986).

País o Area	Mamíferos	Aves	Reptiles	Anfibios	Total	Endém., %
México <sup>1</sup>	449	961	717	382	2509	32
Belice <sup>2</sup>	121	504	107	26	758	1
Guatemala <sup>3</sup>	189	677	209	112	1187	4
Honduras <sup>2</sup>	179	672	161	55	1067	2
El Salvador <sup>2</sup>	129	432	93	38	692	1
Nicaragua <sup>3</sup>	159	857	169	59	1244	1
Costa Rica <sup>2</sup>	203	796	218	151	1368	5
Panamá <sup>2</sup>	217	850	212	155	1424	4
Cuba <sup>1</sup>	88	400	140*	-	628	31
Jamaica <sup>2</sup>	29	223	38	20	310	23
Hispaniola <sup>2</sup>	23	211	134	53	421	44
Trinidad <sup>2</sup>	85	374	76	14	522	1
Colombia <sup>4</sup>	367	1754	475	507	3103	11
Venezuela <sup>5</sup>	340	1348	292	275	2255	9
Guyana <sup>6</sup>	198	728	137	105	1198	1
Surinam <sup>6</sup>	184	670	152	95	1101	1
Guayana Francesa <sup>6</sup>	150	700	136	89	1075	1
Ecuador <sup>7</sup>	324	1564	379	402	2669	12
Perú <sup>4</sup>	460	1701	297	315	2773	12
Bolivia <sup>4</sup>	282	1257	250	106	1895	4
Brasil <sup>6</sup>	423	1622	468	517	3030	24
Paraguay <sup>4</sup>	167	694	133	85	1079	1
Uruguay <sup>4</sup>	77	367	66	37	547	1
Argentina <sup>4</sup>	315	976	216	135	1642	9
Chile <sup>4</sup>	130	439	45	31	645	14

\*Herpetofauna

aves y tortugas marinas, cocodrilos y el manatí (*Trichechus manatus*).

**B. Subregión Mesoamericana.** Abarca la América Central y la mayor parte de México. Es un área de transición compartida por taxa de abolengo Neártico [familias de roedores sciurognatos como Geomyidae y Heteromyidae, varias especies de liebres, carnívoros norteros (*Bassariscus*, *Taxidea*, *Canis latrans*, *Procyon lotor*), el venado cola blanca, pavos silvestres y

perdices endémicas], así como la afluencia de aves migratorias del norte, y grupos característicos del Neotrópico [algunos primates, varios marsupiales didélfidos, los murciélagos filostómidos, los perezosos y osos hormigueros, roedores histicognatos, tales como las pacas (Agoutidae), agutíes (Dasyproctidae) y ratas espinosas (Echimyidae), los pecaríes, dos especies del venado *Mazama*, el tapir centroamericano, numerosos elementos de herpetofauna y aves silvícolas (crácidos, tucanes, psitácidos, tinámidos, entre otros)]. De esta

manera, la fauna de las tierras bajas de América Central se extiende sin un límite abrupto hasta el ecuador en el noroeste de América del Sur, tal como sugiere la Provincia Pacífica de Cabrera y Willink (1973). Una provincia peculiar la conforman las Islas Galápagos del Pacífico, cuya escasa fauna terrestre se caracteriza por grandes reptiles endémicos, tales como las iguanas terrestres (*Conolophus subcristatus*) y marinas (*Amblyrhynchus cristatus*) y el quelonio terrestre más grande del mundo, *Geochelone elephantopus*. A estos se agregan algunas aves endémicas con especies o subespecies propias en diferentes islas.

**C. Subregión Amazónica.** Esta unidad abarca el extenso sector oriental de América del Sur. Está separada de la subregión siguiente por un límite arbitrario -cuyo trazado varía según el autor- que atraviesa diagonalmente el continente desde la costa ecuatoriana en el noroeste hasta La Plata en el sureste (Rapoport 1968). La fauna de esta subregión es mayormente silvícola y conforma la esencia de la fauna tropical del Neotrópico.

Numerosas especies de mayor porte, y por lo tanto importantes como animales de caza, se extienden desde América Central o el sur de México hasta Argentina. Dentro de este conjunto figuran la mayoría de los carnívoros neotropicales, osos hormigueros, paca, agutíes, capibara, pecaríes, venados *Mazama americana* y *M. gouazoupira*, los primates más difundidos (*Alouatta*, *Ateles*, *Cebus*, *Saimiri*), el caimán (*Caiman crocodilus*), así como los principales géneros de crácidos (*Crax*, *Penelope*, *Ortalis*), psitácidos y tinámidos silvícolas, entre otros. El tapir (*Tapirus terrestris*) es también característico de la subregión como un todo. Algunos taxa de origen neártico se encuentran restringidos al norte de la subregión, por ejemplo, el venado cola blanca, el conejo *Sylvilagus floridanus*, los carnívoros *Mustela frenata* y *Urocyon cinereoargenteus* y los roedores del género *Heteromys*.

Dentro de la fauna amazónica propiamente dicha se destaca una gran variedad de primates, numerosas aves silvícolas y los grandes mamíferos (*Inia geoffrensis*, *Sotalia fluviatilis*, *Pteronura brasiliensis*, *Trichechus inunguis*) y reptiles fluviales (*Podocnemis* spp., *Melanosuchus*).

La Floresta Atlántica a lo largo del litoral brasileño desde Pernambuco hasta Río Grande do Sul, amerita una atención especial por sus numerosos endemismos (Mittermeier et al. 1986, Stotz et al. 1996). Los elementos sureños y los compartidos con la subregión siguiente incluyen habitantes de áreas abiertas del Cerrado y del Pantanal brasileño y ambientes parecidos en Bolivia y Paraguay, tales como los cérvidos *Ozotoceros bezoarticus* y *Blastocerus dichotomus*, el aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*), el ñandú o ema (*Rhea americana*), la seriema (*Cariama cristata*), entre otros.

**D. Subregión Andino-Patagónica.** La subregión consta de serranías, valles y el altiplano andino, los desiertos de la vertiente del Pacífico y las tierras áridas y/o templadas de América Austral, es decir, ambientes más abiertos, secos y menos tropicales que la subregión anterior. Su fauna típica la conforman pequeños marsupiales de las familias Microbiotheridae y Caenolestidae, varias familias de roedores histricognatos (Caviidae, Chinchillidae, Myocastoridae, Octodontidae, Ctenomyidae), los camélidos suramericanos *Lama guanicoe* y *Vicugna vicugna*, los cérvidos andinos (*Hippocamelus*, *Pudu*, *Mazama rufina*), varios carnívoros (*Dusicyon culpaeus*, *D. griseus*, *Felis concolor*, *F. geoffroyi*, *Conepatus rex*, *Galictis guja*) y armadillos endémicos, lobos marinos (*Otaria flavescens*, *Arctocephalus australis*) en áreas costeras, los inambúes (especies de *Nothura*, *Eudromia*, *Rhynchotus*, *Tinamotis*, *Nothoprocta*), cauquenes (*Chloephaga*) y los anátidos endémicos del sur. Especies exóticas introducidas, especialmente lepóridos, constituyen un elemento importante en la fauna actual del Cono Sur. Los mamíferos propios del norte de la subregión, desde Colombia hasta el Perú, incluyen al oso frontino (*Tremarctos ornatus*), tapir de montaña (*Tapirus pinchaque*), venado del páramo (*Odocoileus virginianus*) y subespecies de altura del conejo *Sylvilagus brasiliensis*.

### 2.3.5 Implicaciones de manejo

Para finalizar esta sección es oportuna la pregunta ¿Qué implicaciones traen las características peculiares de la fauna neotropical para su manejo?

La **alta riqueza de especies** -aspecto resaltante de la fauna neotropical- significa, en primer lugar, un gran reto de conservación, en conformidad con el Convenio sobre la Diversidad Biológica (Naciones Unidas 1992a). Esto demanda información confiable sobre la sistemática, distribución y ecología de una inmensa cantidad de especies, así como múltiples medidas de manejo y resguardo (UNEP 1993). Sin embargo, la gran mayoría de esta diversidad animal no posee aún valores tangibles para financiar su conservación. Tampoco la pueden costear los países de la región, teniendo en cuenta que la mayor riqueza biológica coexiste a menudo con la mayor pobreza humana (McNeely 1988). Por lo tanto, la conservación de la biodiversidad neotropical demanda una estrecha cooperación técnica y financiera internacional. Al mismo tiempo, la riqueza de especies brinda un gran potencial para nuevos usos y aplicaciones de manejo.

El predominio de la **fauna silvícola** y especialmente la de las selvas húmedas tropicales es otro rasgo distintivo de la fauna neotropical. En la clasificación de Leopold (1933), esta fauna concuerda con la de tierras vírgenes, “perjudicial o perjudicada por los usos económicos de la tierra” que debe ser preservado en áreas protegidas. Esto enfatiza la conservación de los hábitats primarios como el punto de partida del manejo de esta fauna. Se sabe también que, por lo general, los ecosistemas boscosos soportan menos biomasa animal que las sabanas, y que además suelen ser más resistentes a diversas perturbaciones. La cubierta boscosa dificulta también la observación directa de los animales con fines de conteo o ecoturismo. La fauna de sabanas neotropicales y especialmente las de áreas inundables del Pantanal y de los Llanos puede alcanzar gran valor escénico. Sin embargo, casi no existe una fauna sabanícola especializada en América del Sur. Todos estos factores, aunados a la escasez de mamíferos de mayor porte en el Neotrópico,

sugieren que la idoneidad de nuestra fauna para el manejo sea menor en comparación con África, donde prevalecen ambientes y faunas de sabana.

Muchas especies de mayor porte que figuran entre los animales de caza tradicionales concuerdan con la llamada **estrategia demográfica K**: mantienen sus poblaciones en la capacidad de carga de sus hábitats gracias a su longevidad, mientras que su capacidad reproductiva es baja (ver 6.3.1). Pueden ser más o menos abundantes en sus hábitats primarios, pero no constituyen una riqueza inagotable. Los usos extractivos de tales poblaciones demandan, de hecho, un cuidadoso manejo porque su capacidad para compensar la mortalidad adulta es limitada. Precisamente, la ausencia de tal manejo ha reducido muchos recursos faunísticos de antaño hasta convertirlos en problemas de conservación

La **variación local** de la fauna según los factores geográficos y ecológicos genera conjuntos faunísticos muy distintos, incluso dentro del mismo país y aún entre localidades cercanas, lo cual requiere planes de manejo con una orientación local. Por otra parte, la mayoría de los animales de caza de América tropical son los mismos desde México hasta Argentina, de tal suerte que la información biológica y las experiencias de manejo pueden ser compartidas entre varios países.

En términos globales, el manejo de la fauna nativa de América tropical resulta más complicada y difícil que el de los países templados, dada la gran diversidad de especies, sus hábitos silvícolas y estrategias demográficas, la escasez de información biológica, la complejidad de los ecosistemas que les sirven de asiento, así como múltiples factores de orden social y económico.



# 3

## PATRONES DE UTILIZACIÓN

### 3.1 INTRODUCCIÓN

El hombre utiliza la fauna básicamente como un depredador cualquiera. Según la expresión cuantitativa más simple, el efecto de un depredador sobre su presa es proporcional al producto de la abundancia del depredador por la de la presa (que determinan la frecuencia de encuentros entre los dos), y de un coeficiente de eficiencia de depredación, o sea la fracción de encuentros que resultan en una depredación efectiva. Esta relación es una de las más importantes en el triángulo básico del manejo de fauna. Por eso es necesario conocer tanto las características de la población humana como su acción sobre las poblaciones de animales silvestres en cada caso particular, porque el manejo de fauna consiste precisamente en la manipulación programada de tales interacciones.

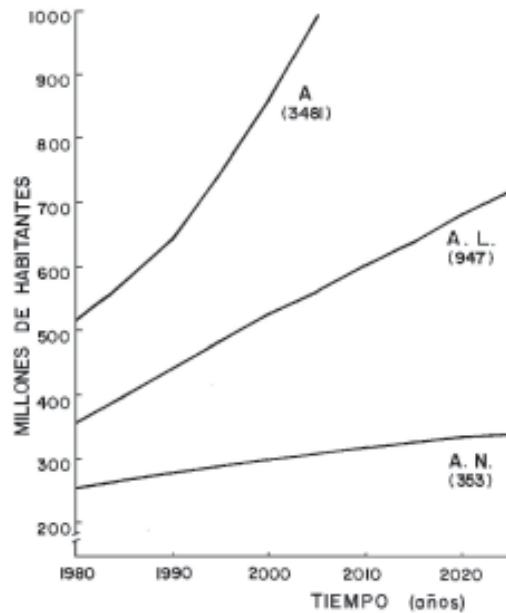
La utilización de la fauna es tan antigua como la misma humanidad. Por eso, el manejo de fauna no arranca de cero, sino de los patrones actuales de aprovechamiento, que ofrecen los puntos de partida para un manejo más avanzado. Tal como señala McNeely (1988), una prolongada interacción entre las comunidades humanas y los recursos locales resulta a menudo en patrones de aprovechamiento relativamente estables y sostenibles. Una brusca alteración de las pautas tradicionales puede traer consecuencias desastrosas. Asimismo, los objetivos del manejo deben desprenderse de las aspiraciones de la colectividad y ser cónsonos con los legítimos intereses de la población humana local, tal como está implícito en la Estrategia Mundial de Conservación (UICN 1980). Los datos sobre la utilización de la fauna silvestre permiten también evaluar su aporte nutricional, económico y recreativo y suministrar así argumentos de peso a favor del recurso. Para ir dilucidando estos aspectos es oportuno formular algunas preguntas claves, tales como:

- ¿Cuáles son las diferentes formas de utilización actual de la fauna silvestre en América Latina?
- ¿Cómo es el perfil general y el trasfondo socio-económico de los usuarios de la fauna y cómo inciden estos factores sobre las aspiraciones o presiones sobre el recurso?
- ¿Cómo son los patrones de selectividad e intensidad de caza en el tiempo y el espacio que generan los diversos usos o usuarios?
- ¿Cuál es el aporte actual de la fauna silvestre para sus usuarios y a la economía regional o nacional?
- ¿Cuál es el número y la distribución espacial de los usuarios?
- ¿Cuáles son los impactos de la utilización actual sobre el recurso?
- ¿Cuán sostenibles son los usos actuales a largo plazo?

En este orden de ideas, los objetivos de esta sección son: encontrar respuestas a estas interrogantes, examinar e interpretar su significado para el recurso y orientar la investigación de estos aspectos del manejo de fauna. El capítulo enfatiza el aprovechamiento extractivo de la fauna y los factores socioeconómicos pertinentes, pero toca también su utilización no consuntiva, que cada día está más difundida.

### 3.2 LA GENTE: ASPECTOS DEMOGRÁFICOS Y SOCIOECONÓMICOS

La utilización de la fauna silvestre, así como las opciones de su manejo, depende estrechamente de la población



**Figura 3.1.** La proyección poblacional de África (A), América Latina (A.L.) y América del Norte (A.N.) en millones de habitantes. Cifras en paréntesis indican la población tope estacionaria según el Banco Mundial (Vu et al. 1991).

humana. Por eso es oportuno examinar brevemente la casilla “gente” del triángulo de manejo (Fig. 1.1), que abarca a macroescala a toda la población humana del área que nos ocupa.

América Latina es el único continente eminentemente tropical con predominio de una población de origen europeo. Los países latinoamericanos comparten la historia de la colonización ibérica y su patrimonio cultural, religioso, lingüístico, étnico y social, entremezclado con elementos indígenas y africanos. En consecuencia, la población latinoamericana se caracteriza por una idiosincracia parecida a lo largo y ancho de esta inmensa área, a pesar de su alta diversidad étnica y cultural, divisiones políticas, largas distancias y diferentes escenarios ecológicos.

### 3.2.1 Demografía

América Latina y el Caribe albergan una población estimada en 447 millones en 1995, el 8,4% del total mundial (WRI 1994). Esto implica una densidad promedio de 21,5

hab/km<sup>2</sup> que es menor que el promedio mundial, 38,9 hab/km<sup>2</sup>. La densidad demográfica varía ampliamente entre los países (Tabla 3.1), siendo mayor en las islas del Caribe y América Central. La población se concentra cada vez más en los centros urbanos; unos 3/4 de los latinoamericanos viven en ciudades. La fracción de la población urbana varía entre 0,30 (Haití) y 0,86 (Cono Sur). La densidad poblacional en áreas rurales (población rural/extensión territorial terrestre) es, en términos generales, casi dos o tres órdenes de magnitud más grande en el área del Caribe y América Central que en los países suramericanos. Es lógico suponer que las presiones sobre la fauna sean, a *grosso modo*, proporcionales a la densidad de la población rural. Según este razonamiento, las opciones para el manejo de fauna deberían ser mejores, en término medio, en Suramérica. La fracción de la fuerza laboral agrícola, o sea del personal que está en contacto diario con el campo y la fauna, puede ser otro indicador de las presiones sobre el recurso. Esta fracción es elevada en los países agrícolas tradicionales y tiende a disminuir con el desarrollo económico (Tabla 3.1).

Un rasgo demográfico resaltante de América Latina es su vertiginoso crecimiento, superado solamente por África (Fig. 3.1). La tasa promedio de crecimiento anual es de 2,05% (en 1990), con una tendencia a bajar gradualmente, pero este proceso está desfasado en el espacio: las tasas son aún muy elevadas en algunos países de América Central, pero más moderadas en América austral (Tabla 3.1). Se estima que la población latinoamericana se duplicaría para el año 2064 y alcanzaría

un valor tope estacionario de 947 millones en el siglo siguiente, según las proyecciones demográficas del Banco Mundial (Vu et al. 1991). La población urbana crece más rápidamente, 3,8% por año, por la migración del campo a las ciudades, mientras que la población rural aumenta apenas 0,4% (WRI 1990). Las altas tasas de crecimiento resultan en una estructura etaria con predominio de jóvenes: un 36% de la población latinoamericana (del año 1990) era menor de 15 años y apenas 4,6% era mayor de

**Tabla 3.1.** Indicadores demográficos y económicos de América Latina y el Caribe: Número estimado de habitantes por países para 2000 y la población tope estacionaria estimada (en paréntesis); tasa de crecimiento anual, período 1990-1995; densidad poblacional global y de la población rural (en paréntesis); población agrícola como porcentaje de la fuerza laboral total (1990); el producto territorial bruto por habitante (1991) en dólares estadounidenses, y en paréntesis el porcentaje de la deuda externa del PTB (1991). Fuentes: Vu et al. 1991, WRI 1994, UNESCO 1995.

<b>País</b>	<b>Población millones</b>	<b>Crecim. anual %</b>	<b>Densidad hab/km<sup>2</sup></b>	<b>Agrícola %</b>	<b>PTB por hab.</b>
México	102.6 (184)	2,1	46 (12)	30	2971 (59)
Belice	0,23 (1)	2,0	8 (4)	-	2176 (51)
Guatemala	12,6 (35)	2,9	85 (57)	51	894 (34)
Honduras	6,5 (18)	3,0	46 (26)	55	587 (71)
El Salvador	6,4 (16)	2,2	254 (147)	37	1087 (35)
Nicaragua	5,2 (14)	3,7	32 (13)	37	283 (-)
Costa Rica	3,7 (6)	2,4	55 (30)	24	1841 (89)
Panamá	2,9 (5)	2,1	32 (14)	32	2124 (73)
Cuba	11,5 (14)	1,1	96 (24)	24	- -
Jamaica	2,7 (4)	0,9	223 (107)	31	1070 (139)
Rep. Dominicana	8,6 (15)	2,1	148 (59)	46	698 (63)
Haití	8,0 (17)	1,8	235 (162)	70	379 (30)
Trinidad y Tobago	1,5 (2)	1,8	251 (81)	10	3501 (39)
Colombia	37,8 (64)	1,9	32 (10)	34	1178 (41)
Venezuela	23,6 (45)	2,6	22 (3,6)	16	3231 (52)
Guyana	0,88 (1)	0,1	4 (2,6)	27	350 (352)
Surinam	0,50 (1)	2,2	3 (1,4)	20	2605 -
Guayana Francesa	0,14 -	3,3	1 -	11	2718 -
Ecuador	12,9 (26)	2,5	38 (17)	39	1123 (93)
Perú	26,3 (50)	2,2	17 (5,0)	40	1302 (29)
Bolivia	9,1 (28)	2,8	7 (3,3)	46	570 (115)
Brasil	178,3 (304)	2,1	18 (4,1)	31	2157 (29)
Paraguay	5,5 (13)	3,0	11 (5,6)	49	1181 (49)
Uruguay	3,3 (4)	0,6	18 (2,5)	16	2465 (42)
Argentina	36,7 (54)	1,3	12 (1,7)	13	2573 (62)
Chile	15,3 (23)	1,7	18 (2,5)	17	1500 (89)

64, pero el sector etario considerado como fuerza laboral (entre 15 y 64 años) tiende a aumentar en las próximas décadas mas rápidamente que la población total (Vu et al. 1991). Las proyecciones demográficas varían de un país latinoamericano a otro, pero predicen, sin excepción, un vertiginoso aumento de la demanda de recursos, aún cuando la concentración de la población en ciudades puede atenuar el impacto de la expansión demográfica sobre la fauna silvestre.

### **3.2.2 Tendencias macroeconómicas**

La mayoría de los países latinoamericanos se ubican en una posición intermedia en la economía mundial, si se emplea como criterio el producto territorial bruto (PTB) por habitante en los años recientes. El PTB por habitante que prevalece en América Latina (Tabla 3.1) es aproximadamente un orden de magnitud menor que las cifras respectivas de los países industrializados más avanzados, pero un orden de magnitud mayor, en comparación con la de los países menos desarrollados de África y Asia (Vu et al. 1991, WRI 1994). La clasificación del Banco Mundial ubica a la mayoría de los países del área en la categoría de ingresos medios inferiores. Argentina, Surinám, Trinidad & Tobago, Uruguay y Venezuela figuran como de ingresos medios superiores y Guyana y Haití como de ingresos bajos (Vu et al. 1991).

Aparte del cuadro que ilustra la variación del PTB entre los países es pertinente discutir la depresión económica que sufren los países del área desde la década de los 80. Esta crisis se atribuye principalmente al endeudamiento externo (Tabla 3.1), la caída de los precios internacionales de los rubros de exportación (principalmente productos agrícolas y otras materias primas), la dependencia de costosas tecnologías foráneas y la explosión demográfica. El servicio de las deudas externas absorbe entre 20 y 45% del valor de las exportaciones de varios países. Por ejemplo, en 1989 el drenaje neto de divisas de América Latina alcanzó 24.600 millones de dólares. La crisis deprime el crecimiento económico y debilita seriamente las economías nacionales, los servicios públicos y los planes de desarrollo, manifestándose en una inflación galopante, políticas de austeridad, inestabilidad económica y social, especulación

y fuga de capitales, desempleo, inseguridad y la proliferación de la economía informal. Implica también mayores presiones sobre el ambiente y los recursos naturales, dotaciones menguantes para atenderlos y la ausencia de planes y políticas de largo plazo (Mares 1986, Vaughan 1990, WRI 1990). En la década de los 90 han surgido signos de recuperación en algunos países, pero la tendencia mundial es que los países subdesarrollados serán cada vez más populosos y más pobres (Goodland 1995).

### **3.2.3 El problema de la distribución**

El PTB por habitante puede ser una medida acertada del bienestar popular si el producto territorial se distribuyera equitativamente entre la ciudadanía. En nuestro medio, sin embargo, acontece lo contrario. La distribución muy desigual de los bienes e ingresos es un problema de fondo de América Latina. A pesar de la abundancia de los recursos naturales y humanos y un PTB bastante decoroso en algunos países, la mitad de la población subsiste en pobreza crónica, que se concentra en los cinturones de miseria de las grandes urbes y en el medio rural.

La indigencia del campo radica en gran parte en los patrones de tenencia de la tierra. Un número reducido de predios (latifundios) ocupa extensiones muy grandes y las tierras restantes están fragmentadas en numerosos fundos pequeños (minifundios). Más de la mitad de las unidades de producción agropecuaria son típicamente menores de 5 ha y cubren, en su conjunto, apenas un 5% de las tierras cultivables. Los latifundios suelen abarcar áreas de 270 a 1500 veces más grandes que el minifundio promedio en la misma comarca. En Brasil, por ejemplo, un 2% de los propietarios poseen el 60% de las tierras cultivables (UNESCO 1971, García 1987, WRI 1994). Este patrón de herencia colonial matiza profundamente la sociología rural latinoamericana y repercute sobre el manejo de fauna.

Los latifundios ofrecen un ambiente oportuno para el manejo de fauna porque abarcan grandes superficies y cuentan a menudo con una administración ordenada. La palabra del dueño puede pesar más que las leyes, las cuales le otorgan también la potestad de permitir o no el acceso de cazadores a sus predios. El uso de la tierra



suele ser extensiva, permitiendo conservar más los hábitats naturales. Sin embargo, la acumulación de la tierra en manos de pocos significa pobreza para los demás. Los campesinos minifundistas o sin tierra, peones de haciendas, etc. carecen de medios de producción como para generar un sustento satisfactorio y se ven en la necesidad permanente de recurrir a la fauna silvestre para completar su dieta e ingresos. En cambio, la expansión del sector marginal urbano, motivo de grave preocupación en muchos países, no debería incidir sobre la fauna silvestre porque el cazador ciudadano es mayormente de la clase media. De esta manera, la presión de caza tiende a aumentar con la pobreza rural y con la afluencia urbana.

### 3.3 CLASIFICACIÓN DE CAZA

La utilización extractiva de la fauna o la caza implica generalmente, aunque no siempre, la muerte de las presas. Por ejemplo, la Ley de Protección a la Fauna Silvestre de Venezuela (Venezuela 1970) define la caza como “la búsqueda, persecución, acoso, aprehensión o muerte de animales de la fauna silvestre, así como la recolección de los productos derivados de aquella”.

En los países industrializados, la caza se practica principalmente con fines recreacionales. Existe, por lo tanto, un solo tipo de usuario de la fauna, cazador a secas, porque se sobreentiende que todos cazan por deporte. En América Latina, las disparidades socioeconómicas y

culturales imponen propósitos adicionales. La legislación vigente en la materia estipula, por lo general, la caza deportiva, de subsistencia, comercial, de control y con fines científicos (Fuller y Swift 1985, Ojasti 1993) que se definen según su finalidad principal:

- Caza deportiva se practica como recreación y ejercicio, sin otra finalidad que su realización en sí misma.
- Caza de subsistencia o de autoconsumo se realiza con fines alimentarios a nivel familiar, o sea, para abastecerse de bienes de uso.
- Caza comercial implica la explotación de la fauna para la venta de los animales silvestres y sus productos, suministrando así bienes de cambio.
- Caza de control tiene por finalidad reducir los daños que pueden ocasionar las especies silvestres a la agricultura, salud pública o ecosistemas nativos.
- Caza con fines científicos consiste en la recolección de animales para la investigación biológica, utilizando la fauna nativa como un recurso científico.

Estas categorías se repiten en las leyes de varios países y se emplean en el habla cotidiana. Tal como están definidas parecen bastante discretas, pero en realidad se

**Tabla 3.2.** Comparación entre los atributos principales de la caza deportiva y de subsistencia en América Latina.

Atributo	Caza deportiva	Caza de subsistencia
Finalidad	recreación	alimentación
Usuario	clase media urbana	rural, de escasos recursos
Número	reducido	generalmente muy alto
Área	distante de residencia, variable	aledaña a residencia, permanente
Frecuencia	fin de semana según las temporadas de casa	más o menos continua durante todo el año
Presas principales	principalmente aves	mamíferos
Legalidad	usualmente legal	variable según el país
Control	más o menos factible	muy difícil
Valor social	mediano	alto

solapan. El cazador deportivo, por ejemplo, aprecia también el valor material de las piezas recobradas, y el de subsistencia puede disfrutar la práctica de la caza. También hay usos que no se ajustan bien a ninguno de los casos planteados. La captura de animales para mascotas, por ejemplo, tiene que ver con el valor recreativo de los mismos, pero no encaja en la caza deportiva. La matanza de primates y toninas como carnada de trampas para félidos o para la pesca puede alcanzar grandes proporciones en la Amazonia (TCA 1995). Las categorías antes señalados ofrecen, sin embargo, un marco de referencia adecuado para aclarar la diversidad de usos y usuarios de la fauna silvestre. Antes de proceder con esta tarea es oportuno tocar brevemente las técnicas o tácticas de caza.

La caza es una de las ocupaciones más antiguas de la humanidad e involucra gran variedad de técnicas. Aquí se mencionan las principales que se emplean en el área que nos ocupa ( Leopold 1959, Cabrera y Yépez 1960, Medina 1965, Smith 1976a, Ayres y Ayres 1979, Becker 1981, Parra Lara 1986, Martins 1992, Ojasti 1993).

En la caza de excursión (búsqueda, campeo, procura, a la sordina) el cazador recorre sigilosamente el terreno a lo largo de trochas o a bordo de una canoa tratando de detectar presas potenciales y acercárseles a una distancia de captura o tiro seguro. Puede realizarse de día o de noche “linterneando”, solo o acompañado. Es una táctica oportunista y su éxito depende del número de encuentros entre el cazador y las presas, el cual aumenta con la distancia recorrida, área cubierta, abundancia y detectabilidad de las presas y la habilidad del cazador.

La principal opción alterna es la caza de espera (acecho, espiar, velar). El cazador espera escondido en un sitio (aguada, comedero de frutas, “lambadero”, dormidero, lugar de paso o ruta de vuelo) frecuentado por los animales, para dar muerte a la presa en cuanto aparece. En este caso, el hombre actúa más como un depredador selectivo, generalmente de presas de mayor porte.

En la caza con trampas, los animales que se mueven son capturados en puntos prefijados, al igual que en el caso anterior, pero por medio de dispositivos armados por el hombre. Las trampas se arman, con o sin carnada, en

lugares frecuentados por las presas y se revisan periódicamente para recoger los animales capturados. Esta técnica se presta para la captura de animales de mayor porte o valor, tales como las especies peleteras, y de animales vivos.

Además de las técnicas señaladas hay otras, como el rastreo, batido o arreo de animales -usualmente con la ayuda de perros- a instalaciones donde son capturados o al alcance de cazadores apostados a su espera, y el empleo de llamadas que atraen los animales. Martins (1992) demostró que la caza de excursión, con perros, de espera y de trampeo capturan presas distintas, de tal forma que son análogos a cuatro depredadores con poco solapamiento de dieta.

La captura de tortugas fluviales es frecuente, especialmente en la Amazonia. Se realiza por medio de pesca con anzuelos, red de arrastre, corrales construidos de listones de madera, harpón, arco y flechas o buceando con careta (IBAMA 1989, Pérez 1990, Gorzula 1995, Polisar 1995).

Además de la caza propiamente dicha es frecuente la búsqueda y saqueo de nidos de aves y reptiles para recolectar huevos, crías o plumas. A esto se agrega la recolección de vertebrados menores, insectos y otros invertebrados y de la miel con fines alimentarios o medicinales (TCA 1995).

## **3.4 CAZA DEPORTIVA**

### ***3.4.1 Perfil general***

La caza deportiva tiene una sólida tradición en América Latina, tal como lo comprueba la profusa bibliografía sobre la misma: Santos (1950), Herrejón (1963), Medina (1965), Almeida (1976), Mena Moya (1978), entre otros, y numerosas revistas populares. Está bien asentada en las leyes de fauna silvestre de los países del área, aunque está temporalmente suspendida en algunos. Para practicarla, el cazador debe obtener la licencia respectiva y someterse a un calendario que establece las especies habilitadas, temporadas de caza, límites de piezas, áreas vedadas y demás normas pertinentes.

El cazador deportivo latinoamericano es principalmente de clase media urbana y asociado a un club de caza, pero puede ser también propietario de un predio rural. Caza porque le gusta, invierte en su afición por encima del valor de sus productos y aprecia ante todo el valor recreativo de la caza (Tabla 3.2). Tratándose de una persona más educada que el ciudadano promedio, suele conocer la reglamentación de la caza, pero no todos la cumplen. Básicamente es un cazador de fin de semana y suele viajar largas distancias, por lo cual es susceptible a la fiscalización en la carretera. Acostumbra a cazar acompañado y a menudo en terrenos de un amigo. Según Almeida et al. (1985) y Gómez Núñez (1986), entre los cazadores deportivos legales predominan hombres mayores, de 40 a 55 años.

Tomando como criterio el número de licencias expedidas, los cazadores deportivos constituyen un grupo minúsculo de usuarios de la fauna en los países latinoamericanos, generalmente 0,1% o menos de la población (Ojasti 1993). Sin embargo, en Surinam y en algunas provincias de Argentina, alcanzan una fracción mucho mayor, hasta 7% en la provincia de Córdoba, que se asemeja al porcentaje de cazadores en la población total de los países industrializados.

### 3.4.2 Animales cazados

La utilización de la fauna por la caza deportiva se estudia por medio del muestreo en puestos de control a lo largo de carreteras o en el campo, por entrevistas verbales y encuestas escritas. Es frecuente que el cazador debe reportar lo cazado en la temporada anterior al solicitar la licencia para la siguiente. La recolección de datos en las estaciones de control es lo indicado cuando el esfuerzo de caza está concentrado, como en el caso de los patos en los arrozales (Madriz et al. 1981, Márquez 1984, Dallmeier 1991). En áreas muy grandes el procedimiento resulta poco efectivo y costoso, y los datos recabados no pueden representar bien a la totalidad de cazadores (Filion 1980). Según este mismo autor, los resultados de las entrevistas y encuestas posteriores a la temporada pueden estar afectados principalmente por 1) sesgo por los que no responden (que pueden constituir un grupo diferente de los que sí colaboran), 2) sesgo por falta de veracidad

de respuesta -porque la gente puede ocultar o exagerar, según las supuestas expectativas del encuestador-, y 3) sesgo por memoria, porque con el tiempo se olvidan los detalles. Estas discrepancias pueden minimizarse por medio de encuestas de pocas preguntas claves, concisas y no tendenciosas, diseñadas en un formato atractivo que motive contestarlas.

La información cuantitativa y publicada sobre los animales recobrados por los cazadores deportivos en nuestro medio es escasa (López Pizarro 1980, México 1981, Almeida 1985, Gómez-Núñez 1986, Purdy y Tomlinson 1991 Babarro et al. 1994). Esta documentación, aunada a la información cualitativa (Handley 1950, Leopold 1959, Hernández Corso 1970, Borrero 1972, Weller 1975, Leal 1977, Gondellez et al. 1981), indica que la caza deportiva está concentrada en las aves. De hecho, disparar aves al vuelo se considera uno de los aspectos más deportivos de la cacería.

Las palomas *Zenaida asiatica*, *Z. microura*, *Columba fasciata*, los patos migratorios y residentes y las perdices verdaderas parecen ser las piezas principales en México y América Central; los patos silbadores (*Dendrocygna* spp.), palomas (*Columba* spp., *Zenaida auriculata*), perdices (*Colinus cristatus*) y crácidos en Suramérica tropical; y las codornas o inambúes (*Nothura maculata*, *N. darwini*) y otros tinámidos de campo, patos (*Dendrocygna* spp., *Anas georgica*, entre otros) y palomas (*Columba picazuro*, *Zenaida auriculata*) en los países del sur. El elenco de especies reportadas guarda naturalmente estrecha relación con las legalmente habilitadas.

Los “cazadores de pelo” abaten mamíferos de menor porte, tales como conejos y liebres, autóctonos en el norte (*Sylvilagus floridanus*, *Lepus californicus*) y exóticos (*Oryctolagus cuniculus*, *Lepus capensis*) en el sur, que suelen ser los más abundantes en hábitats abiertos, así como pacas, agutíes y armadillos en los bosques tropicales.

La caza mayor cuenta también con muchos aficionados. Ataño especialmente a los cérvidos que se destacan por su alto valor cinegético y codiciados trofeos. En México, América Central y en el norte de Suramérica,

el venado cola blanca o caramerudo (*Odocoileus virginianus*) es indudablemente la especie más importante (Leopold 1959, Medina 1965, Brokx 1984, Méndez 1984, Vaughan y Rodríguez 1995), al igual que en América del Norte (Smith y Coggin 1984). Los cérvidos exóticos, ante todo *Cervus elaphrus* y *Axis axis*, parecen aventajar a los nativos como los más apreciados en América austral. Otras presas importantes son los pecaríes así como los cerdos alzados. Algunos cazadores se especializan en los grandes félidos (Almeida 1976, Hoogesteijn y Mondolfi 1992), pecaríes, etc. Se conoce poco la intensidad de la caza mayor. Probablemente una buena parte de la misma se practica fuera de la ley, porque son muy pocas las especies habilitadas para tal efecto en la actualidad.

### 3.5 CAZA DE SUBSISTENCIA

#### 3.5.1 Perfil general

La caza de subsistencia es la forma primaria de caza en todo el mundo. Es reconocida como una utilización legítima de la fauna en Colombia (1978), Costa Rica (1984), Chile (1929), Ecuador (1981), Nicaragua (1956), Panamá (1967), Paraguay (1992), Perú (1975) y Surinam (1954), entre otros. Por lo general es tolerada en mayor o menor grado en todos los países, en el espíritu expresado por Pádua (1978) “*o direito de sobrevivência e regido por lei natural, muito maior que as leis humanas*”. En países como Colombia y Surinam puede practicarse sin licencia, pero ateniéndose a las temporadas, especies habilitadas y otros límites establecidos.

El cazador de subsistencia es típicamente rural, pobre, y caza para abastecer a su familia (Tabla 3.2). Comprende un conjunto heterogéneo que puede desglosarse en dos grupos principales: los indígenas tradicionales de identidad tribal, estrechamente vinculados con los ecosistemas naturales y más o menos aislados del sistema económico, político y cultural del país, y los campesinos (agricultores minifundistas, colonos, obreros de haciendas, mineros, extractivistas, pescadores, etc.) que constituyen la gran masa popular en áreas rurales. La mayoría de los casos estudiados se pueden ordenar en una u otra categoría (Vickers 1984, Redford y Robinson 1987, Ojasti 1993), pero existen también situaciones intermedias según los diversos grados de transculturación.

Los **indígenas** de las selvas neotropicales son cazadores primarios que dependen enteramente de los ecosistemas donde viven. La cacería es la ocupación productiva principal de casi todos los hombres, y la fauna nativa, selvática o fluvial, suministra la mayor parte de la alimentación proteica de la comunidad (Gross 1975, Ross 1978, Hames 1979, Lizot 1979, 1988, Alvard 1995, Townsend 1995). Los indígenas son originalmente cazadores diurnos y practican la caza de excursión, combinándola con rastreo, reclamos, etc. La caza es más intensa en las áreas alejadas a los caseríos, pero a menudo se realizan excursiones largas (especialmente fluviales) y de varios días de duración, o bien la comunidad cambia su residencia según la abundancia de la caza (Hames 1980, Balee 1985, Lizot 1988). Algunas etnias aún emplean sus armas tradicionales, pero la mayoría cuenta hoy en día con armas de fuego, y hasta linternas eléctricas y motores fuera de borda, que facilitan la caza, incluso la nocturna (Mondolfi 1976, Hames 1979, Kiltie 1980b, Alvard 1995). En Brasil, los indígenas pueden cazar libremente en las reservas indígenas y en términos generales se admite tácitamente el derecho de los indígenas selváticos a la caza. Esta actividad se realiza en inmensas extensiones, pero por una población muy dispersa. En la Amazonia, los indígenas tradicionales integran apenas un 4,4% de la población total (TCA 1995).

El cazador **campesino** es típicamente sedentario, constante, pragmático y numeroso. Caza en áreas alejadas a su domicilio, en un radio variable entre 2 y 9 km, según Smith (1976a), Becker (1981) y Peres (1990), abarcando tierras comunales, nacionales y fundos privados, a menos que sus propietarios se lo impidan. A veces sale a cazar a propósito, a veces va armado en sus faenas cotidianas en el campo para cazar lo que pueda salirle al paso. De esta manera, caza constantemente, aunque como una actividad secundaria (Herrejón 1963, Ojasti 1973, Smith 1976a, Becker 1981). La intensidad de la caza puede variar según la abundancia y el ciclo anual de las presas, las facilidades para cazarlas y la periodicidad de las faenas agrícolas, pero suele ser independiente de las regulaciones oficiales. Predomina la caza de excursión, pero se recurre también a la batida con perros y al acecho (Ayes y Ayres 1979, Becker 1981, Cordero 1990, Martins 1992, Silva y Strahl 1996). Caza gran variedad de animales tratando de maximizar la biomasa de caza por unidad de costo. Dado

el alto precio de las municiones, prefiere no utilizar armas de fuego para presas pequeñas o para aquellas que puede capturar o matar a mano, con machete, garrote, saco o perro. Es frecuente también la recolección de huevos o pichones de aves y reptiles (Pérez y Eguiarte 1989, Cordero 1990, Feekes 1991, Lagueux 1991, Soini 1997).

La verdadera necesidad de la caza varía de un lugar a otro. Puede ser un recurso primordial para algunos, una conveniencia para otros o simplemente un pretexto para una cacería constante al margen de la ley. En este último caso cabe lo que Méndez Arocha y Medina Padilla (1982) denominan “cazador pueblerino”, habitante de centros poblados del interior, que caza ilegalmente, más por esparcimiento que para comer. Es probable que este tipo de cazador sea cada vez más numeroso, a expensas del cazador de subsistencia, a medida que avanza el desarrollo económico (Silva y Strahl 1996).

El cazador campesino es el usuario más numeroso de la fauna silvestre en América Latina, pero su cantidad es difícil de estimar. El límite máximo podría ser el número de hombres rurales en edad de trabajo, unos 36,9 millones o 8,3% de la población latinoamericana en 1990, calculado de los datos de Vu et al. (1991). Es concebible que todo hombre de campo cace en alguna oportunidad, dadas las precarias condiciones de vida en la América Latina rural. Por ejemplo, el 85% de las familias mixtecas (Oaxaca, México) participa en la utilización de la fauna (Parra Lara 1986). Sin embargo, hay muchos cazadores ocasionales y poco constantes (Smith 1976a, Ayres y Ayres 1979, Ojasti et al. 1986, Cordero 1990, Bodmer et al. 1997). En el alto Ariapuanã (Mato Grosso, Brasil) Ayres y Ayres (op. cit.) registraron 44 cazadores o el 6,9% de una comunidad de 638, pero 8 de éstos aportaron dos tercios de los animales abatidos. En la comunidad Pemón de Periquera (Bolívar, Venezuela) solamente 8 ó 2,3% de los 350 habitantes tenían la fama de cazadores expertos (Ojasti et al. 1986). Por consiguiente, no contamos con bases sólidas para una cifra confiable de cazadores de subsistencia. Su número es sin duda elevado, ubicándose probablemente entre 10 y 20 millones. Asimismo es obvio que los campesinos más aficionados a la cacería pueden cazar por encima de sus necesidades familiares y convertirse así en cazadores por oficio. En efecto, cuando se analizan casos concretos en el campo, el límite entre la

caza de subsistencia y la comercial se hace muy difusa (Ojasti 1970, Dourojeanni 1974, Mondolfi 1976, Cordero 1990, Peres 1990, Pérez 1990, Redford 1992).

### 3.5.2 *Animales cazados*

La caza de subsistencia se ejerce y se consume en la misma localidad, por lo cual la recolección de datos sobre las especies utilizadas deben efectuarse en las comunidades respectivas. En el reconocimiento general se encuestan a los cazadores sobre la frecuencia con que cazan diferentes especies y otros aspectos relacionados con esta actividad. La frecuencia de consumo de diferentes carnes se estima consultando las amas de casa por medio de entrevistas de cocina (Pierret y Dourojeanni 1966, 1967, Ríos et al. 1975, Becker 1981, Bisbal 1994, Hiroaka 1995).

Una documentación más confiable se obtiene, sin embargo, registrando todas las presas que ingresan en una aldea durante un período, o participando directamente en las excursiones de cacería. Los antropólogos, quienes suelen vivir períodos prolongados en las comunidades, prefieren esta metodología. Los datos de interés fundamental en este tipo de estudios, desglosados por Redford y Robinson (1990), incluyen:

- El número de individuos por especie cobrados por un período; esto implica, entre otros, la correcta identificación de las especies.
- La contribución alimentaria de diferentes especies, que requiere datos sobre el peso total y el peso comestible de las presas.
- La selectividad del cazador en cuanto a la especie y el tipo de animal (sexo, talla, edad, etc.).
- La estacionalidad de la cacería y su rendimiento.
- El área de caza (superficie, ubicación, tipos de hábitat, grado de intervención humana).
- El tamaño de la comunidad y el número de cazadores activos en el área.

- El tiempo de permanencia de la aldea o asentamiento.
- Distribución interna y posible comercio de la caza.

Estudios más detallados incluyen también la intensidad de uso de diferentes áreas, el rendimiento de la cacería por unidad de esfuerzo y el efecto de las armas o tecnologías de captura (Hames 1979, 1980, Vickers 1980, Pérez 1990, Martins 1992). En la cuantificación y comparación del aprovechamiento de la fauna se usan índices como:

**Tasa de cosecha por especie** = número de individuos obtenidos por especie/(número de consumidores x duración del estudio).

**Cosecha por unidad de área** = número de individuos recobrados por especie durante un año/superficie del área de caza.

**Aporte alimentario por especie** = (número de individuos cazados x peso comestible promedio)/(número de consumidores x duración del estudio).

El primer índice expresa la frecuencia de capturas de la especie y, al igual que el segundo, refleja el impacto de la extracción sobre la población presa. El tercero, muy usado por los antropólogos, mide el aporte alimentario para la comunidad humana

La información publicada sobre las especies presas de la caza de subsistencia, resumida por Vickers (1984), Redford y Robinson (1987) y Ojasti (1993), es relativamente representativa de los grupos indígenas de selvas neotropicales, más fragmentaria para los campesinos colonos que comparten el mismo entorno, y apenas cualitativa en el caso de los campesinos comunes que viven por generaciones en áreas alteradas por actividades agropecuarias.

El cazador de subsistencia utiliza una amplia gama de especies (Tabla 3.3). Los datos, recopilados de diversas fuentes (Mondolfi 1976, Reyes Castillo 1981, Dourojeanni 1985, Ojasti et al. 1986, Parra Lara 1986, Rabinovich et al. 1987, Coppens 1988, Sick 1988, Martins 1992) subestiman generalmente la contribución de las aves y

mamíferos pequeños, lagartijas, huevos, etc. capturados a menudo por mujeres y muchachos en las áreas aledañas a su vivienda.

Entre los grupos o especies utilizados en mayor número de comunidades (Tabla 3.3) se destacan los armadillos, especialmente el de nueve bandas (*Dasyus novemcinctus*) los monos grandes, el tapir (*Tapirus terrestris*), pecarí mayor (*Tayassu pecari*) y menor (*T. tajacu*), venados, (*Mazama americana*, *M. goazoupira*), paca (*Agouti paca*), agutíes (*Dasyprocta* spp.), los crácidos en general y las pavas (*Penelope* spp.) en particular, los trompeteros (*Psophia* spp.), psitácidos, tucanes y el quelonio terrestre *Geochelone*. Además de estos animales de uso muy difundido, hay otros de gran importancia local, tales como los camélidos y los leporidos introducidos en el sur, el venado cola blanca desde México hasta el Perú y Surinam, los cávidos o cuyes (*Cavia* spp., *Kerodon rupestris*) en algunas localidades, los leporidos nativos, palomas e iguanas en varias regiones secas, las tortugas fluviales, especialmente *Podocnemis expansa* y *P. unifilis*, a lo largo de ríos (Soini 1997), así como las tortugas marinas en algunas áreas costeras, especialmente en Centroamérica (Carr et al. 1982, Frazier y Salas 1986).

Las especies que aportan más carne en los bosques tropicales son el pecarí mayor, tapir y pecarí menor (Tabla 3.4), tanto para los indígenas (45% de la biomasa total de las presas) como para los campesinos (69%). La posición del pecarí mayor como especie clave de caza en este bioma la discuten y corroboran Hvindberg-Hansen (1970a, 1970b), Kiltie (1980b) y Vickers (1984). Los venados del género *Mazama* están en el cuarto lugar para los campesinos, y los primates para los indígenas. Los roedores silvícolas grandes como el paca y agutí son importantes para ambos usuarios. Los indígenas aprovechan más a los osos hormigueros, los carnívoros, especialmente el coatí (*Nasua nasua*) y los crocodílidos.

Es obvio que la biomasa y el número de diferentes tipos de presas son criterios complementarios: las especies de mayor porte suministran a menudo más carne, pero las más numerosas son las más constantes en la cacería y en el consumo cotidiano. En este orden de ideas, tomando como criterio el número de presas (Tabla 3.4), las aves, primates y agutíes -o sea animales de porte medio-

**Tabla 3.3.** Animales de caza de América Latina y las modalidades principales de su aprovechamiento: cacería de subsistencia por indígenas y campesinos; cacería deportiva; la comercial por carne, pieles, cueros o plumas y animales vivos; y cacería de control. Las cifras después del nombre del taxón señalan el número de especies y las letras de distribución: A = Andes, AA América Austral, AC = América Central, E = exótico, M = México, MA = marino. Las cifras en cacería de subsistencia son frecuencias (porcentaje de casos estudiados donde aparece el taxon según Ojasti 1993), o indicaciones relativas: x = utilizado, xx = muy utilizado, (x) = clasificado a veces como caza deportiva, pero de valor cinegético limitado.

Taxón	Subsistencia		Deport.	Comercial		Control
	Indig.	Camp.		Carne	Piel	
<b>MAMÍFEROS</b>						
<i>Didelphis</i> , 2	14	10	(x)		x	x
<i>Myrmecophaga</i> , 1	29	20				
<i>Tamandua</i> , 2	50	20				
<i>Bradypus</i> , 3	21					x
<i>Choloepus</i> , 2	7					
<i>Cabassous</i> , 4	7	10	(x)			
<i>Chaetophractus</i> , 3, AA	x	x				
<i>Dasypus</i> , 6	92	100	x	x		
<i>Euphractus</i> , 1	x	10				
<i>Priodontes</i> , 1	14	10				
<i>Callithrix</i> , 3	x	10				x
<i>Saguinus</i> , 10	x	x				xx
<i>Alouatta</i> , 6	83	60		x		
<i>Aotus</i> , 9	17	x				xx
<i>Ateles</i> , 4	50	20		x		x
<i>Callicebus</i> , 3	25	10		x		x
<i>Cebus</i> , 4	71	60	(x)	x		xx
<i>Lagothrix</i> , 2	25	10		x		x
<i>Pithecia</i> , 4	25	20				
<i>Saimiri</i> , 2	17	x				xx
<i>Canis</i> , 3, AC, E, M			x			x
<i>Dusicyon</i> , 7	x		(x)		xx	x
<i>Tremartctos</i> , 1, A	x	x	x		x	x
<i>Bassaricyon</i> , 5	5	x				
<i>Nasua</i> , 2	71	20	(x)			
<i>Potos</i> , 1	21	10	(x)			
<i>Procyon</i> , 2	x	x	(x)			
<i>Eira</i> , 1	x	x	(x)			x
<i>Galictis</i> , 2	x	x	(x)			x
<i>Conepatus</i> , 5	x	x				x
<i>Lutra</i> , 3		20			xx	

Tabla 3.3. (Continuado)

Taxón	Subsistencia		Deport.	Comercial		Control
	Indig.	Camp.		Carne	Piel	
<i>Pteronura</i> , 1	x	30			xx	
<i>Herpestes</i> , 2, E						x
<i>Felis</i> , 9	25	70	x		xx	x
<i>Panthera</i> , 1	14	30	xx		xx	x
<i>Arctocephalus</i> , 4, MA					xx	x
<i>Otaria</i> , 1, AA, MA					xx	x
<i>Trichechus</i> , 2	7	x		x	x	
<i>Tapirus</i> , 3	79	90	x	xx		
<i>Sus scrofa</i> , 1, E	x	x	x	x		x
<i>Tayassu pecari</i>	93	80	x	xx	xx	
<i>Tayassu tajacu</i>	100	100	x	xx	xx	x
<i>Lama</i> , 1, A	x	x	x	x	xx	x
<i>Vicugna</i> , 1, A	x	x		x	xx	
<i>Blastocerus</i> , 1	7	x	x	x		
<i>Cervus</i> , 2, E		x	xx			
<i>Hippocamelus</i> , 2, A	x	x	x			
<i>Mazama</i> , 4	86	100	xx	xx	x	
<i>Odocoileus</i> , 2	14	30	xx	xx	x	x
<i>Ozotoceros</i> , 1	x	x	x		x	
<i>Pudu</i> , 2, A	x	x	x			
Sciuridae	29	10				x
<i>Coendou</i> , 5	x	10	(x)			
<i>Cavia</i> , 5	x	x		x		
<i>Dolichotis</i> , 2, AA	x	x	x			
<i>Kerodon</i> , 1	x	x		x		
<i>Hydrochaeris</i> , 2	36	30	(x)	xx	x	x
<i>Dinomys</i> , 1	x	x				
<i>Agouti</i> , 2	93	100	x	xx		
<i>Dasyprocta</i> , 11	100	100	xx	x		x
<i>Myoprocta</i> , 2	14	x				
<i>Chinchilla</i> , 2, A					xx	
<i>Lagostomus</i> , 1, AA	x	x	x	x		x
<i>Lagidium</i> , 3, A	x	x	x			
<i>Capromys</i> , 9, (Cuba)		x	x			
<i>Myocastor</i> , 1, AA	x	x		x	xx	
Echimyidae	7	x		x		
<i>Lepus</i> , 6, M, AA, E	x	x	x	x	x	x
<i>Oryctolagus</i> , 1, E, AA	x	x	x	x		x



Tabla 3.3. (Continuado)

Taxón	Subsistencia		Deport.	Comercial			Control
	Indig.	Camp.		Carne	Piel	Vivo	
<i>Sylvilagus</i> , 2	14	40	xx	x			
<b>AVES</b>							
<i>Pterocnemia</i> , 1, A	x	x			x		
<i>Rhea</i> , 1, AA	x	10			x		
<i>Crypturellus</i> , 21	44	30	x				
<i>Eudromia</i> , 2, AA		x	x				
<i>Nothocercus</i> , 3, A		x	x				
<i>Nothoprocta</i> , 7, A	x	x	xx				
<i>Nothura</i> , 5, AA	x	x	xx	x			
<i>Rhynchotus</i> , 1, AA	x	x	xx				
<i>Tinamus</i> , 5	33	40	x				
<i>Phalacrocorax</i> , 9	x	10	(x)				x
Ardeidae	22	10	(x)		x		
Ciconiidae	x	x					
Threskiornithidae	x	x	(x)				
<i>Dendrocygna</i> , 4	22	20	xx	x			x
<i>Coscoroba</i> , 1, AA	x	x	x				
<i>Chloephaga</i> , 6, AA	x	x	x				x
<i>Amazoneta</i> , 1	x	x	x				
<i>Anas</i> , 12	x	x	xx	x			x
<i>Cairina</i> , 1	x	10	xx				
<i>Oxyura</i> , 3	x	x	x				
Otros Anatidae, 16	x	x	x				
<i>Crax</i> , 7	56	30	xx				
<i>Mitu</i> , 3	44	50	x				
<i>Pipile</i> , 2	44	50	x				
<i>Ortalis</i> , 9	x	50	xx				
<i>Penelope</i> , 15	78	90	xx				
Otros Cracidae, 5	x	x	x				
<i>Meleagris</i> , 1, M	x	x	x				
<i>Colinus</i> , 4	x	x	xx				
<i>Dendrortyx</i> , 3, M, AC	11	x	x				
<i>Lophortyx</i> , 3, M	x	x	x				
<i>Odontophorus</i> , 14	x	x	x				
<i>Psophia</i> , 3	44	30	x				
Rallidae	x	x	x				
<i>Gallinago</i> , 6			x				

**Tabla 3.3.** (Continuado)

Taxón	Subsistencia		Deport.	Comercial			Control
	Indig.	Camp.		Carne	Piel	Vivo	
<i>Columba</i> , 12	33	30	xx				x
<i>Columbina</i> , 6	x	20					
<i>Geotrygon</i> , 15	x	x	x				
<i>Leptotila</i> , 8	11	20	x				
<i>Zenaida</i> , 3	x	x	xx	x			x
<i>Amazona</i> , 29	44	40	(x)		x	xx	x
<i>Ara</i> , 13	56	40	(x)		x	xx	
<i>Aratinga</i> , 19	11	x				xx	x
<i>Myiopsitta</i> , 1						x	x
<i>Pionius</i> , 7						x	
Otros Psittacidae					x	x	
Ramphastidae, 37	98	10			x	x	
Ichteridae, 62	22	20				xx	
Thraupidae, 179						x	
Fringillidae, 189						xx	x
<b>REPTILES</b>							
<i>Podocnemis</i> , 6	22	20	(x)	xx			
<i>Peltocephalus</i> , 1	x	x		x			
<i>Phrynops</i> , 9	8	x					
<i>Platemys</i> , 4	x	10					
<i>Pseudemys</i> , 1	8	x				x	
<i>Rhinoclemys</i> , 5	x	x					
<i>Geochelone</i> , 4	44	70		x		xx	
<i>Kinosternon</i> , 3	x	x		x			
<i>Dermatemys</i> , 1, M, AC	x	x		x			
<i>Dermatochelys</i> , 1, MA	x	x		x			
<i>Chelonia</i> , 1, MA	8	x		xx			
<i>Caretta</i> , 1, MA	x	x					
<i>Erethmochelys</i> , 1, MA	x	x			x		
<i>Lepidochelys</i> , 2, MA	x	x		xx			
<i>Caiman</i> , 2	44	20	(x)	x	xx	x	
<i>Melanosuchus</i> , 1	x	x		x	xx		
<i>Paleosuchus</i> , 2	x	x					
<i>Crocodylus</i> , 4	x	x			xx		
<i>Iguana</i> , 1	16	20	(x)	xx	x	x	
<i>Ctenosaura</i> , 9, M, AC	8	x		xx			
<i>Tupinambis</i> , 3	8	20			xx		x

**Tabla 3.3.** (Continuado)

Taxón	Subsistencia		Deport.	Comercial		Control
	Indig.	Camp.		Carne	Piel	
<i>Boa</i> , 1	22	20			x	x
<i>Epicrates</i> , 1	x	x			x	
<i>Eunectes</i> , 2	x	x			xx	
<b>ANFIBIOS</b>						
<i>Bufo marinus</i>					xx	
<i>Batrachophrynus</i> , A	x	x				
<i>Telmatosus</i> , A	x	x				
<i>Leptodactylus</i>	x	x		x		
Otros Anura	x	x		x		x

**Tabla 3.4.** Comparación de las presas principales entre la cacería de subsistencia que practican los indígenas y campesinos colonos en selvas neotropicales: porcentaje de cada especie o renglón de la caza total, en números de animales recobrados y el peso total de los mismos. Fuente: Estadísticas de 7 comunidades indígenas y 6 campesinas resumidas por Ojasti (1993).

Especie o renglón	Indígenas		Campesinos	
	% número	% peso	% número	% peso
<i>Tayassu pecari</i>	6,8	19,7	18,3	42,1
<i>Tayassu tajacu</i>	6,3	11,3	7,0	9,3
<i>Tapirus terrestris</i>	1,3	13,6	1,8	17,8
<i>Mazama</i> spp.	1,7	5,5	4,8	9,0
Primates	14,7	11,2	5,8	3,3
Aves	31,1	9,0	15,7	2,2
<i>Agouti paca</i>	6,0	5,9	5,8	4,8
<i>Dasyprocta</i> spp.	10,5	7,2	9,5	2,4
<i>Dasypus</i> spp.	6,1	2,8	8,8	2,7
<i>Geochelone</i> spp.	2,0	0,9	18,7	4,2
Crocodylia	3,2	4,5	0,4	0,2
Carnivora	2,4	1,3	0,3	0,5
Myrmecophagidae	2,6	2,6	0,1	0,1
Otros mamíferos	5,2	4,4	1,1	1,4
Consumo promedio diario de carne de monte por habitante	186g		72g	

encabezan la lista para los indígenas, mientras que las más frecuentes para los colonos son *Geochelone*, el pecarí mayor y las aves, cubriendo más de la mitad del número de piezas en ambos casos. Asimismo, los armadillos, pacas y pecaríes menores son abatidos con frecuencia. El orden de importancia de las tasas anuales de cosecha, calculadas por Redford y Robinson (1987) de fuentes parcialmente diferentes, es *Cebus apella*, ardillas, el pecarí mayor, pacas, armadillos, pavas y tucanes para los indígenas, y la paca, agutíes, los dos pecaríes, *Mazama* y armadillos para los campesinos.

Según este recuento, los indígenas y los colonos de las selvas neotropicales explotan el mismo recurso, pero de una manera algo diferente:

Los indígenas son más generalistas utilizando mayor variedad de especies y más animales de porte medio (Redford y Robinson 1987). Los campesinos se interesan más por la caza mayor y prefieren las presas que se asemejan a los animales domésticos (Smith 1976a, Vickers 1984). Tal como asevera Leopold (1959), el campesino (mexicano) sobreexplota la caza mayor y subutiliza la menor.

Los indígenas tienden a cazar más animales per cápita que los colonos. Por ejemplo, el consumo promedio diario de carne de monte en 14 aldeas indígenas alcanzó 186 g/día (entre 28 y 525), pero apenas 72 (6-299), respectivamente, en 10 registros de asentamientos campesinos (Ojasti 1993). El mayor acceso de los campesinos a otros alimentos proteicos explica en parte esta diferencia.

Los alcances de la caza de subsistencia en áreas intervenidas, donde se ubica la mayoría de la población campesina, son poco conocidos. Es obvio que allá la caza rinde menos y se sustenta en animales menores, persistentes y compatibles con áreas cultivadas y mosaicos de pastizales, barbechos, matorrales y bosques secundarios, tales como los marsupiales, especialmente *Didelphis marsupialis*, el armadillo de nueve bandas, agutíes, las ratas espinosas (*Proechimys* spp.), cuyes, conejos y liebres, viscachas (*Lagostomus maximus*), chachalacas (*Ortalis* spp.), diversas palomas, patos y

lagartos grandes (*Iguana*, *Ctenosaura*, *Tupinambis*) (Smith 1976a, Parra Lara 1978, Sick 1988, Hiraoka 1995). En los Llanos de Venezuela, dedicados a la ganadería extensiva, las presas más frecuentes son el armadillo (*Dasybus sabanicola*), el venado cola blanca, la capibara, el puerco cimarrón (*Sus scrofa*), el pecarí menor, los patos silbadores (*Dendrocygna* spp.), el gabán (*Mycteria americana*) y el galápago llanero (*Podocnemis vogli*) (Ojasti, 1973).

### 3.6 CAZA COMERCIAL

El estatus legal de la caza comercial varía ampliamente de un país a otro. Está explícitamente prohibida en países como Brasil (1967), Costa Rica (1984a), México (1951) y Panamá (1967). En Argentina (1981a, 1981b), Chile (1929), Colombia (1974, 1978), Ecuador 1981, Guatemala (1970), Paraguay (1992), Surinam (1954), Uruguay (1935) y Venezuela (1970) la figura legal existe, aunque la caza comercial está suspendida o restringida a muy pocas especies, a menudo bajo un sistema de cuotas y sometida a la supervisión nacional y de CITES. La falta de uniformidad de los criterios legales al respecto se debe a lo controversial de este aprovechamiento.

La caza deportiva y de subsistencia están dirigidas para el autoconsumo, mientras que la comercial aporta bienes de cambio e involucra, además del cazador, un producto con un precio y a menudo una cadena de intermediarios entre el cazador y el comprador final. La caza comercial resalta el valor económico de la fauna y produce a menudo estadísticas que lo comprueban, (Carvalho 1967, Ponce del Prado 1973, Dourojeanni 1974, Ojasti 1991, FAO/PNUMA 1994, Thorbjarnarson y Velasco 1998). Por otra parte, al tratar de maximizar el producto por unidad de esfuerzo, se puede destruir el mismo recurso en que se sustenta y muchos la condenan como éticamente inaceptable.

Se la practica en varias formas y escalas, desde un cazador de subsistencia que vende las pieles de animales abatidos para el consumo doméstico o una campesina que cría pichones de perico con miras a su venta, pasando por el cazador de oficio o artesanal que opera por su cuenta, hasta la caza comercial organizada, donde el

cazador es apenas un obrero de hacienda o empresa a cargo de la matanza y el procesamiento de las presas. La caza comercial presenta diferentes matices según sus productos principales, tales como carne, pieles y cueros o animales vivos. A éstos se agregan productos de fauna silvestre para la artesanía local, medicina popular, magia o la industria farmacéutica, así como vistosos insectos disecados para turistas y coleccionistas (Cordero 1990, TCA 1995).

### 3.6.1 Caza para carne

Un prerequisite de cualquier actividad comercial es la demanda. La carne de monte es un artículo de primera necesidad y de alta demanda, ante todo en los caseríos, aldeas, campamentos mineros y otros centros poblados aislados por largas distancias o falta de vialidad. Es un producto de consumo popular que se vende generalmente a precios inferiores a los de otras carnes (Castro et al. 1976, Smith 1976a, 1980, Carvalho 1981, Johns 1986, Ojasti 1993). Este comercio pueblerino, legal o ilegal, pero socialmente aceptado, se encuentra muy difundido en América Latina. Además existe demanda de las especies más cotizadas, como la paca, tortugas, venados y pecaríes, en ciudades grandes, donde constituyen artículos suntuarios servidos en restaurantes elegantes y banquetes festivos (Wetterberg et al. 1976, Alho 1984, Cordero 1990). El consumo tradicional de capibara en algunas ciudades venezolanas durante la Cuaresma es un ejemplo de demanda masiva urbana de la carne de monte (Ojasti 1991).

El cazador comercial de carne es a menudo un campesino más aficionado a la caza que a las faenas agrícolas, que puede dedicarse por completo a aquella actividad. Por ejemplo, la mayoría de los cazadores de pecaríes en el Perú amazónico, entrevistados por Hvindberg-Hansen (1970a, 1970b), eran usuarios ocasionales, pero el 27% de ellos se dedicaron enteramente a la cacería. Aunque el producto principal de la misma era la carne, los cueros también se vendían. Las empresas madereras y de construcción de carreteras emplean cazadores para abastecer de carne al personal (Johns 1986, Ojasti 1993, Bodmer et al. 1997). A menudo el oficio de cazador se combina con la pesca artesanal o

con la caza de control, por ejemplo, en el caso de cazadores de conejos y liebres en América austral.

La explotación comercial rinde mejor cuando las presas son aceptables como el alimento humano, grandes, abundantes y gregarias. Las tortugas fluviales, especialmente *Podocnemis expansa*, y las marinas, (*Cheilonia mydas*, entre otras), llenaban todas estas condiciones y tanto los adultos como sus nidadas fueron explotados, hasta que su abundancia resultó seriamente afectada (Ojasti 1971, Smith 1974, Schulz 1975, Frazier y Salas 1986, Pérez 1990, Lagueux 1991, Soini 1997). *Geochelone* y *Kinosternon* son otros quelonios sometidos a captura comercial (Carvalho 1967, Prichard y Trebbau 1984, Ojasti et al. 1986). Estos reptiles se capturan y conservan vivos, lo cual facilita su comercio. Los iguánidos (*Iguana iguana*, *Ctenosaura similis*, *C. pectinacea*) adultos y sus huevos se capturan y comercian especialmente en América Central (Fitch et al. 1982, Parra Lara 1986), pero la carne de caimán es usualmente un subproducto de la caza para cueros.

Los mamíferos preferidos de la caza comercial para alimento incluyen al pecarí, paca, venados, tapir y capibara. La carne se vende salada, ahumada o fresca, según las facilidades de transporte y las tradiciones locales. Las cifras recabadas por Hvindberg-Hansen (1970a, 1970b) dan una idea de los alcances de esta extracción. En el Perú amazónico los cazadores abatieron un promedio de 142 pecaríes mayores y 118 menores por año, llegando hasta unos máximos de 600 y 700 por cazador, respectivamente. Algunos cazadores se especializan en la paca, cuya reputación culinaria garantiza la demanda urbana (Mondolfi 1972, Wetterberg et al. 1976). Castro et al. (1976) estudiaron el comercio de fauna en el mercado de Iquitos, Perú, destacándose la importancia de la carne de primates. Domming (1982) documenta la historia de la explotación del manatí en el Amazonas que ya en la época colonial alcanzó gran escala. Los lepóridos introducidos, abundantes en América austral, se cazan para el mercado y figuran incluso en las estadísticas de exportación (Bonino 1986a, FAO/PNUMA 1994).

Las aves más afectadas por esta extracción son los patos y las palomas. Algunos patos se concentran a menudo en

**Tabla 3.5.** Estimaciones del aporte anual de la caza en la Amazonia, en peso (millones de kg) y valor (millones de \$ U.S.), suponiendo que 1 kg de carne de monte equivale 1 dólar.

País y año	Aporte kg o \$	Carne de monte, %	Fuente
Brasil <sup>1</sup>	115	100	Redford 1992
Colombia (1994)	40,5	88	Gómez et al. 1994
Perú (1966)	5,6	80	Dourojeani 1974
Perú (1992)	19	73	Pulido Capurro 1995
Venezuela (1994)	6,4	100	Ojasti 1995
Amazonia (1995)	175	100	TCA 1995
Guyana (1994) <sup>2</sup>	2,1	-	Charles 1995
Surinam (1995) <sup>2</sup>	2,0	-	Baal y Hiwat 1996

<sup>1</sup>Calculado multiplicando el número de presas por un peso unitario promedio de 5 kg.

<sup>2</sup>Valor total de animales vivos exportados.

determinados lugares. *Dendrocygna autumnalis*, por ejemplo, puede ser capturado en cantidades cuando no puede volar debido a la muda (Dallmeier 1991, Sick 1988). *Zenaida auriculata*, una paloma pequeña pero gregaria, se explota con fines comerciales en las colonias de nidificación y dormitorios (Bucher 1982).

Diversas estadísticas y extrapolaciones documentan los alcances de la extracción comercial de animales silvestres para alimento. Según datos recientes recopilados en TCA (1995), la carne de monte es usualmente el producto de mayor valor económico de la caza comercial en la Amazonia (Tabla 3.5). Sin embargo, la cacería y comercio de carne de monte se desenvuelven dentro de una economía informal, local y mayormente ilegal, que no genera estadísticas confiables y cuyos alcances reales se desconocen.

### 3.6.2 Caza para pieles y cueros

La obtención de pieles, cueros y otras estructuras tegumentarias (caparazones, plumas, lana) para un mercado suxtuario externo es otro incentivo tradicional de la caza comercial. Aquí hablamos de piel cuando el pelaje forma parte del producto acabado, o sea, cuando

el animal tiene valor para la peletería. La piel como producto de la curtiembre, sin pelo, se denomina cuero. Las pieles de gran variedad de animales son procesadas y vendidas ocasionalmente como artículos típicos o son guardados como trofeos, pero pocas especies nativas poseen pieles de valor comercial establecido.

En América tropical sólo los felinos pintados (*Leopardus pardalis*, *Panthera onca*) y los mustélidos fluviales (*Lutra logicaudis*, *Pteronura brasiliensis*) tienen alto valor peletero. (Koford 1976, Smith 1976b, 1980, Melquist 1984). América austral cuenta con varias especies peleteras propias, tales como el coipo o nutria (*Myocastor coypus*), que encabeza numéricamente las exportaciones peleteras de América Latina; la chinchilla (*Chinchilla laniger*, *C. brevicaudata*) -antaoño abundante, ahora reproducida en cautiverio-; la vizcacha (*Lagostomus maximus*); los félicos, como *Felis colocolo* y *F. geoffroyi*; el guanaco y la vicuña, ésta última productora de la lana más fina del mundo (Cajal 1983, Mares y Ojeda 1984, Iriarte y Jaksic 1986, Rabinovich et al. 1987); así como los lobos marinos *Arctocephalus australis* y *Otaria flavescens* (Iriarte y Jaksic 1986, Vaz-Ferreira y Ponce 1987). A éstos se agregan géneros ampliamente distribuidos en el Neotrópico (*Cerdocyon*,

*Dusicyon, Didelphis, Conepatus*), que desarrollan pieles comerciales solamente en clima templado.

Los animales perseguidos por sus cueros se ubican en dos grupos principales 1) los mamíferos herbívoros grandes (pecaríes, venados y capibaras) cazados principalmente por su carne (Carvalho 1967, Grimwood 1969, Dourojeanni 1974, Bodmer et al. 1988), y 2) los reptiles, que comprenden los crocodílidos (*Caiman crocodilus*, *C. latirostris*, *Melanosuchus niger*, *Crocodylus acutus*, *C. intermedius*, *C. moreletti* y *C. rhombifer*), algunos saurios (*Tupinambis*, *Iguana*, *Draconia*) y ofidios grandes (*Boa*, *Eunectes*, *Epicrates*) (Carvalho 1967, Medem 1981, 1983, Fitzgerald et al. 1991, FAO/PNUMA 1994, Thorbjarnarson y Velasco 1998). A estos se agregan como renglones ocasionales la tortuga marina *Lepidochelys* (Frazier y Salas 1986), los sapos y

ñandúes (*Rhea*, *Pterocnemia*). Estos últimos son cazados también por sus plumas (Waller 1991).

La caza para pieles y cueros puede ser una actividad complementaria de las labores agropecuarias, pesqueras o de la cacería ocupacional para carne. Bucher (1989) reseña el caso de propietarios rurales que autorizan a sus obreros a cazar como un complemento de su salario. Sin embargo, durante el apogeo de la cacería para pieles tropicales en los años sesenta, muchos campesinos, incentivados por los altos precios, se internaron por meses en las selvas amazónicas en busca de félidos pintados y perros de agua (Smith 1976b, 1980). Esta caza se realizó a menudo con trampas o lazos, especialmente en el caso de *Leopardus pardalis*, para aumentar la eficiencia y obtener pieles sin perforación de balas. La explotación de cueros de los crocodílidos se ha venido realizando con

**Tabla 3.6.** Exportaciones legales de la fauna silvestre y sus productos de América Latina y el Caribe en 1990: primates y psitácidos vivos y cueros de reptiles en número de individuos, según CITES (WRI 1994). La última fila presenta la magnitud de la exportación mundial durante el mismo período.

País	Primates	Aves	Reptiles
Honduras	-	2.463	2.003
Nicaragua	-	6.899	8.05
Barbados	532	-	-
Cuba	-	405	-
Colombia	-	-	79.749
Venezuela	-	-	106.933
Guyana	2.606	18.399	-
Surinam	-	80597	-
Perú	192	23.737	-
Bolivia	-	-	7.457
Brasil	75	-	220
Uruguay	-	25.04	-
Argentina	-	77.17	1.919.139
Otros países	24	90	9
Total	3.429	162.800	2.123.569
Total mundial	26.631	933.672	9.132.623

un enfoque empresarial, con inversión de capital en equipos, insumos, operación y personal, desde sus inicios en los años 30 hasta el presente. Medem (1981, 1983), Vázquez Ruesta (1981) y Rivero Blanco (1985), entre otros, describen los aspectos técnicos de esta explotación.

La caza comercial de exportación en América tropical presenta un período de intensa explotación sin mayores controles, que alcanzó su apogeo en las décadas de los 50 y 60, y el actual, sujeto a las restricciones nacionales y de la CITES a partir de su creación en 1973. El primer período generó estadísticas impresionantes, pero a expensas de un alto costo ecológico (ver Carvalho 1967, Grimwood 1969, Smith 1976b, 1980, Medem 1981, 1983, Ojasti 1993, entre otros). En las exportaciones, contemporáneas sujetas a controles nacionales y de CITES, predominan los cueros de reptiles, principalmente de *Caiman crocodilus* y *Tupinambis* spp., procedentes en parte de criaderos (Tabla 3.6). Además se exportan pieles de las especies peleteras del cono sur y cantidades moderadas de cueros de pecaríes.

### 3.6.3 Captura y comercio de animales vivos

Todos los sectores de nuestra sociedad son aficionados a los mascotas o xerimbabos. La presencia universal de aves canoras y de ornato, desde los caseríos indígenas hasta las residencias metropolitanas, es una prueba tajante de la necesidad y cariño que el hombre siente por la naturaleza. La tenencia de mascotas involucra seguramente un número mayor de usuarios de fauna silvestre que cualquier otra modalidad, y genera gran demanda interna y de exportación. A esto se le agrega la necesidad de animales para la experimentación biomédica y para zoológicos.

Existen normas explícitas sobre las especies de aves canoras y de ornato habilitadas, temporadas abiertas, cuotas, reglas de comercio interno o de exportación, en Argentina, Costa Rica, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá, Surinam, Trinidad y Tobago (Fuller y Swift 1985). Sin embargo, debido a la carencia de pautas legales sobre la captura, tenencia y comercio de animales silvestres vivos, estas actividades son formalmente ilegales en muchos países, a pesar de su gran difusión y popularidad.

La captura de aves vivas para uso doméstico, por encargo o para la venta está muy difundida en toda América Latina (Nogueira Neto 1973, Reyes Castillo 1981, Cabrera Reyes 1987, Videz Roca 1987, FAO/PNUMA 1994). Las aves se obtienen de huevos empollados por gallinas (frecuente en patos y crácidos), de pichones extraídos de los nidos o capturando adultos por medio de trampas, redes, pegamento, etc. En algunas regiones es frecuente la venta de aves en jaulas rústicas en los mercados o a lo largo de carreteras, pero a veces el comercio se realiza a través de una organización de alcances internacionales. Las estadísticas de exportación exhiben gran variedad de aves concentrándose en las familias Psittacidae (*Amazona*, *Ara*, *Aratinga*), Ramphastidae, Icteridae, Thraupidae y Fringillidae (Dourojeanni 1974, Lemke 1981, México 1981, Broad 1986, Videz Roca 1987, Thomsen y Brautigam 1991). También existe un gran mercado interno para las aves mascotas, aunque, por tratarse de una actividad informal o ilegal, sus alcances son poco conocidos (Collar y Juniper 1992, TCA 1995).

La captura y comercio de primates constituye otra vertiente importante de aprovechamiento de animales vivos y encabeza tradicionalmente las exportaciones de mamíferos (Carvalho 1967, Ponce del Prado 1973, Videz Roca 1987). Entre 1964 y 1972 se exportaron anualmente de Colombia y Perú, solamente a los Estados Unidos, un promedio de 50.000 individuos, destinados al mercado de mascotas y como animales experimentales. La exportación actual -bajo control de CITES- alcanza apenas unos pocos miles de primates por año (Tabla 3.6). Las especies exportadas en mayor cantidad son *Saimiri sciureus*, *Aotus* spp., *Cebus albifrons*, *C. apella*, *Saguinus* spp., *Lagothrix lagotricha* y *Ateles geoffroyi* (Soini 1972, Green 1976, Mack y Mittermeier 1984).

## 3.7 OTROS USOS

### 3.7.1 Caza de control

Si bien todas las especies silvestres cumplen con determinadas funciones en la naturaleza, puede resultar que algunas de tales funciones sean contrarias a los intereses humanos. Algunos vertebrados, nativos o introducidos, pero usualmente asociados a



agroecosistemas, pueden alcanzar altas densidades y ocasionar daños a cultivos (Elías y Valencia 1984). Ciertos carnívoros depredan los animales domésticos, otra fauna deseable y aún amenazan al hombre, por ejemplo, los ofidios ponzoñosos. Algunos roedores, murciélagos y carnívoros actúan como reservorios o vectores de enfermedades transmisibles. La caza de control es una de las opciones para reducir las poblaciones silvestres que, en un momento dado, se convierten en plagas. La caza de control es a menudo un tema controversial, especialmente en el caso de los grandes depredadores que presentan problemas de conservación.

La caza de control puede estar sujeta a listas de especies declaradas como plagas, que se pueden eliminar en todo tiempo y lugar, por ejemplo, en Argentina (1981a), Chile (1929), Surinam (1982), Trinidad y Tobago (1958) y Uruguay (1935). Tales listas varían de un país a otro y pueden incluir ofidios ponzoñosos, aves granívoras y frugívoras, mamíferos exóticos (mangosta, cerdo cimarrón, liebre, conejo), ratones silvestres y urbanos y murciélagos hematófagos. En otros países, tales como Brasil (1967), Colombia (1974), México (1951), Perú (1975) y Venezuela (1970), existe la figura legal de la caza de control o equivalente, pero cada caso requiere una decisión legal específica. Esta estrategia puede ser más acertada porque las especies en sí mismas no son dañinas sino algunas de sus poblaciones o individuos.

Los objetivos de la caza de control no determinan que esta sea un recurso. Sin embargo, esta cacería puede actuar al mismo tiempo como control y aprovechamiento (ver 7.4). Fuera del marco legal, el control es un pretexto frecuente para matar por capricho o ignorancia diversos animales, especialmente carnívoros, que carecen de atributos cinegéticos.

### ***3.7.2 Caza con fines científicos***

Esta modalidad comprende la captura, recolección o muestreo de animales silvestres con fines de inventarios de fauna, evaluación de impactos ambientales, enriquecimiento de colecciones, conocimientos sistemáticos y demás investigaciones de campo que involucran la captura o muerte de animales silvestres.

Esta figura legal puede incluir también la captura de animales para zoológicos, para la investigación biomédica y puede solaparse con la recolección de insectos con fines comerciales. A diferencia de otros, este uso se extiende a todo el reino animal y emplea gran variedad de técnicas e implementos propios, como redes de neblina y mallas entomológicas, trampas diversas, búsqueda y captura manual.

La legislación de los países latinoamericanos reconoce esta modalidad y establece las condiciones y requisitos para su realización, el tipo y cantidad de muestras a coleccionar así como su destino final. El Convenio sobre la Diversidad Biológica (Naciones Unidas 1992a) y el Acuerdo de Cartagena (Perú 1996) reafirman la soberanía de los países sobre sus recursos biológicos y establecen normas para regular el acceso a los mismos. La caza con fines científicos tiende a ser un uso esporádico que difícilmente constituye una amenaza para la fauna (Greene y Losos 1988). En cambio, pueden presentarse controversias debido al afán de algunas instituciones extranjeras por enriquecer sus colecciones y de las restricciones legales de los países de origen para defender sus recursos científicos. Una estrecha cooperación internacional y una justa repartición del material e información colectados, en conformidad con el convenio antes señalado, puede evitar tales conflictos.

### ***3.7.3 Usos no consuntivos***

El aprovechamiento del valor científico, educativo, escénico y recreacional de la fauna se realiza a menudo mediante su observación directa en su hábitat natural, que contrasta con la utilización consuntiva por medio de la caza. Sin embargo, la utilización no consuntiva, al igual que el caso anterior, exige disponibilidad de recursos faunísticos específicos, genera beneficios materiales, puede afectar a los animales y su hábitat y requiere manejo.

Entre los usos no consuntivos se destaca, en particular, el aporte de la fauna nativa como atractivo esencial del turismo de naturaleza o ecoturismo, que se define como “Viajes a áreas naturales poco perturbadas o no contaminadas con el objeto específico de estudiar, admirar y disfrutar el paisaje y sus plantas y animales silvestres,

así como cualquier manifestación cultural (del pasado o presente) en tales áreas que promueve la conservación, genera pocos impactos negativos y activa participación socioeconómica de la población local” (Ceballos-Lascurain 1993).

La avifauna en general y particularmente las especies de gran tamaño o colorido como los loros y guacamayos o las aves de humedales, así como los mamíferos y reptiles de mayor porte figuran entre las especies de gran valor escénico. La presencia masiva y predecible de tales animales en áreas accesibles a los visitantes constituye un insumo esencial del ecoturismo en América Latina (Boo 1990, Groom et al. 1991, Vaughan et al. 1991). Esta actividad se encuentra en plena expansión y diversificación en la región. A menudo es la única utilización generadora de ingresos en áreas naturales protegidas, un incentivo para conservar la fauna nativa y su hábitat en predios rurales que operan campamentos turísticos y es recomendado como una alternativa económica a la utilización consuntiva de la fauna silvestre (Boo 1990, Wallis 1992, Ovalles 1993).

Además del ecoturismo comercial existen diversas modalidades de excursionismo y recreación en áreas naturales que son de gran valor social y educativo, especialmente para los pobladores de las grandes urbes. Los campamentos ecológicos para estudiantes y otras modalidades de esparcimiento y aprendizaje en el campo no generan ingresos, pero juegan un papel importante en la conscientización ambiental. La demanda pública para la utilización no consuntiva de la fauna silvestre aumenta a escala mundial, a medida que avanza el bienestar rural, la educación ambiental y el manejo de las áreas naturales protegidas.

### **3.8. EFECTOS DEL APROVECHAMIENTO**

#### ***3.8.1 Aporte para la población humana***

Los usos extractivos de la fauna silvestre benefician a la sociedad humana de diversas maneras. La caza deportiva bien administrada brinda esparcimiento, alimento y trofeos para un sector de la población urbana. Genera además

ingresos para los pobladores de las áreas visitadas (servicios de guía, alojamiento, alimentación, transportes, hielo, etc.), para la economía nacional (venta de armas, municiones, equipos de campo, combustibles) y para el fisco y el servicio de fauna por concepto de venta de licencias. También puede ser un importante fuente de divisas, especialmente en los países cercanos a los Estados Unidos.

El mayor aporte socioeconómico actual de la fauna silvestre neotropical es probablemente su contribución nutricional al campesinado a través de la cacería de subsistencia que beneficia a un inmenso contingente humano de escasos recursos. Por ejemplo, en las selvas tropicales cubre el requerimiento mínimo de proteínas de la población indígena en la mayoría de los casos y aporta un promedio de un 20% de la demanda proteica de los campesinos colonos (Ojasti 1993). Sin embargo, tratándose del autoconsumo dentro de una economía marginal, este aporte de la fauna es generalmente ignorado por los administradores y políticos que dirigen los destinos de los países.

La caza comercial de exportación es casi la única que genera estadísticas sobre su contribución a la economía regional o nacional, aún cuando las cifras oficiales pueden ser apenas una tercera, una cuarta o hasta una décima parte del ingreso real (Fittkau 1976, Medem 1981, Ojeda y Mares 1982, Seijas 1986, Ramassotto 1987).

Según las estadísticas de la Dirección General de Fauna de Argentina se exportaron de este país entre 1982 y 1984 un promedio anual de 3,7 millones de pieles y cueros de animales silvestres, principalmente de nutria, zorros y el lagarto *Tupinambis*, por un valor aproximado de 27,5 millones de dólares. Ojeda y Mares (1982) citan 186,6 millones de dólares para el país sureño, por el mismo concepto en 1979. Las exportaciones de la fauna silvestre y sus productos de Bolivia, desde fines de 1970 hasta mediados de 1980, aportaron 70 millones de dólares (Flores 1995), mientras que la caza comercial del caimán en los Llanos venezolanos en 1989 generó un ingreso de casi 31 millones de dólares.

La caza comercial ofrece empleo e ingresos a numerosas personas y sectores, incluso al industrial, y aporta ingresos fiscales, pero la distribución de las ganancias tiende a ser socialmente injusta, concentrándose en el sector comercial e industrial y, en particular, en las grandes tenerías (Hvindberg-Hansen 1970a, 1970b, Smith 1976b, Cabrera Reyes 1987). Además, los precios de los productos de la fauna silvestre -mayormente artículos suntuarios- sufren inestabilidad por los vaivenes de la moda y los altibajos de la economía mundial, lo cual reduce el aporte económico de la caza comercial. La Tabla 3.5 resume datos recientes del valor económico de la fauna amazónica, destacando la importancia del consumo interno (carne de monte) del ingreso total.

La posible contribución de la caza de control es indirecta, pudiéndose expresar en términos del aumento de la producción agropecuaria o el mejoramiento de la salud a consecuencia del control. En el caso de la recolección con fines científicos estamos también en presencia de valores diferentes. El crecimiento de las colecciones sistemáticas ofrece un criterio cuantitativo, pero no implica en sí un avance científico (Huber y Gorzula 1986). La calidad y cantidad de la información útil generada por medio del muestreo podría expresar mejor el aporte de este sector.

En cuanto a la utilización no consuntiva, el desarrollo reciente del ecoturismo genera ingresos y empleo a empresas de servicios (operadores turísticos, transportes, restaurantes, hoteles), administración de áreas naturales protegidas y para algunos pobladores locales. Constituye también una importante fuente de divisas para algunos países de la región, como Costa Rica y Ecuador. Sin embargo, la distribución de los ingresos a favor del sector empresarial, urbano o foráneo, a expensas de las áreas naturales protegidas y las comunidades locales, parece ser un problema frecuente en nuestro medio y requiere una atención prioritaria (Boo 1990, Ovalles 1993).

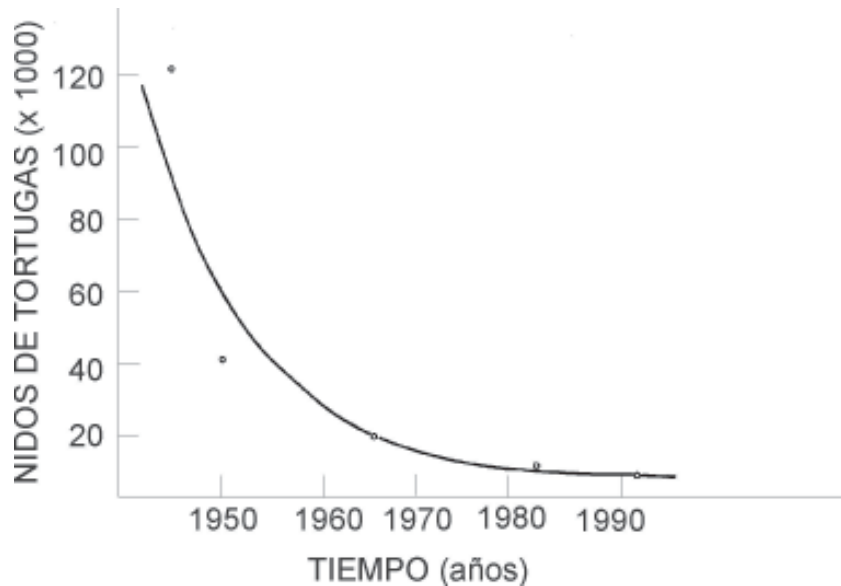
### ***3.8.2 Impactos sobre la fauna***

El número, tipo y valor de las piezas cobradas expresa el aporte de la fauna a los diferentes tipos de usuarios. En cambio, el efecto de la cacería sobre el recurso es

proporcional al número y tipo de animales restantes (ver 7.3.2). Este impacto es al mismo tiempo global, por la acción conjunta de diversos usos extractivos, y diferencial, porque afecta más a ciertas especies, según el tipo de utilización y estrategias demográficas de las poblaciones presa. Además, las alteraciones del hábitat ejercen un importante efecto sinérgico con la caza.

Si el hábitat no ha sufrido alteraciones mayores, el impacto de la extracción se estima comparando la abundancia o el estado actual de las poblaciones con un estado anterior. El manejo de capibaras para la explotación comercial en Venezuela, por ejemplo, está fundamentado en la estimación previa del tamaño poblacional, que indica tanto la recuperación de la población de la temporada anterior como la posible cuota de extracción para la temporada siguiente (Ojasti y Medina Padilla 1972, Ojasti 1991, Venezuela 1994a, González Fernández y Quero de Peña 1995). El seguimiento de poblaciones de patos silbadores en los arrozales de Venezuela, usando como índice de abundancia el número de patos/cazador/día y conteos aéreos, indica una relativa estabilidad, por lo cual la cacería deportiva parece no ejercer un efecto negativo sobre el recurso (Gondelles et al. 1981, Dallmeier 1991, Sanz y Parra 1994). El número estimado de tortugas ponedoras en la playa principal de posturas del Orinoco Medio revela, en cambio, una dramática caída (Fig. 3.5).

Muchos autores contrastan la abundancia de la fauna años atrás con su escasez actual en términos cualitativos, pero en lo cuantitativo se tiene poca información. Una opción para evaluar el impacto de caza es comparar la abundancia de poblaciones que viven en hábitats equivalentes, pero con intensidad de cacería diferente. Por medio de conteos por transectos Freese et al. (1982), Johns (1986), Terborgh et al. (1986), Peres (1990), Glanz (1991) y Bodmer et al. (1997), entre otros, comprobaron la escasez de primates grandes y ungulados en áreas frecuentadas por cazadores comerciales y de subsistencia, en comparación con áreas no afectadas. Quintana y Rabinovich (1993) encontraron hasta 30 veces más capibaras en fundos donde se les protege, en comparación con áreas de caza furtiva. Silva y Strahl (1991) citan un efecto parecido para crácidos en Venezuela. En el caso de la caza por indígenas, Vickers (1980) detectó una



**Figura 3.2** Disminución del número estimado de nidos de la tortuga *Podocnemis expansa* en Pararuma-Playa del Medio, Río Orinoco, Venezuela, ajustada según el modelo exponencial con la tasa instantánea  $r = -0,095$ . Fuentes: 1945: Mosqueira Manso (1950), 1950: Ramírez (1956), Ojasti (1967), Paolillo (1982) y Licata (1994).

disminución en la eficiencia (= energía en la presa/energía invertida en su captura) y en la proporción de las especies preferidas en la captura total, en función de la edad del asentamiento.

El impacto de la caza en sí no depende de su propósito o legalidad. Sin embargo, los diferentes usos suelen caracterizarse por su selectividad, intensidad, patrones temporales y espaciales propios, que a su vez repercuten sobre la fauna.

El efecto de la caza deportiva, sujeta a las normas legales, es usualmente leve (Leopold 1959, López Pizarro 1980, Almeida et al. 1985, Ojasti 1986, Ramassotto 1987) debido a su ocurrencia esporádica en el tiempo y el espacio, sus limitantes legales y el bajo número de participantes. Además parece concentrarse en aves de porte medio, que son poco cazadas por otros usuarios y que pueden tolerar altas tasas de extracción. El cazador deportivo cuenta usualmente con una alta movilidad, lo que le permite escoger poblaciones abundantes, por encima de la

densidad umbral que satisface al cazador (Giles 1978). En consecuencia, difícilmente puede reducir las poblaciones a un nivel crítico. Sin embargo, a este cuadro del cazador deportivo ideal se agrega un contingente de aficionados que no prestan atención a las normas establecidas y que pueden aumentar la presión sobre la caza mayor, muy acosada también por los cazadores comerciales o de subsistencia.

La caza comercial se cita invariablemente como el modo de aprovechamiento más destructivo. El agotamiento de valiosos recursos, otros abundantes, como los crocodílidos, tortugas fluviales y marinas, manatíes, félidos pintados, perros de agua, vicuña, etc. comprueba el alto costo ecológico de esta extracción (Smith 1974, Medem 1981, Domming 1982, Melquist 1984, Redford 1992, TCA 1995). Ni siquiera las estadísticas estables o ascendentes corroboran siempre una utilización sostenible, porque pueden ser causados por un crecimiento demográfico regional, aumentos del número de cazadores y de la superficie afectada (Terborgh et al. 1986).

Es obvio que, en ausencia de controles efectivos, la cacería prosigue siempre y cuando hay demanda y los ingresos exceden a los gastos. Al escasear la presa aumentan los gastos hasta que la actividad se paraliza por ser antieconómica, según los modelos de uso frecuente en la biología pesquera (ver 7.3.3, B). Sin embargo, el punto de rentabilidad cero de la caza comercial puede situarse en una densidad poblacional muy baja, porque: 1) las pieles, cueros o animales vivos más codiciados son artículos suntuarios cuyo precio tiende a subir a medida que se hacen escasos, aumentándose así los esfuerzos que ameriten su captura, y 2) la mano de obra es abundante y barata debido a la indigencia y al desempleo en muchas áreas rurales. Ojeda y Mares (1982) afirman que la comercialización de la fauna es rentable porque los gastos se pagan en la débil moneda nacional, pero los ingresos vienen en divisas fuertes. Por otra parte, la extracción de carne de monte debería cesar cuando su costo excede de otras carnes, las de animales domésticos en particular. Algunas carnes, sin embargo, son productos suntuarios lo cual baja la densidad umbral para su utilización comercial. Así, ante una alta demanda lucrativa de especies, como la paca y algunos quelonios, éstos dejan de ser un alimento del campesino, ya que conviene más venderlos.

Los indígenas de las selvas neotropicales han coexistido por milenios con la fauna silvestre sin acabarla, si bien es patente la escasez de las presas preferidas cerca de los caseríos (Ross 1978, Vickers 1980, Borge Carvajal 1983, Gorzula 1995). Su baja densidad poblacional, así como sus hábitos nómadas, la rotación de las áreas de caza, las tradiciones mágico-religiosas y el uso de armas tradicionales pueden neutralizar el impacto nocivo de la cacería (Gross 1975, Balee 1985, Hames 1979, Vickers 1980). Empero, hoy en día los indígenas están utilizando cada vez más armas de fuego y compiten por la caza con un número superior de campesinos, por lo cual el supuesto equilibrio natural entre la caza y el recurso es cada vez más dudoso.

La caza para autoconsumo rinde mejor a nivel del campesino colono y acompaña siempre a la agricultura migratoria. El campesino común, en cambio, explota la fauna empobrecida de su entorno con menor provecho pero con gran tenacidad. Al estar atento a cualquier

oportunidad de aprovechar la fauna -aunque la probabilidad de un encuentro con ella sea mínima- tiende a erradicar paulatinamente las especies más valiosas, mientras que las demás apenas subsisten por su persistencia y por la protección que les brinda su hábitat. Multiplicado por la inmensa cantidad de campesinos, esta extracción perpetúa la escasez de la fauna, que pierde así su valor como recurso en vastas regiones. La caza de subsistencia es un síntoma del subdesarrollo rural, aunque no es un fenómeno exclusivo de América Latina. Era el uso primario de la fauna en el mundo entero y sigue siéndolo, por ejemplo, en el norte de Canadá (Miller 1987) y en vastas extensiones de África (Asibey y Child 1990).

Aunque la fauna silvestre es uno de los pocos bienes accesibles al campesino, su misma condición de recurso compartido por todos acarrea su agotamiento (Hardin 1968): Cada quien trata de maximizar su ganancia. Cuando alguien logra cazar una presa, su ganancia es +1, pero el efecto para el recurso común, -1, es compartido por todos. De esta manera, el efecto negativo para nuestro cazador es solamente una fracción de -1. Por lo tanto, gana siempre cuando caza, aunque al mismo tiempo esté acabando con el recurso.

Los usos no consuntivos, incluyendo el ecoturismo, se citan a menudo como ejemplos de uso sostenible para la fauna silvestre, ya que no afectan directamente a la dinámica poblacional. Sin embargo, la afluencia de turistas puede perturbar a los animales, deteriorar su hábitat y ejercer impactos negativos sobre las comunidades indígenas (Wallis 1992, Ovalles 1993). La calidad del turismo de naturaleza, es decir, la suma de vivencias gratificantes del visitante, suele ser inversamente proporcional al número de personas por excursión o campamento. De esta manera, cada área o atractivo puntual tiene una capacidad de carga que no debe ser excedida. Asimismo, la viabilidad del turismo ecológico depende de otros factores, tales como la competencia, estabilidad social y seguridad personal.

### ***3.8.3 Necesidades y opciones de manejo***

El recuento precedente, aunque fragmentario, comprueba que en América Latina la fauna silvestre está muy utilizada pero poco manejada. La mayor parte del aprovechamiento

se desenvuelve ilegal y anárquicamente, sin bases biológicas y socioeconómicas y con poco seguimiento y control. Las consecuencias de este proceso varían según las especies y regiones, pero la tendencia global es un dramático deterioro del recurso.

Tomando como marco de referencia el triángulo básico del manejo de fauna (Fig. 1.1), la utilización concuerda con la acción del hombre sobre la fauna. El recurso se mantiene y se renueva cuando la utilización es igual o menor que la producción. Cuando el consumo excede a la producción, la fauna se agota gradualmente, sin remedio. La acción de manejo pertinente es elemental: hay que controlar la extracción. La restricción del uso es, de hecho, una herramienta básica del manejo de fauna. Pudiera decirse que una normativa ambiental sin restricción alguna es inconcebible.

Una veda total constituye la máxima restricción posible. Se justifica plenamente como una medida de emergencia transitoria y puede dar resultados impresionantes, cuando cuenta con la participación ciudadana y los servicios de guardería. De esta manera se están recuperando las poblaciones de vicuñas en los países andinos (ver 10.2.4). Por otra parte, la conveniencia de la veda de toda la caza como política permanente es cuestionable. A nivel político da la impresión que se ha hecho lo posible a favor de la fauna, pero en realidad la medida puede ser contraproducente. Al negar la condición de recurso legítimo de la fauna, la veda incentiva la caza furtiva y despilfarro, coarta la comunicación y la cooperación entre administradores y usuarios del recurso, resulta injusto para los que están pagando el abuso de otros, revela la incapacidad del Estado para atender debidamente sus recursos y es imposible de cumplirla. En un país en desarrollo es difícil justificar las erogaciones para atender un recurso vedado y, en la práctica, improductivo.

La mayoría de los países han adoptado políticas que combinan la protección total de las especies amenazadas con un aprovechamiento controlado de las que parecen presentar niveles poblacionales adecuados. Por ejemplo, de unas 2250 especies de vertebrados terrestres en Venezuela, 135 se clasifican como caza, pero solamente unas

60 están habilitadas para la caza. La lista de animales objeto de uso tradicional en la Amazonia es más extensa, abarcando un centenar de taxa (TCA 1995), pero siempre es una fracción reducida de la diversidad animal total.

Los calendarios de caza atienden ante todo a la caza deportiva que se concibe generalmente como la más deseable, en atención a los alentadores ejemplos foráneos y otros argumentos dignos de atención:

- Sus bases legales están bien definidas en la mayoría de los países y en algunos, ésta es la única figura legal disponible.
- La caza deportiva legal facilita el registro, la educación y el control de los cazadores.
- Al basarse sobre los aspectos recreacionales, su impacto material sobre la fauna es supuestamente menor.
- Los fondos provenientes de las licencias pueden ser utilizados en el financiamiento del manejo del recurso.

La afiliación de los cazadores a sus respectivos clubes y federaciones facilita la comunicación entre los administradores y los usuarios de la fauna. Es frecuente también que los clubes concienticen a sus miembros de la ética cinegética, de las normas de seguridad y de la conservación de la fauna.

La implementación de áreas especiales de caza (cotos, parques, reservas o ranchos cinegéticos) ofrece una opción adicional para el ordenamiento de la caza deportiva (Hernández Corso 1970, Mondolfi 1976, Coimbra-Filho 1977, Schuerholz y Mann 1979, Gallina y Halffter 1980, Gondelles et al. 1981, Almeida 1985, MARNR 1987, 1995a). Estas áreas se destinan a la producción y el aprovechamiento sostenible de especies cinegéticas, con la participación de los servicios de fauna, propietarios rurales y cazadores deportivos; estos últimos aportan los fondos para la operación. Existen experiencias positivas sobre tales áreas en México y América austral, pero aún no se han concretado en las áreas tropicales. Bajo este sistema se evitaría la interferencia entre los cazadores locales y los visitantes y el agotamiento de un

recurso compartido. Además de satisfacer las demandas de la cacería deportiva y del ecoturismo, las áreas de caza generan ingresos para los propietarios rurales y su personal, incentivándolos a proteger y fomentar el recurso, y se prestan también al manejo experimental e investigación.

La canalización de toda caza como un ejercicio legal es una vía acertada hacia un mejor control de la utilización de la fauna. Sin embargo, la caza deportiva no encaja con la realidad socioeconómica de la mayoría de la población rural.

En cuanto a la caza comercial, sus alcances dependen de la relación oferta/demanda. Un libre aprovechamiento comercial puede ser sostenible quizás a escala local, para surtir la demanda de pequeños núcleos urbanos inmersos en vastas extensiones poco pobladas. En cambio, es imperativo controlar la caza comercial cuando sus mercados se extienden a los niveles regional y nacional, que se traduce en un vertiginoso aumento de la demanda. De hecho, varios países han optado por la prohibición total de la caza comercial y en los demás existen múltiples restricciones al respecto. La represión de la caza comercial no es efectiva en el campo sino a nivel de transporte y comercio (Lund 1995). Las medidas nacionales y las de CITES controlan relativamente bien la caza comercial de exportación. En cambio, el comercio interno, especialmente de animales vivos, parece desenvolverse en la clandestinidad sin que exista voluntad política o capacidad institucional para ponerle coto. Asimismo, puede ser que la proscripción total de la caza comercial no sea siempre la mejor opción, ya que reduce el valor económico de la fauna.

Como una alternativa a la caza comercial, la legislación ofrece la cría de animales silvestres en cautiverio, según el ejemplo de los criaderos de especies peleteras en los países templados. También en nuestro

medio hay experiencias en la factibilidad biológica de la cría de diferentes especies. En cambio, la sostenibilidad económica y ecológica de este sistema de producción es a menudo dudosa (ver Sección 10).

Otra alternativa es el manejo de poblaciones naturales para la extracción comercial. En este orden de ideas se destaca el manejo de especies de vocación comercial en fundos privados, tal como los programas de capibara y caimán en los Llanos de Venezuela (ver 10.4.2). En este caso se asigna al propietario el derecho de cosecharlos, mediante un sistema de cuotas y bajo la supervisión oficial, con la premisa de que el propietario, al beneficiarse del recurso, asuma también la responsabilidad de conservarlo. Otra opción parecida, pero de mayor alcance social, es el manejo comunitario de especies de alto valor social y comercial, por ejemplo, de la vicuña en el Altiplano andino, las tortugas amazónicas o la caza para carne de monte en la Amazonia (Brack Egg et al. 1981, Hofmann et al. 1983, Anónimo 1996, Campos et al. 1996, Bodmer et al. 1997, Martínez y Rodríguez 1997).

A nivel global, parece que los servicios de fauna de diferentes países intentan optimizar su limitada capacidad para atender la caza deportiva y comercial de exportación -que son técnicamente más manejables y controlables- dejando en un compás de espera a la más difícil, la de subsistencia y artesanal para carne y animales vivos. Aprender a manejar esta cacería de la marginalidad es probablemente el reto máximo del manejo de fauna en América tropical, a fin de salvaguardar el recurso y hacerlo producir en beneficio de las grandes masas campesinas. Esto será una tarea ardua y a largo plazo, que requiere nuevos enfoques técnicos y legales, ajustados a la realidad del cazador rural, y ante todo una paciente labor de extensión para implantar planes de manejo en cooperación con las comunidades locales.





## 4

# POLITICA DE FAUNA Y SUS INSTRUMENTOS

## 4.1 INTRODUCCIÓN

La utilización de la fauna silvestre, a menudo desordenada y no sostenible, aunada a la creciente pérdida y deterioro de sus hábitats, viene degradando el recurso en diversidad, abundancia y distribución en los países de la región, lo cual demanda una enérgica acción por parte de sus respectivos gobiernos. El manejo de fauna a nivel de países comprende cuatro facetas principales: política, legislación, administración y planificación. Estos temas de corte burocrático pueden resultar poco atractivos para una persona orientada a los aspectos biológicos. No obstante, son de vital importancia práctica por constituir el marco de referencia formal de todo el manejo que los países conducen en su territorio.

## 4.2 POLÍTICA DE FAUNA SILVESTRE

La política de fauna engloba las intenciones, directrices, obligaciones y la orientación general de una entidad, tal como un país, en materia de fauna silvestre. Es una respuesta a los múltiples problemas que afronta este recurso y su hábitat y pretende establecer pautas encaminadas hacia un mejor manejo del recurso. Los gobiernos diseñan y ejecutan soberanamente la política de fauna que les parece más correcto y conveniente en términos políticos, socioeconómicos y ambientales. En la práctica, los despachos oficiales a cargo de los recursos naturales renovables suelen dictar la política de fauna según los requerimientos y bajo el control del poder político. La gestión oficial debería sustentarse también en una amplia participación y consulta con diversos sectores vinculados con el recurso, incluyendo sus usuarios, propietarios rurales, investigadores y organizaciones no gubernamentales (ONGs), en aras de concertar las políticas más acertadas.

Una política nacional de fauna debe ajustarse a la política ambiental global, a los planes de desarrollo del país y a los mandatos de los convenios internacionales. Debe ser una política integral y balanceada que asegure la conservación de toda diversidad animal y debe encajar también con la realidad de campo del país o región, de tal forma que su implementación sea viable. La política de fauna expone lo que se quiere alcanzar (objetivos), por qué (justificación) y cómo (estrategias, instrumentos, programas) y debe contar con base legal y un sólido apoyo político. Debe garantizar la continuidad que exige el manejo de fauna a mediano y largo plazo, pero al mismo tiempo debe ser flexible, de tal forma que pueda reorientarse según la experiencia acumulada y las circunstancias cambiantes.

### 4.2.1 Políticas y estrategias nacionales

El grado de desarrollo de las políticas de fauna es bastante variable en la región. Su estado incipiente en varios países refleja la baja prioridad de la fauna silvestre en nuestro medio. De hecho, muy pocos países cuentan con un documento formal de política de fauna. Sin embargo, los planes de la nación o del gobierno, los programas en marcha y la legislación vigente suelen expresar los enunciados esenciales de tales políticas.

Casi todos los países comparten ciertos lineamientos de política de fauna. Tal es el caso de la **preservación de la diversidad biológica**, asociada con la **creación y manejo de sistemas de áreas naturales protegidas**, que materializa el máximo esfuerzo conservacionista de los países latinoamericanos (MARNR/UICN/INPARQUES 1992, Castaño Uribe 1993, Ponce 1996). A esto se agregan la restauración de ecosistemas y poblaciones deterioradas, los inventarios de la diversidad biológica y la actualización de la base de datos sobre las

especies amenazadas o «libros rojos». Sin embargo, la política proteccionista tradicional, diseñada sólo por expertos e impuesto a fuerza de leyes prohibitivas, está resultando poco efectiva. Esto está revirtiendo la estrategia: la población local, considerada antes una traba a la conservación, se conceptúa ahora como su principal aliado. La **participación ciudadana** constituye hoy por hoy la estrategia clave de la conservación (Barzetti 1993, Smith 1993). Aún no se cuenta con gran experiencia respecto a esta orientación en nuestro medio. No obstante, es lógico que la unión de fuerzas deba aumentar las probabilidades de éxito.

El fomento de la **cría de animales silvestre en cautiverio** (zoocriaderos), la promoción de usos no consuntivos, ante todo el ecoturismo, y una actitud precavida en cuanto a la introducción de especies exóticas figuran también en la política de fauna de los países de la región.

La mayoría de los países comparten el principio rector de **aprovechamiento sostenible** de animales de caza tradicionales en beneficio de la población humana. Aunque la sostenibilidad del uso es todavía una meta no alcanzada en muchos casos, esta política compromete a los países latinoamericanos a extremar los esfuerzos para satisfacer esta condición a la brevedad posible. La política de aprovechamiento de la fauna debe fundamentarse en el principio de producir y cosechar por medio de planes de manejo con seguimiento. Una etapa fundamental hacia la sustentabilidad es la canalización de todo uso de la fauna a las modalidades legales y por lo tanto más controlables. Los bienes y servicios que aporta el aprovechamiento contribuyen a la **valoración de la fauna silvestre** como un recurso, lo cual justifica los esfuerzos y erogaciones en su conservación.

Según el ejemplo de los países industrializados, la política de muchos países latinoamericanos alienta la caza deportiva mientras que otros asignan mayor prioridad a las necesidades de la población rural y a la caza de subsistencia. Algunas políticas enfatizan la caza comercial de exportación, especialmente de animales vivos, pero otras prohíben expresamente este aprovechamiento. Medidas tendientes a asegurar que la utilización de la fauna sea sostenible abarcan:

- Planes de manejo como la herramienta básica.
  - Diseño y aplicación de controles de caza, a fin de mantener el aprovechamiento dentro de límites sostenibles.
  - Cooperación con los propietarios rurales -pieza clave de la política de fauna estadounidense desde 1930-.
  - Con comunidades campesinas e indígenas.
  - Con los cazadores deportivos organizados.
  - Uso múltiple de la tierra y sus recursos, tales como el manejo simultáneo forestal-fauna silvestre (Dourojeanni 1990, MARNR 1995a), o la producción conjunta de animales domésticos y silvestres (Hernández Corso 1970, Ojasti 1970, Bucher 1989).
  - Planificación del manejo según los diferentes tipos de usuarios del recurso.
  - Ordenamiento de áreas destinadas a la producción y aprovechamiento de poblaciones silvestres.
  - Autofinanciamiento de los servicios de fauna por medio de reinversión de los fondos recaudados por concepto de licencias, servicios prestados, multas y remates.
- La política de fauna de algunos países no admite, sin embargo, aprovechamiento extractivo alguno de poblaciones silvestres y reduce los usos legales a la cría en cautiverio. Otras estrategias esenciales tanto en la preservación como en el uso sostenible de la fauna silvestre incluyen:
- Estrecha coordinación de políticas y acciones entre ministerios y otras instituciones oficiales que tienen competencia en el manejo de fauna y su hábitat.
  - Fundamentación del manejo de fauna en la investigación científica.
  - Regionalización que permite ajustar el manejo de fauna a las condiciones locales.

- Protección de la calidad de hábitat de la fauna silvestre.
- Educación y extensión ambiental a todo nivel.
- Servicios de información y relaciones públicas a fin de incentivar y orientar la iniciativa privada y la participación ciudadana.
- Consolidación de la cooperación con universidades, institutos de investigación, sociedades científicas y conservacionistas en investigación de la fauna y sus hábitats, asesoramiento técnico, educación ambiental y capacitación profesional y técnica.
- Actualización de la base legal y su oportuna aplicación.
- Guardería y control de la caza y comercio de la fauna y sus productos.
- Seguimiento periódico de las poblaciones explotadas y de las especies amenazadas.
- Fortalecimiento institucional.
- Formación y capacitación de los recursos humanos (Wetterberg 1978, Ojasti 1993, UICN 1993, UNEP 1993, FAO/PNUMA 1994, Flores 1995, MARNR 1995a, TCA 1995).

La viabilidad y utilidad de estas estrategias varía según cada escenario. Por ejemplo, una estrategia clave en la Amazonia es optimizar la producción sostenible de la selva primaria en pie, como una alternativa económica a la deforestación (Brack Egg 1994, CDEA 1992, TCA 1995).

#### **4.2.2 Políticas y estrategias internacionales**

Las políticas y estrategias internacionales orientan y refuerzan las nacionales, facilitan la identificación de las prioridades a escala mundial, fomentan la cooperación y coordinación entre países e instituciones y la difusión y análisis de nuevas ideas. Pueden agruparse en dos conjuntos:

**A. Tratados internacionales.** Los tratados o convenciones internacionales, una vez ratificados, forman parte de la legislación nacional, definen las políticas a adoptar y las estrategias a seguir enfatizando la cooperación mutua y las responsabilidades recíprocas entre los países parte. Entre tales acuerdos se destaca la Convención Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES), ratificada por casi todos los gobiernos, que determina la política en la materia a escala mundial. La convención clasifica las especies amenazadas en Apéndices I y II. Las especies en mayor peligro (Apéndice I) pueden ser exportadas solamente bajo circunstancias muy especiales (no comerciales) con el aval expreso de las autoridades administrativas y científicas tanto del país de origen como del de destino. Las del Apéndice II pueden ser objeto de comercio internacional bajo la supervisión de la Secretaría de CITES siempre y cuando la autoridad científica del país exportador pueda garantizar que el comercio no pone en peligro las poblaciones afectadas.

Otro tratado de gran actualidad es el Convenio sobre la Diversidad Biológica de 1992. Tiene por objeto «la conservación de la diversidad biológica, la utilización sostenible de sus componentes y la participación justa y equitativa en los beneficios que se deriven de la utilización de los recursos genéticos» y sirve de guía para la implementación de las políticas nacionales en la materia (UNEP 1993). A nivel subregional se destaca el Tratado de Cooperación Amazónica que abarca una extensión territorial de 7,5 millones de km<sup>2</sup> y propicia, entre otros, la conservación y el uso sostenible de los recursos bióticos de la Amazonia (TCA 1995). Otras convenciones definen el manejo conjunto de las especies migratorias, la conservación de humedales, etc. A los tratados ratificados se agregan los lineamientos internacionales de carácter más general, tales como los acuerdos de la reciente Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo, Río de Janeiro, 1992.

**B. Lineamientos de organizaciones internacionales.** Las políticas y programas de organizaciones como la Unión Mundial de Conservación (UICN), el Fondo Mundial de Vida Silvestre (WWF) y la Organización de las Naciones

Unidas para la Agricultura y Alimentación (FAO), sin ser vinculantes, contribuyen en la orientación y coordinación de las políticas nacionales. Los enunciados rectores de la Unión Mundial de Conservación, tales como la Estrategia Mundial de Conservación (UICN 1980), Cuidar la Tierra (UICN 1993) y diversos planes de acción contribuyen a actualizar y armonizar las políticas de fauna a escala mundial y sugieren estrategias para su implementación. Mantiene además una activa política de consulta y gestión ante todos los gobiernos en pro de la conservación.

Por otra parte, la FAO, por medio de la Red Latinoamericana de Cooperación Técnica en Parques Nacionales, otras Áreas Protegidas, Flora y Fauna Silvestres, enfatiza el manejo de las áreas naturales protegidas y la fauna silvestre como recurso e instrumento del desarrollo rural. En tal sentido, produce y distribuye información técnica regional, organiza talleres para el intercambio de experiencias, diseño y coordinación de planes regionales, y fomenta el fortalecimiento institucional, capacitación del personal, pasantías y otras formas de cooperación técnica entre los países e instituciones de la región.

### 4.3 LEGISLACIÓN

La legislación en materia de fauna silvestre forma parte del derecho ambiental. Su finalidad es proteger el interés público, controlar el impacto humano sobre la fauna y asegurar a todos los ciudadanos el mismo acceso al recurso (Wing 1951). Formaliza en un texto legal la política nacional de fauna y orienta su aplicación fomentando las acciones deseables, reprimiendo las destructivas y desarrolla normas para la conservación y el uso sostenible y equitativo de la diversidad animal. La efectividad de las leyes depende de su ajuste a la realidad del campo, el conocimiento y aceptación por parte de la ciudadanía, de la intensidad de guardería, y de la actuación oportuna de los tribunales.

Ejercer un derecho ambiental equitativo es reto muy difícil en un escenario tan pluralista como el latinoamericano, donde la agresividad de alta tecnología se contrasta con las tradiciones milenarias de los pueblos nativos y donde está en juego el porvenir de la máxima biodiversidad mundial. A veces la complejidad de las

normas legales, que en buena fe se establecen para regular el uso de los recursos naturales, resulta excesivo para el ciudadano ordinario y conduce a prácticas al margen de la ley. Puede resultar también en el surgimiento de la figura del gestor, un intermediario por oficio entre el administrador y el usuario de la fauna. Esto entraba el manejo de fauna que requiere siempre una comunicación franca y directa entre el administrador del recurso y sus usuarios (Smith 1993). También se dan controversias entre las normas legales que impone la sociedad moderna y las tradiciones del uso de la fauna por parte de los pueblos indígenas. El problema de fondo, sin embargo, es el escaso conocimiento y cumplimiento de gran parte de las disposiciones legales en América Latina.

Es obvio que el manejo de fauna debe ajustarse dentro del marco jurídico vigente. Por lo tanto, todo profesional que trabaja en manejo de fauna debe conocer bien la legislación ambiental y de fauna de su país y ser el primero en difundirla y respetarla.

La legislación ambiental varía ampliamente de un país a otro en cuanto a su estructura, orientación, grado de avance y nomenclatura (Fuller y Swift 1985). En cada país, se compone de un conjunto a menudo extenso y complicado, de instrumentos legales que representan varios niveles jerárquicos. Los instrumentos de menor rango deben fundamentarse siempre en el articulado de los superiores. En el caso de contradicciones, prevalece lo pautado por la ley de mayor jerarquía; si ambas son del mismo nivel, se sigue la más reciente. Las leyes y demás instrumentos jurídicos adquieren el carácter legal al ser divulgados en una publicación periódica editada por el estado para tal efecto. En términos generales, la jerarquización de los instrumentos legales obedece el siguiente patrón:

**1) Constitución.** La constitución es el instrumento legal rector de cada país. La constitución de Brasil, Colombia, Nicaragua, Costa Rica, Perú y Venezuela, entre otros, menciona explícitamente la conservación y el uso racional de los recursos naturales renovables.

**2) Código, ley marco, general u orgánica.** Son leyes de alto rango que establecen los principios jurídicos generales dentro de una temática amplia. En este contexto

se destaca la reciente promulgación de leyes del ambiente y de los recursos naturales renovables que establece el marco de referencia general del derecho ambiental, así como las pautas generales concernientes a la fauna en varios países (Bolivia, Brasil, Colombia, México, Nicaragua, Perú, Surinam, Venezuela, entre otros).

**3) Ley aprobatoria de tratados internacionales.** El texto original de los tratados y convenciones internacionales ratificados por la nación forma parte de la legislación y contribuye a compatibilizar y unificar las políticas y normas ambientales entre los países parte (Lyser 1985, TCA 1995). Los tratados más relevantes, desde el punto de vista del manejo de fauna neotropical incluyen:

- Convención para la protección de la fauna, flora y belleza escénica de los países de América; Washington, D.C. (1940).
- Convención internacional para regular la pesca de ballenas; Washington, D.C. (1946).
- Convención sobre humedales de importancia internacional, especialmente como hábitat de aves acuáticas; Ramsar (1971).
- Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres (CITES); Washington, D.C. (1973).
- Tratado de cooperación amazónica; Brasilia (1978).
- Convenio para la conservación y manejo de la vicuña; Lima (1979)
- Convenio sobre la diversidad biológica; Rio de Janeiro (1992).

**4) Leyes ordinarias.** Casi todos los países latinoamericanos cuentan con leyes especiales de fauna silvestre. Las más antiguas datan de principios de siglo y han sido enmendadas en varias oportunidades. Otras, promulgadas recientemente, son leyes de conservación de fauna que superan las leyes de caza de antaño. Esta nueva generación de leyes está orientada a la protección,

restauración, fomento y manejo programado de la fauna silvestre. Además de regular el aprovechamiento, éstas contemplan el ordenamiento de áreas para el resguardo y producción de la fauna, conservación y mejoramiento de sus hábitats, programas de inventario y seguimiento, diversas modalidades de participación ciudadana, consejos nacionales de fauna silvestre, orientación e incentivos para la producción de especies silvestres en el campo y en cautiverio, y mecanismos para la generación de fondos para la investigación y administración de la fauna. La reciente ratificación del Convenio sobre la Diversidad biológica establece nuevos retos para la legislación de fauna. Además de la ley de fauna silvestre, el manejo del recurso se sustenta parcialmente en otras, tales como las del ambiente, forestal, biodiversidad, pesca, ordenamiento del territorio, indigenista, desarrollo rural, biocidas, leyes penales, etc.

Los borradores de leyes los redacta, por lo general, un comité de especialistas nombrado para tal efecto, a solicitud del Poder Legislativo. Luego, previa consulta y análisis de las comisiones pertinentes del Poder Legislativo, el Congreso de la República los discute, reorienta, somete a consulta pública y finalmente promulga la ley. Los profesionales en fauna silvestre son los más indicados para participar en este proceso, aportando datos, criterios y opiniones, en aras de producir una legislación óptima para las circunstancias actuales y las décadas venideras.

**5) Decreto.** Los decretos son instrumentos jurídicos promulgados por el Presidente de la República en representación del Ejecutivo Nacional, usualmente para aplicar y normar las leyes pre-existentes. Las declaratorias de áreas naturales protegidas y los reglamentos se producen normalmente por decreto. La ley de fauna silvestre, por ejemplo, fija los principios legales en la materia mientras que el reglamento correspondiente establece la normativa específica en cada caso.

**6) Resolución.** Las resoluciones son instrumentos de menor jerarquía, fundamentados en leyes y decretos vigentes, elaborados usualmente por el mismo despacho que los ejecuta, tal como el servicio de fauna, y emitidos por el ministro a cargo de los recursos naturales renovables. Establecen pautas y procedimientos para

casos puntuales y pueden ser transitorias, tal como las vedas perentorias o las temporadas anuales de caza.

#### 4.4. ADMINISTRACIÓN

Evaluar alternativas, tomar decisiones, diseñar estrategias y procedimientos, dirigir y supervisar acciones concretas en el campo son esenciales para el manejo de fauna a cualquier escala (Beltrán 1966, Giles 1978, Harris y Kochel 1981, Riney 1982). Esta función gerencial ejecuta la política nacional de fauna. Está a cargo de una dependencia oficial organizada para tal efecto, que denominamos genéricamente el servicio de fauna. Se ubica tradicionalmente en el ministerio de agricultura, pero a consecuencia de la reciente creación de los ministerios del ambiente y los recursos naturales renovables o equivalentes en varios países, forma parte de tales ministerios en Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, México, Nicaragua, Surinam y Venezuela, entre otros. Salvo contadas excepciones, el servicio de fauna es una dependencia de bajo rango -entre división o departamento y dirección- con limitada capacidad de decisión y vinculada con la administración forestal, de áreas silvestres protegidas, y de la pesca. En algunos países latinoamericanos, la fauna silvestre y acuática se administran conjuntamente.

La administración de fauna es una actividad interdisciplinaria. Constituye un importante mercado de trabajo para biólogos, ingenieros de recursos, forestales y agrónomos e incluso veterinarios y abogados interesados en fauna silvestre. De hecho, requiere los servicios de los profesionales más destacados y motivados, por el efecto multiplicador de los aciertos y errores cometidos en el tope para la realidad del campo.

##### 4.4.1 Administración de fauna en sentido estricto

La misión primaria de la administración de la fauna silvestre fué controlar la caza por medio de una oficina que elaboraba las normas, expedía licencias, llevaba estadísticas, ejercía controles y aplicaba las sanciones de rigor (Beltrán 1966, Schuerholz y Mann 1979). Estas funciones siguen siendo la esencia de la administración

de fauna, que se orienta ante todo al manejo de la gente. Además surgen muchas otras funciones no menos importantes:

- Planificación y actualización de la política de fauna y sus instrumentos legales y técnicos, a fin de ajustarlos a los acelerados cambios que experimenta la sociedad latinoamericana.
- Selección y ordenamiento de áreas naturales destinadas especialmente para el manejo fauna.
- Planificación, realización y supervisión de programas preservación, restauración, fomento, aprovechamiento y control, así como la promoción, diseño, seguimiento y evaluación de los planes de manejo y proyectos piloto con valor demostrativo y efecto multiplicador.
- Consultoría en derecho ambiental para diversos trámites administrativos y penales.
- Coordinación de programas y operativos con otros entes oficiales competentes en fauna silvestre, su hábitat y el entorno socioeconómico.
- Participación en el desarrollo y pleno cumplimiento de los tratados internacionales, tales como CITES, Ramsar y el Convenio Sobre la Diversidad Biológica.

La administración de fauna suele contar con amplias facultades para el manejo directo del recurso. En cambio, las alteraciones de los hábitats, que ejercen efectos más duraderos sobre la fauna, escapan a menudo de su competencia y control. Por eso se recomienda orientar la defensa del hábitat de la fauna nativa al asesoramiento de las entidades oficiales a cargo de la planificación del desarrollo, uso de la tierra y demás recursos (Schuerholz y Mann 1979, MARNR 1995a).

##### 4.4.2 Promoción de la participación ciudadana

Los lineamientos técnicos del **manejo de fauna pueden convertirse en realidad a medida que cuenten con el apoyo y la participación de la colectividad**. Una vía para fomentarla la ofrece la educación y extensión ambiental (Beltrán 1966, Wetterberg 1978, UICN 1993).

La concientización sobre los múltiples valores de la fauna silvestre y sobre la importancia de su conservación es necesaria a nivel de los usuarios primarios en el campo, propietarios rurales, cazadores deportivos, educadores, así como la dirigencia política y económica, que toma las grandes decisiones sobre los destinos del país. Los servicios de fauna cuentan con la base de datos y la vocación natural para esta labor, que puede y debe ser compartido con el sistema educativo nacional, los ONGs conservacionistas y la empresa privada.

Los **medios de comunicación social** pueden constituir un valioso aliado en la educación ambiental. Sin embargo, muchos de los titulares que genera la fauna silvestre en nuestro medio son negativos. La prensa suele denunciar las deficiencias y errores de los servicios de fauna, pero pasar por alto sus esfuerzos y méritos. Esto desacredita la institución ante la opinión pública y desestimula su personal. Por eso conviene difundir también la labor de los servicios de fauna y los logros alcanzados por medio de boletines de prensa.

La promoción de participación ciudadana, en el espíritu de los acuerdos de la Conferencia sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo de Río de Janeiro, requiere también servicios de fauna con una disposición abierta para el diálogo constructivo, así como una política de estímulo para motivar la cooperación voluntaria de diversos sectores de la sociedad a fin de concretar las mejores opciones para la conservación y fomento de la fauna.

#### **4.4.3 Investigación**

Toda decisión de manejo debe fundamentarse en una documentación biológica y socio-económica confiable. Si la información disponible resulta insuficiente, hay que recurrir a la investigación, que constituye una herramienta básica de administración de fauna.

¿Qué y cuánto hay que saber de una población u otro ente natural para iniciar su manejo, especialmente si se trata de un uso extractivo? Los más cautelosos exigen un conocimiento exhaustivo o «total» del renglón a manejar. En cambio, los partidarios de acciones inmediatas sostienen que los conocimientos actuales permiten, en la mayoría

de los casos, un manejo experimental; el seguimiento del mismo generaría información para un manejo más permanente. Esta disparidad de opiniones es explicable: La probabilidad de éxito de un plan suele ser proporcional al conocimiento del tema, pero al mismo tiempo el daño ocasionado por la demora -mientras se investiga- puede ser mayor que el que resultaría de una decisión equivocada. Es evidente que en cada caso particular debe sopesarse las opciones de éxito y los riesgos de las diferentes alternativas, así como la demanda de información esencial.

El objetivo de toda investigación vinculada con la administración de fauna es encontrar soluciones plausibles a los problemas de manejo. Esta prioridad es particularmente relevante en América Latina, donde hay muchos problemas urgentes por resolver y pocos recursos humanos y materiales para hacerlo. Puede abarcar investigación básica, tales como inventarios nacionales de fauna silvestre, y básica orientada, pero la demanda principal reside en la investigación aplicada a las especies amenazadas y a las sometidas a manejo.

A semejanza con la educación ambiental, la investigación de fauna se puede compartir entre el servicio de fauna, las universidades y otros centros de investigación, sociedades conservacionistas, la empresa privada, etc. Esto sugiere también la necesidad de planificar una política nacional de investigación de fauna silvestre, con miras a coordinar esta actividad y estimular las iniciativas hacia la solución de los problemas prioritarios. A menudo conviene concentrar la investigación más básica en las universidades (donde se contribuye al mismo tiempo con la formación profesional), mientras que el servicio de fauna está a cargo de levantamientos más rutinarios (Schuerholz y Mann 1979, MARNR 1987).

La investigación aplicada al manejo de fauna debe sustentarse en el método científico, alcanzar el máximo nivel técnico compatible con los objetivos y los recursos disponibles y publicarse. Empero, difiere de la investigación académica tradicional en varios aspectos: 1) La investigación no es el propósito sino una herramienta de manejo, y sus objetivos y metas vienen dados por los problemas prioritarios de este último; 2) Por lo general es investigación extensiva (es decir atañe a animales dispersos

en grandes áreas), que afecta los métodos a emplear y su precisión, están sujetas a limitantes estacionales y pueden involucrar apreciables esfuerzos físicos; 3) Se realiza a menudo en medio de conflictos de intereses entre diferentes sectores de la sociedad; 4) El investigador es co-responsable de las decisiones que se derivan de sus resultados, las cuales afectan los intereses de diferentes sectores; 5) Los costos no pueden exceder los beneficios esperados del plan de manejo a largo plazo, lo cual limita los esfuerzos realizables y la precisión de los resultados.

#### 4.4.4 Guardería

La guardería de fauna tiene por finalidad asegurar el fiel cumplimiento de las normas legales y técnicas de manejo. Es una medida de efecto inmediato y puntual que debe completar siempre la educación y conscientización ambiental. Su necesidad es particularmente apremiante en el caso de pequeñas poblaciones amenazadas que pueden ser diezmados por uno o pocos cazadores furtivos.

En la mayor parte de los países, esta función está a cargo del servicio de fauna, a menudo en cooperación con cuerpos policiales o militares (Ojasti 1993). Contempla patrullajes en el campo, control en puestos fijos a lo largo de carreteras o ríos, áreas naturales protegidas y aduanas e inspecciones del comercio e industria relacionadas con la fauna silvestre. Abarca tanto la función de instruir al público sobre las normas vigentes como la represión de las prácticas ilegales. La simple presencia de la guardería en el campo ejerce a menudo un efecto disuasivo. El personal de guardería verifica que toda utilización o comercio de la fauna concuerda con las disposiciones vigentes y es competente también en materia de armas de caza. Al detectar una infracción, se levanta un expediente y se cita al presunto infractor para presentarse en la dependencia administrativa para el procesamiento definitivo del caso y la aplicación de las sanciones pertinentes. Planes operativos y prioridades preestablecidas aumentan la efectividad de la guardería. Según la política adoptada por el servicio de fauna de Venezuela, todo funcionario del despacho o guardafauna debe actuar como tal al detectar una infracción.

Según consenso de muchos autores (Gallizioli 1970, Hernández Corso 1970, Coimbra-Filho 1977, Lemke 1981,

Ojasti 1984, Ojeda y Mares 1984, Terborgh et al. 1986, entre otros), la guardería es la función más deficitaria de la administración de fauna en América Latina. Es paradójico que todos reconocen la apremiante necesidad de la guardería, pero pocos están motivados para ejercerla. La función policial de la guardería no agrada a los profesionales de la biología y áreas afines. Por otra parte, los cuerpos policiales o militares a cargo de la guardería de fauna carecen de formación para esta labor y suelen darle poca importancia. De hecho, la guardería implica privaciones personales, situaciones tensas con usuarios ilegales y a veces intentos de soborno o demandas contra el funcionario. Por eso, los servicios de fauna deberían acreditar y recompensar debidamente los esfuerzos de su personal de guardería y ofrecerles todo el entrenamiento y apoyo, logístico y político, que requiere su labor. Además de guardas oficiales se pueden acreditar guardafaunas *ad honorem*, a fin de compartir esta tarea con la sociedad. De hecho, uno de las funciones clave del manejo comunitario de la fauna lo constituyen los vigilantes nombrados por las mismas comunidades (Anónimo 1996, Bodmer et al. 1997).

#### 4.4.5. Desarrollo institucional

Pocos servicios de fauna cuentan con una capacidad técnica cónsona con sus múltiples tareas. Por eso, uno de los objetivos de los servicios de fauna, en este momento histórico y a la medida de los fondos disponibles, es fortalecer su propia capacidad. Esto implica, en primer lugar, optimizar la eficiencia del servicio para atender debidamente al recurso y a la sociedad, en lugar de una simple expansión de la nómina, valiéndose de un cuidadoso proceso de planificación: Diseño de las funciones prioritarias y de un organograma jerárquica eficiente y la constitución de las unidades organizativas o equipos de trabajo responsables de cada área o tarea específica, tal como un servicio regional, un área protegida o programa. Dos modelos alternos para tal estructuración son por funciones, tales como planificación, administración, investigación, educación, o por recursos (caza deportiva, especies comerciales, fauna acuática, áreas protegidas). Los organogramas existentes suelen ser combinaciones de las dos opciones. Por ejemplo, las direcciones del servicio de fauna de Venezuela son Manejo de Fauna Terrestre, Manejo de Fauna Acuática, Especies



Comerciales, Áreas Naturales Protegidas, Servicios Técnicos, Vigilancia, y Proyectos Especiales.

En cuanto a la estructura vertical, las opciones usuales son de «línea», si sólo el director decide las acciones, o de «línea y asesoría», cuando el director consulta las decisiones de mayor envergadura con un cuerpo de asesores, tal como las comisiones nacionales de fauna silvestre instaurados en varios países (Schuerholz y Mann 1979).

La capacitación del personal es otro aspecto esencial. Hoy en día hay profesionales interesados en trabajar en administración de fauna. La formación de técnicos especializados, en cambio, parece más deficitaria. Además hace falta capacitar personal en las funciones específicas del manejo de fauna -incluyendo distintas habilidades para el trabajo de campo- por medio de un adiestramiento organizado por el mismo servicio, programas de postgrado, pasantías, cursos intensivos de actualización, etc. Un salario decente y un ambiente laboral estable, participativo, estimulante y con espíritu de equipo son igualmente importantes, en aras de asegurar grupos de trabajo permanentes. Se requiere también un balance óptimo entre la verticalidad propia de la administración pública y la creatividad y espontaneidad de su personal. A esto se agrega la necesidad de una infraestructura y apoyo logístico idóneos, en primer lugar vehículos rústicos, equipo de campo, de comunicación y acceso a equipos de computación, bibliografía básica y material cartográfico y demás servicios de apoyo.

#### **4.4.6 Captación de fondos**

El rendimiento de un servicio de fauna depende estrechamente de su presupuesto. El monto y la distribución interna del mismo determinan el avance de diferentes programas, la nómina del personal y su capacidad operativa. La estrechez de la partida de viajes y viáticos es a menudo el limitante principal de los servicios de fauna. El mantenimiento de la dotación presupuestaria actual resulta difícil en varios países, mientras que cualquier expansión de servicios demanda un financiamiento aún mayor. Sin embargo, incrementos sustanciales del presupuesto ordinario son poco probables, porque la administración de fauna compite con muchas otras

necesidades. Por eso hay que recurrir a fuentes externas de financiamiento.

A veces se pueden captar subvenciones de los organismos internacionales, especialmente para proyectos de alto contenido conservacionista o de desarrollo sostenible. Otra opción es lograr que el estado adjudique al servicio de fauna los ingresos generados por las licencias de caza, multas, remates, tarifas por servicios prestados, venta de publicaciones, etc., para ser revertidos en la consolidación y expansión de las actividades del despacho. Empero, esta estrategia debe aplicarse con prudencia para que la captación de fondos no se convierta en un objetivo, en detrimento de las funciones primarias del servicio. Se sabe, por ejemplo, que un fuerte aumento del costo de licencias tiende a disminuir el número de cazadores legales y aumentar el furtivismo.

#### **4.4.7. Regionalización**

Los servicios de fauna de los países latinoamericanos son usualmente centralizados. Si bien los calendarios de caza pueden reflejar diferencias locales, las oficinas del interior ejecutan siempre programas diseñados en la capital. En Argentina, sin embargo, el régimen federal habilita a los gobiernos provinciales para reglamentar libremente la caza y pesca dentro de su jurisdicción.

Los servicios provinciales, conjuntamente con el federal, se ocupan de la protección y control, de una manera similar a la de los Estados Unidos (FAO/PNUMA 1994). Otros países están implementando medidas en este mismo sentido, en conformidad con la política general hacia la descentralización, y por las realidades contrastantes entre diferentes partes del mismo país -como el centro donde reside el grueso de la población y sector amazónico despoblado- que demandan políticas distintas y basadas en el consenso local (TCA 1995). En este orden de ideas, el Departamento de Vida Silvestre Central de Brasil comparte planes y competencias con los Secretarios Estatales de Medio Ambiente, y en Colombia, la Subdirección de Fauna lo hace con las Corporaciones Autónomas Regionales (Gómez Cely et al. 1994, Alho 1995). Planes semejantes se adelantan también en Bolivia, Perú y Venezuela, entre otros.

La regionalización favorece a las políticas y programas participativos, ajustados a la realidad local y a las aspiraciones de la población. Por otra parte, la disparidad de normas entre los estados o provincias, que resulta de la regionalización, resta coherencia a la política nacional de fauna. Puede propiciar también politiquería local en detrimento de la fauna y el contrabando interno que debilita las políticas estatales (Ojeda y Mares 1982, FAO/PNUMA 1994). La regionalización requiere también más personal y mayor capacidad de gestión de los servicios del interior, así que su implementación requiere tiempo, planificación y cautela (MARNR 1995a).

## 4.5 PLANIFICACIÓN

La planificación es un proceso razonado de evaluación de alternativas y toma de decisiones a fin de alcanzar determinados objetivos, proyectados hacia el futuro. Es parte de todo quehacer humano y se lleva a cabo a diferentes escalas temporales, espaciales y jerárquicas. De esta manera, la planificación ambiental forma parte del plan de la nación y al mismo tiempo conforma el marco de referencia de la planificación de la fauna silvestre. El alcance espacial de los planes de manejo de un taxón varía a su vez desde un fundo o refugio hasta el mundo entero. El plazo de ejecución o vigencia de un plan puede ser largo -del orden de una o más décadas-, mediano o corto, a menudo un año o menos. Empero, un lapso que es largo para conejos o palomas puede resultar muy corto para la recuperación de tortugas marinas o hábitats deteriorados.

Una acertada planificación contribuye a jerarquizar e integrar planes y acciones, definir prioridades, prevenir las necesidades futuras, minimizar errores y conflictos, erradicar los vicios acumulados por la inercia institucional, incluyendo la duplicidad y la dispersión de esfuerzos, y optimizar el uso de los recursos disponibles. Es vital, justamente ahora, para consolidar los servicios de fauna, reorientarlos en las políticas inspiradas en la integración de la conservación y el desarrollo, y para irnos preparando para los nuevos desafíos de la expansión demográfica en las próximas décadas.

### 4.5.1 Planificación a nivel macro o institucional

La planificación a macroescala y a largo plazo, tal como la de un servicio de fauna (Schuerholz y Mann 1979, MARNR 1987) o de un sistema de áreas protegidas (Moore y Ormazábal 1988), es una actividad voluminosa, compleja, y, hasta cierto punto, continua. El diseño de las estrategias nacionales de diversidad biológica, incluyendo su parte diagnóstico o el estudio del país, ofrece un ejemplo de gran actualidad de este caso (UNEP 1993). Está a cargo de un equipo de trabajo, a menudo en forma de un comité asistido por órganos de consulta en representación de diversos especialistas y el interés público y local. Como paso previo, se diseña un «plan de planificación» que define los objetivos, alcances, y demás términos de referencia de la tarea, su base legal y ubicación dentro de planes de mayor jerarquía, el equipo humano responsable y sus atribuciones, la metodología, mecánica del trabajo, cronograma y presupuesto. La planificación se realiza por etapas secuenciales, a veces recurrentes, que se esbozan a continuación aplicando los lineamientos de Anderson y Hurley (1980). Estos autores enfatizan la visión de conjunto que puede lograrse identificando primero las líneas globales para ir desglosando y afinando los detalles a medida que avanza la planificación.

**A. Evaluación de la unidad de planificación.** El primer eslabón del proceso es el reconocimiento y la evaluación de la unidad objeto de la planificación, es decir la recopilación, ordenamiento y análisis de toda la información relevante sobre la misma, enfatizando la oferta y demanda, actual y futura así como la falta crítica de datos esenciales. Las tendencias futuras se extrapolan de las actuales, a veces valiéndose de modelos de simulación. En el caso de la fauna silvestre, la oferta significa el estado de las poblaciones animales y sus hábitats, mientras que la demanda la conforman los usos y las expectativas de diversos grupos humanos. La demanda pública se puede aproximar desde las estadísticas de uso, encuestas y consultas directas en diferentes sectores. El análisis de esta información y la comparación de la oferta y la demanda revela los problemas, riesgos y necesidades y culmina en la identificación de un conjunto de metas y objetivos potenciales o alternativas para la planificación global. Una de las opciones más frecuentes es «no hacer

nada». Esta puede ser a veces la más acertada para atender primero los casos más urgentes.

**B. Selección de metas y objetivos.** En esta etapa se comparan las metas y objetivos potenciales, a fin de decidir las opciones a desarrollar. Esto implica sopesar las ventajas y limitaciones, viabilidad y consecuencias probables de cada alternativa y su relevancia ecológica, política, social y económica (Harris y Kochel 1981, Parra Pardi 1987). Algunas alternativas se descartan por no viables o contradictorias o bien puede plantearse la satisfacción parcial de una meta. El trabajo de equipo, criterios de selección bien definidos, consultas con diferentes sectores de la sociedad, análisis de sistemas y demás herramientas técnicas facilitan la comparación entre las alternativas y la toma de decisiones objetivas y acertadas que resultan en un listado de metas y objetivos seleccionados, que conforman el producto de la segunda etapa.

**C. Diseño de estrategias y programas.** Una vez escogidos las metas y objetivos a abordar se debe resolver cómo alcanzarlos. En este orden de ideas se identifican y analizan los problemas que atañen a cada uno de los objetivos y metas y se postulan las estrategias para solventarlos. De esta manera se pasa a la planificación de segundo nivel, es decir de los programas o proyectos individuales, conducentes al logro efectivo de los objetivos seleccionados. El diseño de planes de manejo ilustra la mecánica de este proceso.

**D. Establecimiento de prioridades.** Todas las estrategias y programas concebidos arriba no pueden ser llevados a la realidad, al menos de inmediato, por las limitaciones de la capacidad operacional. Esto obliga a definir prioridades en función de la urgencia y significado de diferentes objetivos y programas. A fin de lograr una mayor objetividad en la asignación de prioridades sobre la base de valores relativos se utilizan índices, matrices y análisis de beneficio/costo (Venezuela 1973, Giles 1978, Schuerholz y Mann 1979, Anderson y Hurley 1980, UNEP 1993). Una técnica útil en este contexto es la ponderación de objetivos. Cada evaluador califica los objetivos propuestos asignando pesos, dentro de una escala numérica, para una serie de criterios

preestablecidos. La suma de los puntajes establece los objetivos y programas prioritarios. El producto de esta etapa es el programa institucional o el plan de acción de carácter global.

**E. Ejecución del plan.** La realización de las actividades programadas y el cumplimiento de los respectivos objetivos es la razón de ser de la planificación. Su producto son los resultados.

**F. Seguimiento y evaluación.** El seguimiento tiene por objeto constatar el avance del trabajo conforme a los planes y orientarlo según la experiencia que se obtiene sobre la marcha. La evaluación compara los resultados con los objetivos a fin de indagar sobre el cumplimiento de éstos. La continuidad del financiamiento del proyecto está a menudo condicionando al cumplimiento de los objetivos. Si los resultados no satisfacen los objetivos se averigua por qué y se proponen los correctivos pertinentes. La evaluación puede aconsejar también la reestructuración de los objetivos, estrategias o prioridades, a fin de corregir las deficiencias y maximizar la relación beneficio/costo. Una evaluación periódica de todos los programas es fundamental para actualizarlos y encarar las nuevas realidades.

#### *4.5.2 Diseño de planes de manejo*

La programación institucional o un plan de acción de mayor alcance consta generalmente de un sistema de programas de carácter permanente y proyectos a ser ejecutados en un plazo perentorio. Estos pueden ser planes administrativos, de desarrollo, investigación, extensión o guardería, o planes de manejo de poblaciones o áreas específicas. Sus metas y objetivos se desprenden generalmente de la planificación a nivel superior, por lo cual se insertan al nivel C de la secuencia anterior (4.4.1). Cada una de estas actividades requiere planificación, por lo general a microescala. Existen varios esquemas y enfoques para tal efecto, según el tipo de actividad y los estilos institucionales. Por ejemplo, los bloques principales del formato de la FAO (1990) y de algunas otras organizaciones internacionales son: 1) antecedentes, 2) justificación, 3) objetivos de desarrollo (la finalidad a largo plazo), 4) objetivos inmediatos, 5) insumos y 6) riesgos.

Cada objetivo inmediato -que debe ser alcanzado por medio del proyecto- implica uno o más resultados concretos; el alcance de cada resultado esperado requiere, a su vez, actividades capaces de transformar los insumos (personal, trabajo, fondos, equipos) en resultados.

La tarea de planificación más frecuente del manejador de fauna suele ser el diseño de planes de manejo de poblaciones y áreas concretas. Un plan de manejo expresa los objetivos del plan, las características del área y del recurso, las actividades a realizar y las técnicas a emplear a fin de alcanzar los objetivos. Los requisitos materiales para un plan de manejo son un área adecuada con poblaciones de animales silvestres, técnicas de manejo y una demanda socioeconómica que justifica el esfuerzo (Hofmann et al. 1983). **Los planes de manejo conforman la columna vertebral del manejo exitoso de todos los recursos naturales renovables.** También son requisitos legales para el aprovechamiento de la fauna en varios países, especialmente con fines comerciales. Por lo general, un profesional o técnico elabora el plan de manejo en cooperación con la persona, institución o grupo interesado en el mismo. Después, un ente evaluador examina y reorienta el borrador del plan hasta lograr la versión aprobada. Los planes de manejo de una población varían en extensión y complejidad, pero suelen incluir los siguientes componentes:

**1) Título, autor, fecha y duración:** Conviene un título corto y explícito que identifique la especie, el área y el propósito del plan.

**2) Persona o ente responsable:** Debe identificarse con claridad qué persona u organización pública o privada propone el plan y asume la responsabilidad de su ejecución.

**3) Presentación:** Ofrece una idea general del plan: sus objetivos, duración, beneficiarios y resultados esperados, promocionando su significado y valor.

**4) Objetivos:** El propósito que persigue el plan. Aquellos deben ser específicos, concisos, realistas, verificables, compatibles con el recurso y el área y limitarse a tres o menos.

**5) Justificación:** Los motivos que generan el plan y respaldan su objetivo general (protección, uso o control), tales como su utilidad, urgencia, sostenibilidad, viabilidad, proyección social o conservacionista.

**6) Marco conceptual:** Presentación de las premisas, fundamentos e hipótesis biológicos, sociales y económicos en que se sustenta el plan, enfatizando aquéllos de mayor relevancia para el plan y opción de manejo. En el caso de manejo con fines de rescate y restauración es procedente la identificación tentativa de las causas del deterioro y la postulación de medidas para solventar la situación.

**7) Base legal:** Los artículos de las leyes y resoluciones que sustentan las actividades contempladas en el plan.

**8) Diagnóstico:** Caracterización y análisis de los componentes a manejar.

- **Área y hábitats:** 1) La denominación, tipo (fundo, reserva, tierra comunal, coto de caza, etc.) y propietario o persona responsable de la unidad de manejo, así como su ubicación, vías de acceso, extensión, límites y divisiones internas; 2) Los usos de la tierra, la carga de pastoreo, tipo y extensión de cultivos -cuando procedente-, tipos de hábitat y su extensión, disposición espacial y la presencia de cuerpos de agua; 3) Análisis de la calidad, extensión y continuidad de los hábitats aptos para la especie, la identificación de sus tendencias y deficiencias así como sugerencias para el manejo de hábitats.

- **Recurso a manejar:** 1) Resumen de la información biológica básica sobre la especie (ecología, requerimientos de hábitat, alimentación, reproducción, productividad, movilidad, hábitos sociales) destacando los aspectos relevantes para la opción de manejo seleccionado, así como las lagunas críticas de conocimiento. 2) Evaluación del estado actual de la población en cuanto a su abundancia, estructura, ubicación espacial en la unidad de manejo, su problemática, condición y tendencia en comparación con la población deseable y la capacidad de carga.

- **Población humana:** 1) La ocupación humana de la unidad de manejo, su condición (propietarios, empleados, ocupantes ancestrales, pisatarios, colonos) y medios de

vida principales; la población humana en el área de influencia de la unidad de manejo. 2) El personal residente vinculado con el plan: el responsable local y el personal técnico, de guardería, cazadores y obreros. 3) Los beneficiarios directos e indirectos del plan, el tipo y magnitud de los beneficios esperados y los pobladores locales que pueden verse perjudicados por el plan. 4) Las actitudes y expectativas de los lugareños en cuanto a la fauna silvestre en general y este plan en particular.

**9) Plan de trabajo:** La programación de las actividades a desarrollar escalonadas por etapas, a menudo estacionales, repetibles de un año a otro y ordenadas en un cronograma que establece la secuencia y duración de cada actividad o etapa.

- **Manejo de hábitats:** 1) Estimar las necesidades reales del manejo de hábitats, la relación beneficio/costo de las alternativas para realizarlo y decidir las opciones a adelantar; 2) Poner en práctica el manejo, que puede implicar ajustes en otros usos de la tierra o bien obras específicas en el campo; 3) Instaurar un seguimiento de las respuestas a la manipulación del hábitat. La unidad de manejo puede ser también un criadero. En este caso, las actividades a adelantar aquí son el diseño del plan del criadero y la construcción de las instalaciones.

- **Manejo de poblaciones:** En conformidad con el objetivo general, el manejo puede centrarse en la protección y usos no consuntivos de la población (ver 7.1), la estimación y extracción de la cosecha sostenible, indicando el número, tipo y ubicación de los animales a cazar, la época y demás normas para tal efecto (7.2), o bien la reducción de la población con fines de control (7.3). En todos los casos se precisa el seguimiento de la población bajo manejo. Aquí puede tratarse también del plan operativo de un criadero.

- **Manejo de la gente:** 1) Orientar y supervisar el personal a cargo del plan. 2) Instruir a los lugareños sobre el plan, el por qué se está realizando, consultar con ellos sobre las maneras de llevarlo a cabo y, cuando sea posible, crear incentivos, a fin de lograr su aprobación y cooperación. 3) Implementar un plan de guardería cónsono con las necesidades del proyecto.

- **Investigación y seguimiento:** En algunos casos, esta actividad se limita a simples rutinas de seguimiento, mientras que otros pueden demandar un apreciable esfuerzo. 1) Constatar las necesidades de la información indispensable para la implementación del plan; 2) Fijar los objetivos específicos y las estrategias conforme a las prioridades operativas del plan; 3) Diseñar la metodología, planes de muestreo y procesamiento pertinentes a cada objetivo. Conviene desarrollarlos en tal grado de detalle que puedan ser realizadas de la misma manera, sea quien sea el investigador a cargo.

**10) Resultados esperados:** La proyección de los logros, beneficios, publicaciones y experiencias esperados como producto del plan, incluyendo las probabilidades de éxito y los riesgos previsibles.

**11) Análisis económico:** La viabilidad económica del plan radica en la relación beneficio/costo. Los costos son la **inversión** inicial en bienes permanentes, tales como la tierra, instalaciones y mejoras del hábitat, y **gastos de funcionamiento**, incluyendo personal (las funciones a cumplir, dedicación o tiempo laboral y la remuneración), viajes, materiales y suministros (gastos reembolsables) y servicios. Los **beneficios** del plan son los bienes y servicios generados y vendidos o el aumento de la producción agropecuaria por efecto del control de plagas. En un análisis económico de rigor, los costos y beneficios deberían ponderarse por el porcentaje del costo de oportunidad del capital (Nucete 1986, McNeely 1988).

Los planes de manejo con fines de uso extractivo, cría comercial en confinamiento o de control de plagas deben ser rentables (beneficio/costo > 1). Tales proyectos no deberían adelantarse si un análisis económico, incluyendo un estudio de mercado, predice un balance negativo, a menos que se trate explícitamente de planes experimentales. Los planes con alto contenido investigativo o conservacionista, en cambio, no pagan sus gastos a corto plazo, sino que requieren de un financiamiento en forma de subvenciones o préstamos. Este financiamiento se puede considerar como una inversión para la producción futura del recurso, siempre y cuando los resultados se apliquen al manejo, o se justifiquen por los valores intangibles de la conservación.

**12) Seguimiento, evaluación y reajuste:** El plan debe contar con rutinas de seguimiento a fin de verificar las respuestas poblacionales al manejo (Jones 1986, UNEP 1993) y mecanismos de evaluación periódica incluyendo 1) Evaluación interna de la marcha del plan y sus resultados y los reajustes menores para el año siguiente. 2) Evaluación interna y externa exhaustiva del proyecto a intervalos mayores (2 años o más) y la reorientación del plan según la experiencia y los escenarios cambiantes. De esta manera, esta etapa cierra el presente plan y retroalimenta el siguiente.

Los planes de manejo de áreas se asemejan a los de poblaciones, pero llevan una connotación más holística.

Los objetivos varían desde una estricta protección hasta un desarrollo rural. Pueden coincidir con las categorías de manejo de la UICN o las pautadas por la legislación nacional, o alcanzarse por medio de la zonificación interna de la unidad de manejo. La caracterización del área es exhaustiva y enfatiza los usos de la tierra, los ecosistemas presentes, las demandas recreacionales y demás expectativas de la población. Incluye también inventarios cualitativos de las comunidades faunísticas y a veces estimaciones de abundancia de las especies clave. Ripley (1980), Moore y Ormazábal (1988), McNeely et al. (1990), Barzetti (1993), Anónimo (1996) y Ponce (1996), entre otros, abordan esta temática en mayor detalle.

# 5

## ABUNDANCIA

### 5.1 ASPECTOS GENERALES

El componente de manejo más frecuente es una población de animales silvestres, aunque a veces se manejan gremios, tales como aves granívoras o patos, comunidades o ecosistemas, atendiendo así varias poblaciones conjuntamente. Una población perpetúa la especie y transmite su genoma en el tiempo. En una población mendeliana (definida con un criterio genético), todos los individuos tienen la misma probabilidad de aparearse con cualquier otro, sin importar su ubicación. Los miembros de una población también interactúan entre sí en el plano ecológico y conductual, que es de particular interés en el manejo de fauna. Un conjunto conoespecífico sin interacción, por ejemplo, individuos dispersos, restos de una población anterior, no constituye una población propiamente dicha, ya que no alcanzan a reproducirse, sino que son “muertos vivientes” (Janzen 1986).

Es de esperar que los individuos interactúen más con sus conoespecíficos más cercanos y cada vez menos con los más distantes. Empero, en un contexto ecológico, una población no se concibe como un gradiente sino como un parche. Conceptualmente se considera como unidad básica una población local o deme, donde existe una estrecha interacción entre sus miembros, pero menor contacto con otras poblaciones de la misma especie. Un conjunto de tales poblaciones semiaisladas constituye una metapoblación (Levins 1970, Hanski y Gilpin 1991), donde existe un cierto grado de dispersión entre las poblaciones locales; en el evento de una extinción local queda la posibilidad de recolonización del área vacante a partir de las poblaciones vecinas. Usualmente, sin embargo, se conoce poco sobre la configuración espacial de las poblaciones naturales. En la práctica, las poblaciones se delimitan más o menos arbitrariamente, por entidades políticas (países, estados, provincias, etc.), predios u otras

unidades espaciales de manejo o de investigación. De esta manera se puede hablar de la población total de patos ala azul (*Anas discors*) que nidifica en América del Norte y emigra a América del Sur, de la población de vicuñas del Perú, la de guácharos (*Steatornis caripensis*) de la cueva del mismo nombre en el oriente venezolano o de la población de caimanes de un fundo.

#### 5.1.1 ¿Por qué la abundancia es importante?

La abundancia (cantidad de individuos o de biomasa) es un atributo poblacional variable en el tiempo y el espacio, y es de singular importancia en el manejo de la fauna silvestre. Su estimación suele ser la tarea más frecuente en el manejo práctico porque: 1) indica el estado de una población en un momento dado, 2) permite compararla con otras poblaciones, 3) el seguimiento de la abundancia revela sus variaciones en el tiempo o la dinámica poblacional; se la emplea como criterio de 4) evaluación de la calidad de hábitat, 5) asignación de cuotas de cosecha o temporadas de caza, y 6) seguimiento de planes de manejo. Se presta también para 7) detectar los posibles efectos de la abundancia sobre diversos procesos poblacionales, y 8) sobre el hábitat, así como 9) las relaciones de capacidad de carga. Por eso, la estimación de abundancia no es un fin en sí mismo sino una herramienta versátil y valiosa en la toma de decisiones, en el seguimiento de planes de manejo y un criterio rector en muchas investigaciones poblacionales. Los datos sobre la abundancia de especies neotropicales son escasos y poco generalizables porque proceden de situaciones muy puntuales o de áreas protegidas.

En este orden de ideas, el propósito de esta sección es desglosar, ordenar y resumir la metodología básica que se emplea en la estimación de la abundancia de poblaciones silvestres y dilucidar sus premisas, alcances,

limitaciones y la idoneidad para diferentes tareas. El transfondo teórico y matemático de muchos tópicos queda, sin embargo, a cargo de los textos especializados (Cochran 1977, Eberhardt 1978b, Cormack et al. 1979, Burnham et al. 1980, Davis 1982, Seber 1982, White et al. 1982, Brownie et al. 1985, Pollock et al. 1990, Buckland et al. 1993).

### 5.1.2 Definición de terminología

Una población que permanece inalterada (sin natalidad, mortalidad o dispersión) durante el lapso que dure su estudio se denomina demográficamente cerrada; si alguno de los procesos señalados está operando, cambiando la abundancia, se la define como una población abierta (Seber 1982). Por lo general, cualquier población de fauna silvestre se comporta como cerrada en un lapso corto (horas, días) y como abierta en un intervalo largo (meses, años).

La abundancia se expresa en términos absolutos o sea el tamaño poblacional ( $N$  = número de individuos en la población) o densidad poblacional ( $D$  = número promedio de individuos por unidad de área), o por medio de índices de abundancia relativa (por lo general el número de animales o sus rastros detectados por unidad de esfuerzo). La biomasa poblacional es el producto del tamaño o densidad poblacional y el peso individual promedio. Esta última medida se emplea por ejemplo para evaluar el aporte de diversas especies en un ecosistema (Eisenberg 1980, Schaller 1983).

Toda población tiene en un momento dado un tamaño  $N$  y una densidad  $D$  reales, que casi nunca pueden determinarse con exactitud. Aplicando una metodología apropiada se obtienen, sin embargo, estimadores (o expectativas del estimador) de sendos parámetros,  $\hat{N}$  y  $\hat{D}$ , o índices proporcionales a éstos. Por lo tanto, surge la pregunta ¿Cuán “buenos” son los estimadores, hasta qué punto se aproximan a los parámetros verdaderos?

La discrepancia entre el parámetro y su estimador se denomina **sesgo**. Su magnitud y dirección dependen del método empleado y de su ejecución práctica. A menudo los conteos resultan incompletos, de tal forma que ciertos individuos pueden pasar desapercibidos, lo

cual a su vez depende de su comportamiento, la distancia, la visibilidad en el hábitat, la experiencia del observador, etc. Los resultados que arrojan varios métodos de estimación para una misma población pueden dar una idea de la dirección y magnitud del sesgo. Por ejemplo, los conteos nocturnos de caimanes con linternas revelan siempre un número mayor que los diurnos en los mismos sitios (Seijas 1986). No obstante, la única forma de cuantificar el sesgo es aplicar un determinado método en una población de densidad o tamaño conocido y comparar el estimador obtenido con el parámetro real.

Cuando se estima la abundancia por medio de un conteo directo y total de los individuos en un área conocida en un momento dado, denominado censo, el resultado es afectado solamente por el sesgo. En cambio, cuando el estimador se obtiene como promedio de una serie de muestras que se generaliza luego para toda la población, también hay que prestar atención a la precisión y exactitud.

La **precisión** es una medida del error de muestreo o de la dispersión de los valores muestrales alrededor del promedio y de la repetibilidad del muestreo y es proporcional a la varianza muestral. Ésta, a su vez, está relacionada con el arreglo espacial (o la disposición espacial) de la población, o sea, la ubicación de los individuos en el campo en relación con los otros. Se distinguen tres casos principales (Rabinovich 1980):

- El arreglo es aleatorio o al azar si la ubicación de cada individuo es independiente de la ubicación de los demás y de la posible heterogeneidad del hábitat, o sea, cada punto en el área tiene la misma probabilidad de estar ocupado.
- Es agregado cuando los animales tienden a asociarse en grupos y/o concentrarse en los parches más favorables de su hábitat.
- Es uniforme cuando los individuos tienden a maximizar las distancias entre sus vecinos y son más o menos equidistantes uno del otro.

El investigador no puede cambiar el arreglo espacial, que es un atributo natural de una población. Sin embargo,



puede mejorar la precisión del estimador seleccionando un tamaño o forma de parcela muestral que mitiga el efecto estadístico del arreglo espacial.

La **exactitud** es una medida del ajuste que se puede esperar entre el parámetro y su estimador, desde el punto de vista estadístico, o sea la probabilidad de que el valor del parámetro esté dentro del intervalo de confianza del estimador. La exactitud es proporcional al error estándar de la media (cociente entre la desviación estándar y la raíz cuadrada del número de muestras). De esta manera, la exactitud aumenta a la par con el número de muestras, pero no linealmente, sino en proporción a la raíz cuadrada del mismo. Sin embargo, un estimador exacto (con un estrecho intervalo de confianza) no es necesariamente confiable si se desconoce el sesgo del método.

La **eficiencia** de un método es una medida de la calidad de la información o exactitud lograda por un esfuerzo (tiempo, costo, etc.). El método más eficiente es aquel que con el menor esfuerzo produce un estimador con la exactitud necesaria. La eficiencia es un atributo muy deseable en la investigación aplicada.

### 5.1.3 ¿Qué método es el más indicado en un caso dado?

En conformidad con la singular importancia de la abundancia como criterio de manejo de poblaciones, se ha desarrollado muchos métodos para estimarla. La selección de uno o más métodos viables y apropiados para un caso particular es, por lo tanto, un paso fundamental e implica la consulta de varios criterios:

- **Objetivo.** El tipo y la exactitud del estimador de abundancia y el método más indicado para su estimación dependen, en primera instancia, de los objetivos del manejo. La investigación básica requiere usualmente una exactitud mayor que en el manejo rutinario. Asimismo los objetivos pueden indicar la fecha para la cual se precisa el estimador.
- **Especie.** El método a emplear depende de la detectabilidad de los animales en el campo, incluyendo el tamaño corporal, coloración, período de actividad, vocalización, distancia de escape, capturabilidad, hábitos

sociales y otros atributos morfológicos y conductuales, así como su selección de hábitats.

- **Población.** Hay que tomar en cuenta ante todo la abundancia general de la especie en el área, el arreglo espacial, las concentraciones locales y si la población está afectada por la caza.
- **Hábitat.** La visibilidad en el terreno condiciona en buena medida la factibilidad de los métodos directos. Este factor, la transitabilidad e incluso la extensión de algunos hábitats puede variar en el tiempo y suele determinar la época más indicada para el conteo.
- **Escala.** El tamaño del área que ha de cubrir la estimación de abundancia tiene que considerarse a la hora de decidir el método. Estimar la abundancia de una población en un fundo y en un estado son dos tareas bien distintas.
- **Costo.** Los costos (tiempo, personal, fondos, logística) de la estimación de abundancia son proporcionales al tipo de estimador y su exactitud, pero al mismo tiempo deben guardar relación con los beneficios esperados del plan de manejo. La escasez de tiempo y de recursos afecta casi siempre la calidad de los estimadores que pueden lograrse.

La Tabla 5.1, diseñada en forma de clave, demuestra cómo la orientación del manejo y el tipo de animal pueden asociarse con el método de estimación de abundancia más indicado

Los métodos de estimación poblacional pueden arrojar resultados válidos si se cumplen determinadas premisas; ignorarlas puede resultar en estimadores muy sesgados. Las premisas básicas para hacer inferencias válidas a nivel poblacional a partir de un conjunto de muestras contemplan que 1) cada individuo tiene la misma probabilidad de ser muestreado y que 2) la inclusión de un individuo sea independiente de la inclusión de cualquier otro. Los métodos que contemplan menos premisas o que son poco afectados por el incumplimiento de las mismas se denominan robustos. Usar el método que permita alcanzar los objetivos con el sesgo mínimo y la exactitud deseada por el menor costo es una de las reglas

**Tabla 5.1.** Algunos criterios de selección de métodos de uso frecuente para la estimación de abundancia poblacional según la orientación del manejo, tipo de animal y atributos poblacionales.

1a Los animales presentan grandes concentraciones	2
1b No hay grandes concentraciones de animales	3
2a Conteo total de individuos factible	Conteo directo
2b Conteo de nidos la opción más factible	Conteo de nidos
3a Manejo a pequeña escala o intensivo	4
3b Manejo a gran escala o extensivo	7
4a Animales detectables visualmente	5
4b Animales poco detectables visualmente	Trampeo, marcado y recaptura, rastros
5a Manejo intensivo para uso sostenible	6
5b Manejo intensivo proteccionista	Identificación y conteo individual
6a Animales dispersos en grandes extensiones	Transectos
6b Animales concentrados en hábitat específico	Conteo directo
7a Seguimiento poblacional en general	8
7b Seguimiento de usos y sus impactos	9
8a Animales grandes en hábitats abiertos	Conteo aéreo
8b Animales de menor porte o en áreas boscosas	Índices de abundancia relativa
9a Caza deportiva legal	Estadísticas de caza
9b Caza de subsistencia	Caza/unidad esfuerzo

más útiles en este contexto. Si las condiciones lo permiten, conviene también usar dos o más métodos y comparar sus resultados.

Existen varias opciones para ordenar los diversos métodos de estimación de abundancia en bloques coherentes (Caughley 1977, Eberhardt 1978b, Davis y Winstead 1980, Seber 1982). El orden adoptado aquí avanza desde las soluciones aparentemente más sencillas hasta las más complicadas y globales.

## 5.2 ÍNDICES DE ABUNDANCIA RELATIVA

En reconocimientos faunísticos preliminares suelen usarse expresiones cualitativas como abundante, frecuente, raro, etc. para ponderar la abundancia de diferentes especies (Hilty y Brown 1986, Stotz et al. 1996). Indican algo más que la mera presencia de especies, pero son términos subjetivos de limitada utilidad en el manejo de fauna.

Los índices de abundancia relativa constituyen el primer eslabón en la cuantificación de la abundancia. Esto no implica, sin embargo, que sean tanteos preliminares de escasa utilidad. Por el contrario, la mayoría de las decisiones de manejo se fundamentan en los índices (Caughley 1977, Giles 1978, Eberhardt y Simmons 1987). Un índice se define como una combinación aritmética de diferentes medidas, generalmente no homólogas (Simpson et al. 1960). En su forma más usual, un índice de abundancia relativa señala el número promedio de individuos o sus rastros detectados por unidad de esfuerzo muestral, o sea implica una cuantificación simultánea de ambas variables.

La premisa de fondo de los índices es que su valor es proporcional a la densidad real, es decir, son en esencia índices de densidad. Los índices no presuponen que todos los individuos en la unidad muestreada sean detectados, pero se requiere que cada individuo tenga la misma probabilidad de ser detectado. Sin revelar la densidad en sí, los índices permiten detectar su variación en el tiempo y de un lugar a otro con un costo inferior a la estimación de la densidad. Es importante no confundir los índices de abundancia con otras cifras relativas, tales como las fracciones que constituyen diversas especies del total de individuos registrados en un lugar, que documentan la estructura comunitaria (Johns 1986).

La utilidad principal de los índices estriba en el seguimiento y comparación de las tendencias poblacionales. Para generar datos realmente comparables, la fracción de los individuos detectados del total presente por medio de la técnica empleada debe mantenerse constante. Por eso es preciso neutralizar, en lo posible, los factores que puedan alterar la detectabilidad y distorsionar así los resultados, es decir, se deben estandarizar todos los detalles metodológicos. En conteos de aves y mamíferos a lo largo de picas en bosques deben fijarse el horario de los recorridos, las condiciones atmosféricas, el período del año, la velocidad de marcha y frecuencia de paradas, la intensidad de búsqueda, el equipo empleado, los criterios para incluir o excluir observaciones incompletas, de tal forma que el trabajo se repita siempre de la misma manera. Los resultados varían también en función de la capacidad individual para detectar

los animales, por lo cual conviene mantener el mismo equipo de observadores. La cuantificación de la fracción de individuos detectados por un muestreo es una de las tareas más importantes y difíciles de la estimación de abundancia (ver 5.2.3).

Es deseable además que la recolección de datos sea de ejecución sencilla para que cualquier persona digna de confianza pueda llevarla a cabo. Precisamente la simplicidad de los índices bien definidos abre la posibilidad de acumular muchos datos comparables con la ayuda de personal poco especializado y de grupos voluntarios.

Por medio de índices se pretende documentar la abundancia de una población. Por consiguiente, se trata, en esencia, de un muestreo que resulta en una media con sus límites de confianza; para ser representativo para una población, se requiere un diseño muestral (ver 5.4.1).

### 5.2.1 Índices directos

Aquí nos referimos a los índices de abundancia relativa que se fundamentan en el conteo directo (visual o auditiva) de animales detectados por unidad de esfuerzo.

**A. Índices basados en distancia recorrida.** Estos son los más utilizados y sirven para ilustrar el proceso para obtener índices de abundancia:

- Se define la población a muestrear (especie, época, área o región); para tal efecto conviene tener un mapa del área.
- Se define el esfuerzo muestral o sea la longitud del recorrido que se considera una muestra. Cuando se quiere detectar la variación temporal en un sitio, se suele repetir periódicamente las mismas rutas, que constituyen así una unidad muestral que no permite generalizar los resultados para otros lugares (Lord 1961, Morales et al. 1981, McCullough 1982, Packard et al. 1986). Si el objetivo es comparar áreas, se diseñan las rutas a recorrer en cada área, procurando una intensidad de muestreo similar en cada sitio; para generar datos comparables, hay que realizar los muestreos en la misma época.

- Se diseña un plan de muestreo (número y ubicación de las muestras a tomar, ver 5.4.1), si es que se pretende generalizar los resultados fuera de las rutas recorridas.
- Se estandariza el procedimiento de recolección de datos. Conviene también un entrenamiento del personal que participará en la recolección de datos.
- Se conduce el muestreo, atendiendo al diseño muestral y las técnicas estandarizadas. Se anotan todos los individuos observados y la distancia recorrida, así como los posibles sesgos, según las condiciones climáticas, presencia de grupos y visibilidad.
- Se calculan las estadísticas correspondientes (media, varianza, límites de confianza, o bien, se comparan entre sí los resultados de varios muestreos mediante análisis de varianza o pruebas no paramétricas (Davis y Winstead 1980, Seber 1982).

Este método es muy difundido, especialmente en la evaluación de fauna silvícola, por ejemplo, para detectar diferencias geográficas en la abundancia de mamíferos (Emmons 1984), para constatar el impacto de la alteración del hábitat sobre la abundancia de aves y mamíferos, (Johns 1986) y para comparar la abundancia de mamíferos entre áreas protegidas y las sometidas a la caza (Glanz 1991, Bodmer et al. 1997). Los registros se realizaron en selvas, principalmente en horas de la mañana y de la tarde, caminando por picas lentamente (aprox. 1 km/h), con frecuentes pero cortas paradas, tratando de detectar e identificar visualmente o por oído los animales presentes, acumulando así paulatinamente observaciones por cientos de km. El valor del índice (indiv./10 km) se calculó dividiendo el número de individuos observados por especie entre la longitud total del recorrido en un ambiente dado (sin fraccionarlo en muestras), por lo cual se desconocen los límites de confianza de los estimadores.

El método también es indicado para el conteo de especies fluviales por recorridos en lancha, diurnos, *Pteronura* (Laidler 1982), *Inia* y *Sotalia* (Magnusson et al. 1980)) o nocturnos (*Crocodylus*, *Caiman* (Seijas 1986)). Magnusson et al. (op. cit.) dividieron el recorrido en segmentos de 2 km y demostraron la mayor

abundancia de toninas cerca de las desembocaduras de ríos tributarios. Los conteos de algunos animales acuáticos o de orilla en términos de densidad lineal (ind./km) convergen con los conteos totales en hábitats específicos (ver 5.6.1, B).

El conteo terrestre de especies nocturnas se realiza a menudo desde un vehículo, en marcha lenta (unos 20 km/h) y con la ayuda de faros pilotos, a lo largo de caminos vecinales, *Sylvilagus* (Lord 1961), *Odocoileus* (Brox 1972a, Wood et al. 1985, Gypher 1991)); hay que indagar previamente si el terreno a recorrer representa bien las condiciones generales del área.

El registro de animales atropellados en carreteras, que se puede ir acumulando en los viajes de rutina sin gasto extra, brinda la primera aproximación sobre la variación temporal y espacial de abundancia de ciertos animales -y sobre la mortalidad por arrollamientos- (McCaffery 1973, Eisenberg et al. 1979, Ramo y Busto 1983).

Además de contar animales, debe medirse también la distancia recorrida, preferiblemente sobre mapas. Medir las distancias por pasos puede interferir con el registro de los animales y resulta poco preciso en terrenos accidentados. Las líneas de prospección forestal, a menudo dispuestas en extensas cuadrículas, ofrecen un ambiente idóneo para estimar la abundancia de las especies silvícolas.

La recolección de datos para índices relativos a un esfuerzo de búsqueda simula la excursión de un cazador. Los índices aproximan, de hecho, la probabilidad de encuentros entre un cazador y diversas especies presa por unidad de recorrido.

**B. Índices relativos al tiempo.** Estos índices ofrecen una opción aplicable cuando la observación directa es viable, pero el esfuerzo no puede cuantificarse por distancias. El tiempo invertido en la búsqueda de los animales se utiliza como medida del esfuerzo, *Nothura*, *Rhynchotus* (Almeida et al. 1985), *Odocoileus* (Brox 1972a, Daniels 1987), *Trichechus* (Colmenero y Zárate 1990). Thiollay (1989a) encontró mejor correlación entre

el tiempo y el número de aves rapaces detectados en selvas de la Guayana Francesa que en relación a las distancias recorridas, y recomienda índices relativos al tiempo para comparar la abundancia de estas aves entre áreas.

Este tipo de registros se presta también para índices auditivos, de uso frecuente en ornitología. Se visitan una serie de puntos fijados en el diseño muestral, en horas de máxima actividad vocal de la especie. En cada punto se registra el número de individuos que se escuchan llamando desde diferentes direcciones durante un lapso fijo y corto, por ejemplo, 3 minutos (Dorney et al., 1958, Verner 1985). Para reforzar la técnica se pueden provocar respuestas de la fauna local a la grabación de cantos territoriales. Sin embargo, son muchos los factores que determinan la intensidad de la actividad vocal de las aves, por lo cual ésta no es siempre un índice confiable de la densidad poblacional (Rappole y Waggenerman 1986).

Un registro de días de permanencia de una especie en un área durante un lapso mayor (mes, año) ofrece un criterio para cuantificar la abundancia de especies raras, o que poseen áreas de vivienda muy extensas (Kiltie 1980a: *Tayassu pecari*, Emmons 1987: felídeos grandes).

**C. Índices por esfuerzo de captura.** Se incluyen en los índices directos, porque se sustentan en el conteo de individuos en función de un esfuerzo medible. Esta opción es la indicada para las especies poco o nada detectables por observaciones directas, pero que se pueden capturar en trampas, mallas, etc. Estos índices presuponen que 1) la capturabilidad de los individuos de una población, empleando una técnica fija, permanece constante y que 2) la captura de un individuo no afecta la de los demás.

El éxito de captura de pequeños mamíferos, expresado a menudo por el número de individuos capturados por 100 noches-trampa, se utiliza ampliamente para el seguimiento de abundancia (Emmons 1984, Ojasti 1986, Peterson et al. 1981, Ochoa 1997). Para lograr resultados comparables se debe estandarizar la técnica de captura en cuanto al tipo de trampa y cebo, la ubicación de las trampas (en líneas o cuadrículas, distancia entre trampas, estrato vegetal) y el número de noches

consecutivas con la misma ubicación de trampas. El diseño empleado por Emmons (op. cit.) -trampas National cada 20 m en una línea de 1 km- parece bastante adecuado para bosques tropicales. Empero, muchas especies de este tipo de hábitat son arborícolas, por lo cual las trampas colocadas en el sotobosque subestiman su abundancia (Malcolm 1991). La abundancia relativa de aves y murciélagos se puede muestrear mediante la captura en mallas de neblina (Karr 1981, Visscher 1981, Thomas y LaVal 1988). Trampas de caída, conectadas con cercas, se prestan para la evaluación cuantitativa de anfibios y reptiles (Gibbons y Semlitsch 1981).

Mediante trampeo se puede evaluar también la abundancia de algunos mamíferos de caza, simulando las líneas de trampas de los cazadores ocupacionales (Wood y Odum 1964, Crespo 1971). Sin embargo, algunas especies, como los agutíes y la paca son poco susceptibles al trampeo (Smythe 1978, Collett 1981).

Las estadísticas de caza se prestan también para dilucidar las tendencias poblacionales. Una disminución del número de animales abatidos por temporada es siempre una señal de alerta, pero los índices que incorporan la intensidad del esfuerzo son más objetivos. Por ejemplo, el índice patos/día/cazador se utiliza para el seguimiento interanual de poblaciones de patos silbadores (*Dendrocygna* spp.) en los arrozales de Venezuela (Gondelles et al. 1981, Dallmeier 1991). Almeida et al. (1985) utilizaron un índice similar para la codorna (*Nothura maculosa*). El número de animales abatidos en relación al número total de licencias expedidas para la caza mayor es un índice de amplio uso en los Estados Unidos. Roseberry y Woolf (1991) recomiendan la captura por unidad de esfuerzo como un criterio confiable de seguimiento de las poblaciones del venado cola blanca. Es obvio que estos índices pueden aproximar las tendencias poblacionales reales a medida que las estadísticas de la administración y guardería de fauna sean más confiables. Tratándose de la caza de subsistencia, el índice de rendimiento puede ser el número o biomasa de las presas por especie entre las horas de esfuerzo (Hames 1980, Martins 1992) ó Kcal de caza/Kcal de esfuerzo (Vickers 1980).

### 5.2.2 Índices indirectos

La premisa básica de este conjunto de índices es que la cantidad de rastros de una población en el campo es proporcional a la densidad de la misma. La cantidad de rastros de una especie en un área en un momento dado depende del balance entre la tasa de incremento de los rastros (proporcional al número de animales presentes, su actividad y el tipo de sustrato), y la de su desaparición, que depende, ante todo, de las condiciones del hábitat. Las huellas que dejan los animales al desplazarse por el suelo son los rastros más frecuentes y se prestan para discutir los aspectos generales de los índices indirectos.

Una **huella** fresca es siempre testigo del paso de un animal por un sitio. Sin embargo, huellas identificables se producen solamente en sustratos muy específicos (tierra húmeda, arena, nieve fresca). A veces el viento o la lluvia borra las pisadas en seguida, a veces las huellas grabadas en arcilla permanecen intactas por meses, hasta las próximas lluvias fuertes. Animales sociales, por ejemplo, pecaríes y capibara, suelen avanzar en columnas, por lo cual no se puede precisar el tamaño del grupo. Un detenido estudio de las huellas puede generar datos biológicos de sumo interés (Eisenberg et al. 1970, Schaller y Crawshaw 1980, Aranda Sánchez 1981, Emmons 1987, Barreto y Hernández 1988, Crawshaw 1992), pero solamente bajo circunstancias muy especiales se presta para índices de abundancia, por ejemplo, el conteo de las huellas de diferentes especies que cruzan 1 km de camino de tierra después de una noche de lluvia. A veces es viable generar una serie de parches con un sustrato adecuado para visualizar las huellas, contarlas y borrarlas a intervalos regulares (Azcárate 1980, Riney 1982). Este último autor recomienda observar grupos de animales y luego examinar el terreno en el sitio para formarse una idea de cómo se relacionan los números de animales y sus respectivas huellas.

Diversos rastros han sido utilizados como medidas de abundancia y/o de la utilización del hábitat: número de **trochas** de venados interceptados por transectos de longitud fija (McCaffery 1976), **cuevas** de armadillos (Fergusson Laguna s/f, Schaller 1983) y de vizcacha (Llanos y Crespo 1952), **comederos** de osos andinos (Peyton

1980, Goldstein y Salas 1993) y pacas (Smythe y Brown de Guanti 1995), **biomasa del pastizal** -inversamente proporcional a la densidad de herbívoros- (Riney 1982) y fracción de plantas dañadas por una plaga. Las **heces** constituyen, sin embargo, los rastros más idóneos para los índices de abundancia.

El muestreo de heces es una técnica bien consolidada en la estimación de abundancia de ungulados y otros herbívoros de mayor porte, que suelen presentarlas en forma de montículos de cagarrutas fácilmente observables e identificables (Neff 1968, Ezcurra y Gallina 1981, Riney 1982, Creed et. al. 1984). La técnica se ajusta a diferentes escalas espaciales y se la emplea también como una medida de la utilización de hábitats. Como la tasa de defecación es relativamente constante para una especie, se espera que la regresión densidad-índice sea lineal. El método presupone que las heces se conserven y acumulen en el campo para llegar a cantidades detectables con un esfuerzo razonable. Empero, en los hábitats húmedos tropicales las heces se descomponen o son atacadas por insectos coprófagos muy rápidamente, por lo cual la aplicabilidad del método se restringe a lugares o períodos más o menos secos. Tampoco se aplica cuando los animales concentran sus heces en estaciones de defecación, como los pecaríes y los camélidos suramericanos (Hofmann et. al. 1983, SOWLS 1984).

Una vez definida la población a estimar, se diseña el plan de muestreo (periodicidad, tamaño, número y distribución de las muestras, ver 5.4.1), tomando en cuenta que el arreglo espacial de los montículos suele ser agregada (Eberhardt y Van Etten 1956, Neff 1968, Rowland et al. 1984, Daniels 1987). Tratándose de una actividad que suele consumir mucho tiempo, la eficiencia de las diferentes opciones de muestreo es un criterio de alta prioridad.

Al decidir sobre el tamaño de la parcela muestral se plantea un compromiso entre dos tendencias opuestas. Las parcelas grandes absorben más el efecto del arreglo espacial agregado, evitan la profusión de muestras vacías y cubren más área por unidad de esfuerzo, pero el sesgo por la omisión de montículos se minimiza en parcelas pequeñas. Para facilitar el conteo se emplean ante todo

parcelas rectangulares largas y estrechas (Neff 1968, Correa 1978) o circulares; Ezcurra y Gallina (1981) usaron parcelas circulares de 9,3 m<sup>2</sup> y Daniëlds (1987) de 28,3 m<sup>2</sup>, respectivamente, en el muestreo de heces del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Los montículos en el límite de la parcela se incluyen cuando la mitad o más de las cagarrutas están dentro de la parcela (Neff 1968). El número promedio de montículos por parcela u otra unidad de superficie constituye el valor del índice, que se puede convertir en densidad poblacional, si se conoce la tasa de defecación y el tiempo de acumulación.

Suponiendo que la abundancia de heces es proporcional al producto del tiempo de permanencia y el número de animales presentes, (producto del número promedio de montículos por parcela  $P_g$  y del número de parcelas por unidad de superficie), se divide el número de montículos/área entre la tasa de defecación diaria para obtener un estimador del uso (días x animal)/área. La densidad poblacional (animales/área) se despeja dividiendo la cifra anterior entre el número de días de acumulación, tal como lo expresa la ecuación de Eberhardt y Van Etten (1956):

$$\hat{D} = \frac{P_g \times \text{número de parcelas por área}}{\text{tasa de defecación} \times \text{tiempo de acumulación (días)}} \quad (5.1)$$

La tasa de defecación diaria suele estimarse en cautiverio. Puede variar, sin embargo, según la estación, tipo y disponibilidad del alimento (Neff 1968, Rogers 1987, Sawyer et al. 1990), por lo cual las tasas fijas basadas en dietas artificiales pueden acarrear sesgos en el ambiente natural. El tiempo de acumulación se puede fijar según la estacionalidad del hábitat, muestreando al final del período seco las heces acumuladas durante dicho lapso (Correa 1978, Ezcurra y Gallina 1981, Creed et al. 1984) o usando parcelas permanentes que se registran a intervalos fijos eliminando cada vez los montículos contados (Neff 1968, Eisenberg et al., 1979, Daniëlds 1987). Cabe destacar que transformar el índice en densidad no es necesario si el objetivo primordial es detectar diferencias entre lugares o períodos.

Los índices indirectos se prestan para cuantificar la abundancia cuando la observación directa o el trampeo

son menos eficientes. Además presentan una serie de ventajas: 1) están menos afectados por el sesgo por variación de la visibilidad, 2) son independientes de la hora del día, mientras que los registros directos deben coincidir con la hora de mayor actividad de los animales, 3) interfieren menos con los animales bajo estudio, 4) se prestan a un diseño muestral por parcelas y análisis estadísticos de rigor, (5) aunque el sesgo personal esté siempre presente, se estima que sea menor en los registros indirectos.

### 5.2.3 Confiabilidad y validación de índices.

La premisa de que un índice de abundancia es proporcional a la densidad poblacional es lógica pero no necesariamente cierta, a menos que se compruebe debidamente. Por ejemplo, Smith y Brisbin (1984) constataron que el rendimiento del trampeo no reflejaba las tendencias poblacionales de *Didelphis*, *Procyon* y *Urocyon*, porque su capturabilidad variaba de un año a otro; McCullough (1982) encontró grandes diferencias entre meses en los conteos nocturnos del venado cola blanca, aunque la población permanecía constante.

La validación o calibración de un índice puede realizarse mediante una **prueba de regresión** entre los valores del índice y la densidad real (Caughley 1977, Eberhardt 1978a). Esta prueba, además de estimar la confiabilidad del índice, permite su transformación en densidad. Sin embargo, calcular ambos del mismo muestreo (por ejemplo, un índice directo y la densidad, estimadas de los mismos transectos) no valida el índice porque involucra una autocorrelación entre dos series de valores con sesgos semejantes.

En la mayoría de los casos es razonable esperar una regresión lineal entre el índice y la densidad  $x$ , que se ajusta con el método de cuadrados mínimos, o en el caso de una regresión con origen en cero, simplemente por la relación  $y_i/x_i$ . El problema de fondo es que el modelo de regresión exige valores paramétricos de  $D$  ó  $N$ , aunque en la mayoría de los casos se disponen solamente de los estimadores respectivos. La confiabilidad de una regresión calculada a partir de estimadores de los índices y de la densidad está afectada al mismo tiempo por las varianzas de ambos. Cochran (1977) y Eberhardt y Simmons (1987)

dilucidan las implicaciones estadísticas de este caso, denominado doble muestreo. Sin embargo, un ajuste satisfactorio entre el índice y el mejor conjunto disponible de estimadores de densidad ofrece una evidencia tentativa de la validez del índice.

En algunos casos se obtiene una regresión no lineal entre el índice y la densidad. A menudo una transformación logarítmica puede producir una relación lineal, pero a veces la no linealidad es una propiedad intrínseca del índice. Este es el caso de los índices basados en la frecuencia, o sea, la fracción  $p$  de las muestras examinadas donde la especie está presente. La ausencia de una especie en una serie de muestras  $(1 - p)$  se considera real, pero la presencia puede implicar uno o más individuos. Si se conoce el modelo del arreglo espacial de la población, por ejemplo, de Poisson o binomial negativo, se puede calcular la curva frecuencia/densidad (Wadley 1954, Caughley 1977). La captura de animales con trampas presenta una situación paralela. Cada trampa captura un solo individuo, pero la captura vuelve la trampa inaccesible para los demás. En ambos casos el índice es una función casi lineal de la densidad cuando ésta es baja, pero pierde sensibilidad, o sea se satura, a altas densidades.

Una estimación incompleta del tamaño poblacional, por medio de un reconocimiento aéreo, donde se detecta solamente una parte de los animales presentes, plantea un solapamiento entre los índices de abundancia relativa y los conteos totales (Eberhardt 1978b, Packard et al. 1985, Wood et al. 1985). Por lo tanto se trata más bien de índices del tamaño poblacional. Seber (1982) y Pollock y Kendall (1987) resumen numerosas técnicas para calcular la población total a partir de conteos incompletos.

El resultado de este tipo de conteo,  $n$  es una expectativa del tamaño poblacional tal que  $E(n) = Np$ , donde  $p$  es la fracción de individuos detectados; el tamaño poblacional que nos interesa es  $N = n/p$ , por lo cual la tarea se concreta a la estimación de  $p$ . Tratándose de conteos aéreos que siempre subestiman (ver 5.5), se pueden comparar los valores de  $n$  con los resultados de conteos terrestres más exactos (que se aproximan supuestamente a  $N$ ) en los mismos lugares, mediante la regresión lineal con origen en cero, por lo cual el coeficiente

de regresión es un estimador de  $p$ . Empero, los conteos terrestres exactos son costosos y a veces imposibles, por lo cual se han desarrollado otros enfoques. Una vía es la aplicación del principio de captura-marcado-recaptura (ver 5.3.2) en las recapturas visuales:

**1) Animales marcados.** La fracción de animales marcados (cuyo número total en la población se conoce) dentro del total de animales vistos permite estimar  $N$  [*Odocoileus* (Rice y Harder 1977), *Trichechus* (Packard et al. 1985), *Caiman* (Mourão et al. 1994)].

**2) Conteos repetidos.** Los individuos vistos en los primeros conteos se consideran como marcados y en los siguientes como recapturados (Packard et al. 1986: *Trichechus*).

**3) Conteos simultáneos** por dos observadores. Ambos cuentan por separado  $n_1$  y  $n_2$  individuos respectivamente, de los cuales  $m$  son vistos por ambos y se consideran como marcados [nidos de *Pandion haliaetus* (Henny y Anderson 1979), *Dormaeous* (Caughley y Grice 1982), *Blastocerus* Mauro 1993)]. El resultado se calcula con la fórmula de Chapman (1951):

$$\hat{N} = \frac{(n_1 - 1)(n_2 - 1)}{(m - 1)} \quad (5.2)$$

$$\hat{V} = \frac{(n_1 + 1)(n_2 + 1)(n_1 - m)(n_2 - m)}{(m + 1)^2(m + 2)} \quad (5.3)$$

La repetición del conteo en la misma área a intervalos cortos suele producir una serie de resultados distintos. Si la población es cerrada y se evita el doble conteo, las diferencias se deben a la omisión.

Si se desea cuantificar el tamaño o la densidad poblacional a partir de conteos repetidos es obvio que el registro máximo se aproxima más al parámetro a estimar (Bergerud 1971, Ojasti 1973). No obstante, aún el conteo máximo,  $n_m$ , tiende a subestimar el número verdadero de animales, por lo cual se emplea a menudo una corrección propuesta por Robson y Whitlock (1964):

$$\bar{N} = n_m + (n_m - n_{m-1}) \quad (5.4)$$



donde  $n_{m-1}$  es la cifra que sigue a  $n_m$  en orden de magnitud. Esta aproximación es confiable solamente cuando el número de repeticiones es elevado (Pollock y Kendall 1987).

Si, por otra parte, el objetivo del conteo repetido es estimar un índice, el resultado se expresa por la media, que es más exacta porque engloba todos los conteos, en comparación con el estimador del tamaño poblacional que depende casi exclusivamente de un solo valor.

### 5.3 ESTIMADORES BASADOS EN PROPORCIONES

Este conjunto de métodos de estimación del tamaño poblacional tiene en común que 1) se conoce una o más cantidades absolutas de individuos  $n$ , y que 2) se estima, directa o indirectamente, la fracción  $f$  que estas cantidades constituyen de la población total, o sea, abarca casos donde  $\hat{N} = n/f$ . El énfasis en el tamaño poblacional implica

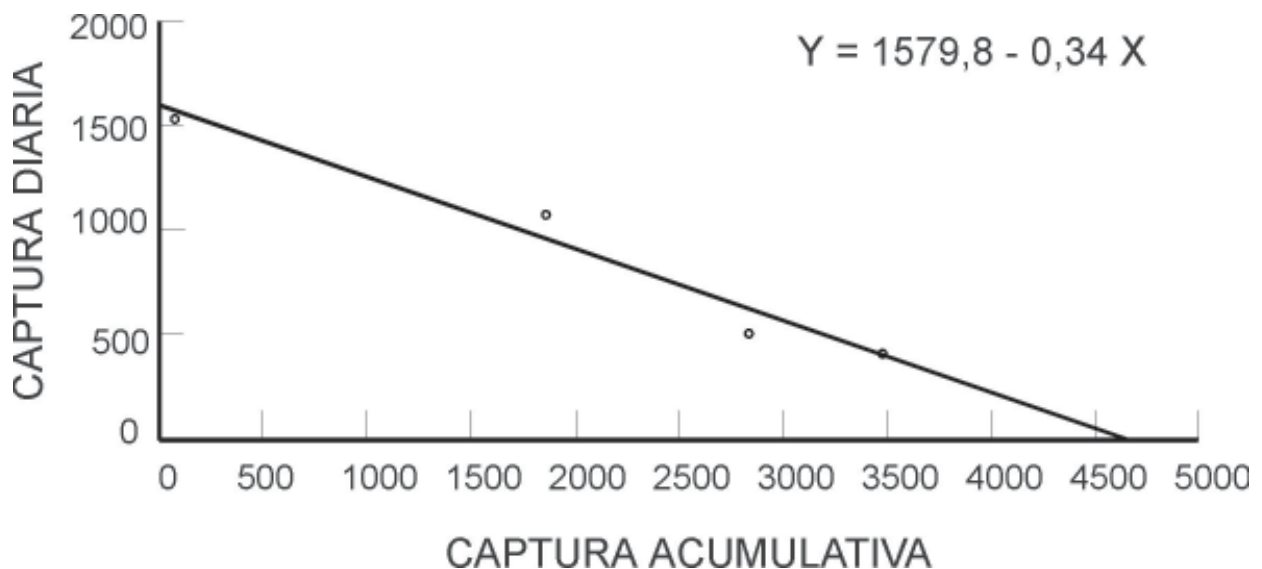
poblaciones naturales como unidades discretas, una condición ideal que raras veces se cumple.

En la investigación y manejo a microescala estamos estimando la densidad poblacional en un parche arbitrario, mientras que un plan a macroescala puede cubrir varias poblaciones. Es pertinente, por lo tanto, delimitar claramente la unidad bajo estudio, reconocerla como una entidad arbitraria y reflexionar sobre las implicaciones teóricas y prácticas de esta situación.

La metodología basada en proporciones presenta dos casos principales: la cifra conocida es una adición o extracción de individuos, o una cantidad de animales marcados ex profeso.

#### 5.3.1 Extracción o adición conocida

Un manejo de fauna bien llevado produce estadísticas sobre el número de animales cazados, que se prestan para



**Figura 5.1.** Regresión negativa entre la captura diaria y la captura acumulativa de peces (kg) con red de arrastre de un préstamo. Fuente: Ramos et al. (1981).

estimar el tamaño de las poblaciones respectivas cuantificando los efectos de una extracción o adición sobre la población.

**A. Extracción no selectiva.** Se extrae de una población la cantidad de  $C$  animales ( $C$  denota un cambio numérico que puede ser positivo (adición) o negativo (extracción)). Inmediatamente antes se estima la abundancia relativa por medio de un índice  $I_1$ ; seguidamente después de la extracción se vuelve a estimar el índice,  $I_2$ . El tamaño poblacional antes y después del cambio se calcula con la regla de tres:

$$\hat{N}_1 = \frac{I_1 C}{I_2 - I_1} \quad (5.5)$$

$$\hat{N}_2 = \frac{I_2 C}{I_2 - I_1} \quad (5.6)$$

El método supone una población cerrada de tal forma que  $C$  es el único factor responsable del cambio de la abundancia relativa. La validez del estimador depende también de la confiabilidad de los índices. Es plausible, por ejemplo, que la detectabilidad de los animales sea menor después de la temporada, que resultaría en un sesgo en los índices directos. Sin embargo, con las precauciones del caso, esta simple fórmula puede ser útil en el manejo experimental extractivo en áreas reducidas, donde la magnitud de la caza se conoce con exactitud.

**B. Extracciones sucesivas no selectivas** (Método de Leslie). Las temporadas de caza abarcan a menudo varios fines de semana consecutivos. Suponiendo 1) una población cerrada (excepto la cosecha conocida), 2) un esfuerzo de caza constante durante los períodos sucesivos y 3) que todo individuo tenga la misma probabilidad de ser abatido durante toda la temporada, el número de animales recobrados debería disminuir en los períodos consecutivos (Fig. 5.1). Esto permite calcular la regresión entre la caza acumulativa ( $x$ ) y la caza en períodos sucesivos ( $y$ ) (Leslie y Davis 1939). El valor absoluto del coeficiente de regresión mide cuán susceptible es la población a la extracción; la captura acumulativa en el punto donde la regresión predice una caza sucesiva igual a cero es el estimador del tamaño de la población inicial. Los límites de confianza de  $\hat{N}$  suelen ser amplios porque

el intervalo de confianza se abre mucho hacia los extremos. Para el caso especial de dos períodos consecutivos, la población inicial se puede estimar con la fórmula de Zippin (1956):

$$\hat{N} = C_1^2 / (C_1 - C_2) \quad (5.7)$$

donde  $C_1$  es el número de animales extraídos en la primera captura y  $C_2$  en la segunda. De Lury (1947) y Ricker (1958) han desarrollado versiones más elaboradas para cuantificar la relación entre capturas sucesivas y el tamaño poblacional, ante todo en biología pesquera.

Es obvio que la confiabilidad de estos estimadores depende estrechamente del cumplimiento de sus premisas, el cual resulta dudoso por varias razones. Por ejemplo, el número de cazadores activos tiende a disminuir a medida que avanza la temporada (Giles 1978, Márquez 1984). Asimismo, los animales acosados por la caza pueden emigrar o volverse muy cautelosos. Hasta pudiera decirse que son los mismos patos los que establecen el final de la temporada de caza.

El método de extracción secuencial se utiliza para estimar la densidad poblacional de pequeños mamíferos mediante un trapeo extractivo o simulado con el marcado de los animales capturados (Grodzinski et al. 1966, Hanson 1975, Guillotin 1982). En el manejo de fauna, los modelos de extracción son de escasa utilidad práctica porque requieren una extracción  $C$  muy elevada y una información precisa sobre el esfuerzo de caza (Van Hensbergen y White 1995).

Hanson (1968) propuso un método parecido a los de extracción basado en registros consecutivos de un sistema de  $L$  parcelas de igual tamaño. En el primer registro se recorren todas las parcelas y se observan  $x_1$  animales en  $l_1$  parcelas; el segundo registro comprende solamente las parcelas vacías en el primer ciclo (las  $l_1$  se consideran como "capturadas") y se cuentan  $x_2$  animales en  $l_2$  parcelas y así sucesivamente. Si la población es cerrada y la probabilidad de detectar los animales es constante, en el caso de dos conteos la población se calcula de la ecuación:

$$\hat{N} = x_1 / (1 - (x_2/x_1))^{1/2} \quad (5.8)$$

**C. Extracción selectiva** (Método de Kelker). La caza selectiva de machos adultos de cérvidos es una práctica universal y puede suministrar criterios para la estimación de la abundancia. Una extracción (o adición) selectiva de un tipo de individuos, por ejemplo machos, cambia linealmente su proporción en la población y permite estimar la población total (Kelker 1940, Petrides 1949, Chapman 1955, Hanson 1963, Caughley 1977, Seber 1982). El método presupone una población cerrada, compuesta de dos tipos de individuos  $x$  e  $y$ , identificables e igualmente observables, y una extracción o adición conocida y diferencial,  $C_x$  y/o  $C_y$ , que suman  $C$  individuos, y se opera de la siguiente forma:

- Se examina en el campo una muestra representativa de  $n$  individuos para estimar la proporción decimal inicial de individuos tipo  $x$ ,  $p_1 = n_x / n$ .
- Se extrae (o añade) un número  $C_x$  y/o  $C_y$  de individuos.
- Después se vuelve a muestrear para estimar la proporción de individuos tipo  $x$ ,  $p_2$ .
- Se aplica la ecuación de Kelker (1940), con la notación de Caughley (1977), para despejar el valor del tamaño poblacional, considerando que la extracción lleva un signo negativo.

$$\hat{N}_1 = \frac{C_x - p_2 C}{p_2 - p_1} \quad (5.9)$$

$$\hat{N}_2 = \frac{C_x - p_1 C}{p_2 - p_1} \quad (5.10)$$

Los números de individuos  $x$  e  $y$  son  $p_1 \hat{N}_1$ ,  $(1 - p_1) \hat{N}_1$ ,  $p_2 \hat{N}_2$  y  $(1 - p_2) \hat{N}_2$ , respectivamente. Obsérvese que para un cambio no selectivo la ecuación predice  $\hat{N} = 0$ , por lo cual el modelo es útil solamente cuando  $C_x$  y  $C_y$  sean muy contrastantes como para ocasionar un cambio detectable de las proporciones antes-después (Van Hensbergen y White 1995). Paulik y Robson (1969) desarrollaron ecuaciones para calcular la varianza de  $\hat{N}$ . Sin embargo, ésta tiende a resultar muy grande debido al efecto acumulativo de los componentes de varianza por la estimación de  $n_x$  y  $n_y$  en dos oportunidades (Hess, 1985).

El modelo también es aplicable cuando los individuos tipo  $x$  e  $y$  son dos especies coexistentes e igualmente observables (Chapman 1955, Caughley 1977):

$$\hat{N}_1 = \frac{p_1(C_x - p_2 C)}{p_2 - p_1} \quad (5.11)$$

Un caso frecuente que facilita la estimación de abundancia es la coexistencia de una especie silvestre  $x$  con una población de un animal doméstico  $y$ , cuyo tamaño poblacional  $N_y$  es conocido. Si las dos especies son igualmente observables y distribuidas en el área, una estimación simultánea de la abundancia relativa de ambos,  $n_x$  y  $n_y$ , permite calcular la población silvestre  $N_x$  por la regla de tres (Caughley 1977, Davis y Winstead 1980, Lord y Lord 1988). Esta técnica es rápida, pero su validez depende del cumplimiento de las premisas, así como de la confiabilidad de la relación  $n_x/n_y$ .

En el manejo de poblaciones de cérvidos en los Estados Unidos se utilizan versiones más elaboradas del modelo de Kelker, adaptadas para poblaciones abiertas incorporando estimadores de productividad, mortalidad y de estructura etaria, denominados en inglés *change-in-rate* (Hess 1985) y *sex-age-kill* (Creed et al. 1984). Los datos de entrada de estos modelos son los registros de la relación crías/hembra, la mortalidad por cacería y estimadores de la mortalidad natural, y la estructura de edad de los animales abatidos. Por consiguiente, son modelos de dinámica poblacional por seguimiento de cohortes que expresan el número de machos y hembras adultos por clases de edad en diferentes instantes del tiempo. Novak et al. (1991) aseveran que en hábitats forestales los métodos de captura-esfuerzo o de cohortes pueden suministrar el estimador poblacional más confiable para los ungulados grandes. Para más detalles sobre su aplicación en poblaciones de cérvidos, ver Roseberry y Woolf (1991).

### 5.3.2 Marcado y recaptura

**A. Marcado y recaptura simple** (estimador de Petersen o índice de Lincoln). Esta técnica es muy utilizada en la investigación ecológica. Se captura una muestra de  $n_1$  individuos de una población que son marcados y liberados. Seguidamente se captura una segunda muestra de  $n_2$

individuos, de los cuales  $m$  individuos están marcados. Suponiendo que la fracción de animales marcados y no marcados en la muestra  $n_2$  y en la población  $N$  sea igual, se despeja el estimador  $\hat{N}$  para el momento del marcado por la regla de tres:

$$\hat{N} = \frac{n_1 n_2}{m}, \quad (5.12)$$

o preferiblemente con la ecuación de Chapman (1951) (5.3), o la corregida de Bailey (1951):

$$\hat{N} = n_1 (n_2 + 1) / (m + 1), \quad (5.13)$$

cuya varianza puede calcularse de la ecuación:

$$\hat{V} = \frac{n_1^2 (n_2 + 1) / (n_2 - m)}{(m + 1)^2 (m + 2)} \quad (5.14)$$

Para que este resultado sea un estimador válido de  $N$ , se deben cumplir varias premisas (Seber 1982):

- La población es cerrada, es decir  $N$  permanece constante entre el marcado y la recaptura.
- La probabilidad de captura de todos los individuos en la primera captura es la misma.
- El marcado no afecta la capturabilidad del animal.
- La segunda captura constituye una muestra aleatoria, es decir, cualquiera de las posibles muestras  $n_2$  tiene la misma opción de ser tomada.
- Las marcas no se pierden y todos los individuos marcados en la segunda muestra son identificados.

El cumplimiento literal de estas premisas en el campo es muy difícil, y su violación puede resultar en sesgos apreciables. No obstante, el efecto de algunas fuentes de sesgo se puede minimizar mediante un diseño muestral idóneo. Conviene realizar el muestreo cuando la natalidad y la dispersión sean mínimas (premisa 1); una mortalidad igual de animales marcados y no marcados no afecta al estimador. Un intervalo muy corto entre el marcado y la recaptura contribuye a satisfacer el requisito de una población cerrada.

Teóricamente, toda captura y marcado afecta a los animales tratados (premisas 3 y 5), pero con una técnica de captura y marcado lo menos traumática posible se puede minimizar este efecto. Para el lote inicial  $n_1$  se requiere un solo tipo de marca, lo cual simplifica el proceso de marcado.

La heterogeneidad de las probabilidades de captura (premisas 2 y 4) suele ser el problema más serio. La capturabilidad depende del comportamiento de cada animal y puede variar según el sexo, edad, época, experiencia previa e individuo y de la técnica de muestreo como tipo de trampa, cebo, red u otros implementos de captura y su ubicación en el campo. A veces se puede propiciar una captura más pareja mediante un diseño aleatorio del esfuerzo muestral y la utilización simultánea de más de un dispositivo de captura. Sin embargo, una capturabilidad variable tiende a ser propiedad intrínseca de una población. Existen pruebas estadísticas para detectar la heterogeneidad de respuestas a partir de estadísticas de capturas múltiples (Caughley 1977, Otis et al. 1978, Seber 1982), pero la eliminación de los sesgos asociados es siempre difícil. Lo más importante es que la probabilidad de captura en el segundo muestreo sea igual para los marcados y los no marcados, o sea que  $n_1$  y  $n_2$  sean dos muestras independientes. Por consiguiente, se recomienda una técnica de recaptura distinta, por ejemplo, visual o por bioteleetría, de animales capturados y marcados previamente (Rice y Harder 1977, Pollock y Kendall 1987, Samuel et al. 1987, Minta y Mangle 1989). No obstante, Bartmann et al. (1986) y McCullough y Hirth (1988) encontraron poco ajuste entre  $N$  real y la población calculada de recapturas visuales de venados en áreas cercadas, a pesar de la alta proporción de animales marcados.

La confiabilidad del estimador de Petersen depende también del error de muestreo, que es proporcional a  $n_1$ ,  $n_2$  y  $N$ . Robson y Regier (1964) graficaron las combinaciones de  $n_1$  y  $n_2$  para diversos valores de  $N$  y niveles de exactitud. Por ejemplo, para estimar el tamaño de una población de  $N = 100$  con los límites de confianza  $\pm 25\%$  de  $\hat{N}$  con una probabilidad  $> 0,95$ , para un  $n_1$  de 20 individuos se requiere un  $n_2$  de 75, y para un  $n_1$  de 60 un  $n_2$  de 32, lo cual da una idea de la magnitud del esfuerzo

necesario. Caughley (1977) presenta curvas de  $N$  para diversas combinaciones de  $n_1$  y  $m$  para un error estándar del  $\pm 10\%$  del  $N$ , y recomienda como norma práctica una combinación de  $n_1$  entre 100 y 200 y  $n_2$  entre 45 y 55 para presuntos valores de  $N$  entre 100 y 1000 individuos. Este hecho abre la posibilidad de marcar un lote inicial  $n_1$  y seguir luego capturando hasta lograr un  $m$  que satisfaga la exactitud requerida, proceso que se conoce como muestreo inverso.

El seguimiento de animales marcados es una herramienta muy valiosa en el estudio de varios eventos biológicos, incluyendo la dispersión, movilidad y área de vivienda, crecimiento individual, estructura social, sobrevivencia y mortalidad por caza, entre otros. Sin embargo, lo exigente de sus premisas y el volumen de trabajo que implica la captura en sí y la obtención de un grado razonable de exactitud limita grandemente su utilidad para la estimación del tamaño poblacional. El método de Petersen ha sido empleado en América Latina por ejemplo para estimar la abundancia de tortugas lacustres (Ramo 1982, Moll 1986).

Este método es el indicado solamente cuando ofrece la opción única para estimar la abundancia, cuando su aplicación es particularmente fácil o cuando el estimador del tamaño es un subproducto de un programa de marcado con un objetivo distinto. El diseño del estudio debería proveer una seguridad razonable del cumplimiento de las premisas (o corrección de las discrepancias) y un esfuerzo muestral suficiente. Un muestreo de baja intensidad con sesgo desconocido genera un resultado desconfiable. Tal como alega Caughley (1977), si se sabe de antemano que las premisas no se pueden satisfacer y/o que no están dadas las condiciones para un muestreo satisfactorio, recurrir a este método es una pérdida de tiempo y dinero.

**B. Marcado y recaptura múltiple.** Esta familia de métodos se sustenta en varios períodos de captura y marcado sucesivo de  $n_1, n_2, n_3, \dots, n_i$  individuos (provistos de marcas distintas para cada lote o individuo), con  $m_2, m_3, \dots, m_i$  animales marcados recapturados en cada ciclo que resulta en  $M_2, M_3, \dots, M_i$  total acumulativo de marcados.

El método de Schnabel (1938), reestructurado por Schumacher y Eschenmeyer (1943), es una reiteración

del estimador de Petersen con premisas similares y aplicable a poblaciones enteramente cerradas. Cabe señalar que fueron diseñados originalmente para cuantificar poblaciones de peces lacustres. El tamaño poblacional y su varianza se estiman con las siguientes ecuaciones:

$$\hat{N} = \sum n_i M_i^2 / \sum n_i M_i \quad (5.15)$$

$$\hat{V} = \frac{\sum (m_i^2 / n_i) - (\sum M_i m_i)^2 / (\sum M_i^2 n_i)}{s - 1}, \quad (5.16)$$

donde  $s$  denota el número de muestras recapturadas.

La recaptura múltiple facilita el análisis de capturabilidad. Aplicando el presente modelo, una regresión lineal con origen en cero entre los  $M_i$  y los  $m_i/n_i$  indica homogeneidad de captura. Hayne (1949b) y Tanaka (1951) desarrollaron versiones para casos de regresión curvilínea. El programa CAPTURE computa el tamaño de poblaciones cerradas aplicando diversos métodos de remoción y marcado y recaptura (Rexstad y Burnham 1991).

### C. Marcado y recaptura de poblaciones abiertas.

Es obvio que al prolongarse el período de muestreo, la premisa de  $N$  constante es cada vez más irreal. Obviando esta premisa por una estimación simultánea de la tasa de incremento (natalidad e inmigración) y la de desaparición (mortalidad y emigración) se generan estimadores sucesivos de  $N$ . El modelo de triple captura de Bailey (1951) es una versión sencilla de este enfoque. Se capturan secuencialmente las muestras de  $n_1, n_2$  y  $n_3$  individuos. Se marcan los  $n_1$  y los  $m_{12}$  de éstos aparecen en  $n_2$ , los no marcados en esta muestra se señalan con una marca distinta, por lo cual el  $n_3$  aparecen los lotes marcados,  $m_{13}$  y  $m_{23}$ . La población inicial, la tasa de incremento  $I$  y la de desaparición  $D$  se calculan como sigue:

$$\hat{N}_1 = \frac{M_2(n_1 + 1)m_{13}}{(m_{12} + 1)(m_{23} + 1)} \quad (5.17)$$

$$\hat{I}_{23} = \frac{m_{12}(n_3 + 1)}{n_2(m_{13} + 1)} \quad (5.18)$$

$$\hat{D}_{12} = 1 - \frac{M_2 m_{13}}{M_1 (m_{23} + 1)} \quad (5.19)$$

El método Jolly-Seber, derivado independientemente por dos autores (Jolly 1965, Seber 1965) es muy utilizado en el seguimiento poblacional por marcado y recaptura. Los datos se procesan usualmente con el paquete computacional JOLLY o POPAN-2 (Arnason y Baniuk 1978). Sin embargo, por no poder satisfacer las mismas probabilidades de captura para todos los individuos y ocasiones, varios autores, por ejemplo Newson y Chitty (1962), Krebs (1966), Andrzejewski (1967) utilizaron el método de calendario de capturas. Según esta técnica, el valor de  $\hat{N}$  en los períodos sucesivos de captura viene dado por la sumatoria de los individuos vivos en la cuadrícula, capturados durante el período, o antes y después del mismo. Nichols y Pollock (1983) demostraron, sin embargo, que esta técnica es aún más sesgada por la capturabilidad diferencial que la de Jolly-Seber, y recomiendan el empleo de esta última.

El marcado y recaptura múltiple es ante todo una herramienta de investigación básica, especialmente en el seguimiento de poblaciones de mamíferos pequeños. Su utilidad práctica en la estimación de la abundancia de las poblaciones cinegéticas es limitada. La captura repetida de cantidades apreciables de animales de mayor porte es casi imposible y muy costosa. Incluso puede darse el caso de que capturas intensivas perturben tanto a la población bajo estudio que los resultados no se puedan generalizar a otras poblaciones.

## 5.4 MUESTREO DE LA DENSIDAD POBLACIONAL

### 5.4.1. Nociones elementales de muestreo

La investigación de la densodependencia, capacidad de carga, el seguimiento de las poblaciones amenazadas y la programación de cosechas sostenibles, entre otras, requieren estimadores de la abundancia absoluta. El procedimiento más frecuente, en estos casos, es estimar la densidad poblacional por muestreo; si se requiere el tamaño poblacional, se multiplica la densidad por el área. Estos métodos presuponen una población cerrada, por lo

que el muestreo debería realizarse en el tiempo más corto posible.

Cualquier plan de muestreo debe 1) ser representativo para la población que se pretende cuantificar, 2) aproximar el parámetro verdadero con un sesgo mínimo, 3) alcanzar el grado necesario de exactitud, y 4) ser eficiente y ajustarse a los recursos disponibles. Por consiguiente, una vez establecida el área de la población y el objetivo de la tarea, es imperativo un diseño muestral que establezca el número, tamaño y ubicación de las muestras a tomar, así como la técnica de la colección y el procesamiento de datos. Aunque el diseño muestral se discute aquí en función de la estimación de abundancia, los mismos principios se aplican a cualquier muestreo, tales como encuestas y otros estudios socioeconómicos.

**A. Ubicación espacial.** Si la densidad poblacional fuera perfectamente igual en toda el área a muestrear, bastaría contar los animales en cualquier parche y generalizar el resultado para toda el área. Sin embargo, la disposición espacial y abundancia de los animales varía de un lugar a otro, por lo cual la obtención de un estimador confiable es más laborioso. El propósito del diseño espacial es que los resultados de las muestras extraídas de una parte de la población se puedan generalizar para toda la unidad. En el caso de la fauna silvestre conviene planificar el muestreo en mapas porque éste suele abarcar grandes extensiones.

El **muestreo aleatorio** presupone un arreglo espacial al azar (varianza/media = 1) tanto de los objetos a muestrear como de las parcelas o puntos muestrales. En este caso, cada individuo en la población tiene la misma probabilidad de ser muestreado. Esta situación ideal, desde el punto de vista estadístico, es poco frecuente, porque el arreglo espacial de la mayoría de los organismos suele ser agregada. Empero, una distribución aleatoria de las muestras puede remediar esta situación y es la más próxima a la óptima.

Una forma de llevar a cabo el muestreo es dividir el área en unidades muestrales de igual tamaño por medio de una cuadrícula sobre el mapa del área y enumerar las unidades directamente o por medio de un sistema de coordenadas. Para establecer las muestras a examinar

se toman valores de las tablas de números aleatorios. Para la ubicación aleatoria de transectos, se pueden tomar primero pares de números aleatorios ( $x$  e  $y$ ) para fijar los puntos de origen y luego valores adicionales para la orientación de las líneas. A veces, en terrenos accidentados, es necesario utilizar parcelas de diferentes tamaños. En este caso se toman puntos aleatorios del área muestreando aquellas parcelas donde caen los puntos, por lo cual la probabilidad de una parcela de ser muestreada es proporcional a su superficie. En este caso se calcula la densidad poblacional global (sumatoria de individuos/sumatoria de área muestreada) y se aplica la ecuación de Jolly (1969b) para calcular la varianza.

Al asignar las parcelas a muestrear de una población finita con números aleatorios puede suceder que la misma parcela resulte seleccionada más de una vez. Para este caso hay dos opciones: muestreo con reemplazo que implica un muestreo repetitivo en la parcela correspondiente (o un solo muestreo, pero tomando en cuenta el resultado más de una vez en los cálculos), o muestreo sin reemplazo, o sea, ignorar la selección repetitiva de una misma parcela.

Al implementar el muestreo aleatorio en el campo hay que pasar la programación del mapa al terreno, que se hace más laborioso a medida que aumenta el tamaño del área. Por lo tanto, éste diseño se ha utilizado más a microescala para estimar la cantidad de nidos de la tortuga *Podocnemis expansa* en los bancos de desove masivo (Ojasti 1971, Paolillo 1982). Almeida et al. (1985) escogieron al azar los fundos a muestrear y luego la ubicación de los transectos en los predios para estimar la densidad poblacional de *Nothura maculosa* y *Rhynchotus rufescens* en el estado de São Paulo, Brasil.

El **muestreo sistemático** implica también la división del área en subunidades equivalentes (muestras potenciales), pero solamente la primera muestra se ubica al azar; las demás se ordenan a intervalos fijos  $k$  a partir de la primera (Cochran 1977). Una cuadrícula de trapeo ofrece un ejemplo de este diseño. El muestreo sistemático no satisface la premisa de aleatoriedad, pero facilita la localización de las muestras en el campo. El tiempo invertido en el muestreo se reparte entre la localización (búsqueda, traslado) y la revisión de las muestras. El

procedimiento que minimice la primera fase resulta más eficiente. Esto es muy relevante en los conteos aéreos por el costo de las horas de vuelo, por lo cual en esta labor se emplean generalmente franjas paralelas y equidistantes (5.5.2).

El muestreo sistemático rinde resultados válidos siempre y cuando el intervalo  $k$  no coincida con un patrón similar en el terreno (o en el tiempo; Rabinovich 1980). Para neutralizar tales tendencias y minimizar la varianza conviene ubicar los transectos diagonalmente respecto a la direccionalidad del terreno, tal como las cuencas hidrográficas (Robinette et al. 1958). El diseño sistemático puede ser preferible cuando el interés primario del estudio reside en los patrones espaciales (Eberhardt 1978b). En la práctica son frecuentes los diseños mixtos, tales como parcelas aleatorias a lo largo de transectos equidistantes (Neff 1968).

El **muestreo estratificado** empieza con la división del área total en subunidades homogéneas según el tipo de hábitats o variaciones de la densidad poblacional. Cada subunidad se muestrea por separado, aleatoria o sistemáticamente. El estimador de densidad de cada estrato se multiplica por su área y la sumatoria de parciales es el estimador del tamaño poblacional total. Este diseño tiene por finalidad disminuir la varianza. Si un área heterogénea es muestreada sin estratificar, la varianza abarca dos componentes, entre los estratos y dentro de cada estrato. En el muestreo estratificado el primer componente de la varianza desaparece, porque los límites de confianza de cada estrato se calculan de las varianzas dentro del estrato. El número de muestras por estrato puede ser proporcional a su superficie o a la varianza estimada de cada estrato; asignando un número mayor de muestras para los estratos de alta densidad que generen más varianza, el error estándar resulta menor y el estimador más exacto (Siniff y Skoog 1964, Rodríguez y Núñez 1987). Además de incrementar la exactitud del resultado en áreas heterogéneas, el muestreo estratificado cuantifica la utilización de los hábitats y la distribución interna de los animales en el área de estudio.

En áreas constituidas por parches de diferentes ambientes, muchos animales se restringen a un solo tipo de hábitat. Por consiguiente conviene distinguir entre la

densidad cruda o global ( $N/\text{área total}$ ) y la densidad ecológica o efectiva ( $N/\text{área del hábitat efectivo}$ ) (Ojasti 1973, Eisenberg et al. 1979, Seijas 1986). De esta manera, en un mosaico de bosques, cuerpos de agua y sabana, el área efectiva para los primates es la superficie boscosa y para los caimanes los cuerpos de agua. En estos casos el significado biológico de la densidad cruda es limitada. Asimismo, cuando los animales cambian la utilización del hábitat según el ciclo estacional, la densidad ecológica puede variar mucho en el tiempo aunque la densidad cruda permanezca estable (Cordero y Ojasti 1981, Janson y Terborgh 1985).

**B. Forma y tamaño de las muestras.** Las dimensiones de las muestras dependen de los objetivos del estudio, de la abundancia, movilidad y detectabilidad de los objetos a muestrear y de su arreglo espacial. Las muestras cuadradas simplifican el diseño y se prestan bien a la cuantificación de objetos fijos, tales como nidos, heces, animales muertos, alimento disponible, estructura y composición florística del hábitat y se emplean también en el conteo aéreo. Las parcelas circulares tienen menos perímetro por área, por lo cual minimizan el sesgo de borde (por dudas de incluir o excluir objetos en el límite de la parcela). Sin embargo, en la estimación de la densidad poblacional de animales móviles y en alerta se emplean generalmente muestras largas y estrechas llamadas transectos.

Cuando el arreglo espacial de los objetos es aleatorio, la razón *varianza/media* es igual a 1 para cualquier tamaño muestral, y las dimensiones de las parcelas se deciden según la conveniencia práctica (Rabinovich 1980). En cambio, en un arreglo agregado, las parcelas pequeñas resultan en muchas muestras vacías y unas pocas con muchos registros. La distribución de frecuencias de tales valores es asimétrica e incompatible con las estadísticas paramétricas, a menos que se pueda normalizar la distribución de frecuencias por una transformación. Aumentando el tamaño muestral hasta que cada parcela abarque en promedio un grupo o agregado es posible adecuar la distribución de frecuencias para poder calcular la media, la varianza, etc. De esta manera, el tamaño de la parcela no cambia el arreglo espacial natural sino que produce un muestreo menos sensitivo para su efecto. La

tendencia general en la estimación de la densidad poblacional de la fauna silvestre es emplear muestras grandes, aproximadamente desde 1 ha hasta varios km<sup>2</sup>, con la finalidad de abarcar una mayor área, captar más animales y acumular datos analizables.

**C. Número de muestras.** La cantidad de muestras a tomar tiene que ver ante todo con la exactitud deseada, la varianza muestral y los costos. El costo por muestra es proporcional a su tamaño y aumenta más o menos linealmente con su número. La exactitud, en cambio, se incrementa en función de la raíz cuadrada del número de muestras. Implica dos componentes: la amplitud del intervalo de confianza, expresada generalmente como el porcentaje del valor de la media, y su significado estadístico, o sea, la probabilidad de que la media verdadera esté ubicada dentro de tal intervalo. Usualmente se emplea el nivel de significación de  $P > 0,95$ , o sea que en 95 o más casos de 100, el intervalo de confianza incluye al parámetro verdadero. La amplitud del intervalo de confianza al  $P > 0,95$  puede fijarse en  $\pm 50\%$  de la media en los levantamientos preliminares,  $\pm 25\%$  en el manejo rutinario y  $\pm 10\%$  en la investigación (Robson y Regier 1964). Obsérvese que la amplitud del intervalo de confianza determina la magnitud de los cambios que se puedan detectar. Si el intervalo de confianza se fija, por ejemplo, en  $\pm 25\%$  de la media no se puede comprobar estadísticamente un aumento o disminución del 20% de una población de una fecha a otra.

El número de muestras necesarias  $n$  para un nivel determinado de exactitud a partir de datos con una distribución normal, se puede calcular de la siguiente ecuación (Remington y Schork 1970):

$$n = \frac{z^2 s^2}{d^2} \quad (5.20)$$

El investigador debe escoger los valores de  $z$  (de las tablas respectivas, con el nivel de significación que el trabajo exige) y de  $d$ , o sea, el ancho permisible del intervalo de confianza (fracción de la media), y obtener un estimador de  $s^2$  (varianza) por medio de un muestreo preliminar de la población a estudiar. Según la ecuación,  $n$  es directamente proporcional al nivel de confianza y a la varianza e inversamente proporcional al ancho del



intervalo de confianza. Eberhardt (1978a) recomienda una fórmula práctica para calcular  $n$  a nivel de  $P > 0,95$  ( $z = 1,96$ ):

$$n = \left(\frac{C}{u}\right)^2, \quad (5.21)$$

donde  $C$  es el coeficiente de variación  $s/\bar{x}$  y  $u$  el ancho del intervalo de confianza como una fracción de la media, por ejemplo,  $u = 0,2$  implica un intervalo de  $\pm 20\%$  de la media.

Si la disposición de los objetos es agregada y se ajusta a la distribución binomial negativa, el número de muestras para la exactitud deseada se calcula con la ecuación

$$n = \frac{t^2}{p^2} \left( \frac{1}{\bar{x}} + \frac{1}{k} \right), \quad (5.22)$$

donde  $t$  es el valor del  $t$  de Student de las tablas respectivas, con el nivel de significación deseado,  $p$  el ancho del intervalo de confianza como una fracción de la media  $\bar{x}$  el estimador de la media y  $k$  el del exponente de la binomial negativa; los dos deben estimarse por medio del muestreo preliminar.

El manejo de fauna puede y debe extenderse sobre todo al territorio. Para aplicarlo con buen juicio, debe conocerse la abundancia de las poblaciones en vastas extensiones, lo cual aconseja un diseño muestral cuidadoso. Lamentablemente un diseño muestral apropiado es una excepción en la estimación de abundancia de la fauna neotropical (Hofman et al. 1983, Almeida et al. 1985, Rodríguez y Núñez 1987). En la gran mayoría de los casos, las localidades a muestrear, así como la ubicación y el número de las unidades muestrales, se escogen subjetivamente según las facilidades disponibles (estaciones biológicas, acceso, picas y caminos existentes, tiempo y fondos, etc.), o en atención a las necesidades de manejo (Ojasti y Medina Padilla 1972, Seijas 1986). En consecuencia, la mayoría de los datos disponibles son puntuales, ignorándose la abundancia de las poblaciones a escala regional y nacional.

#### 5.4.2 Parcelas circulares

Esta metodología se puede considerar como una extensión de los índices auditivos (5.2.1, B): además de contar los individuos detectados alrededor de un punto central, se

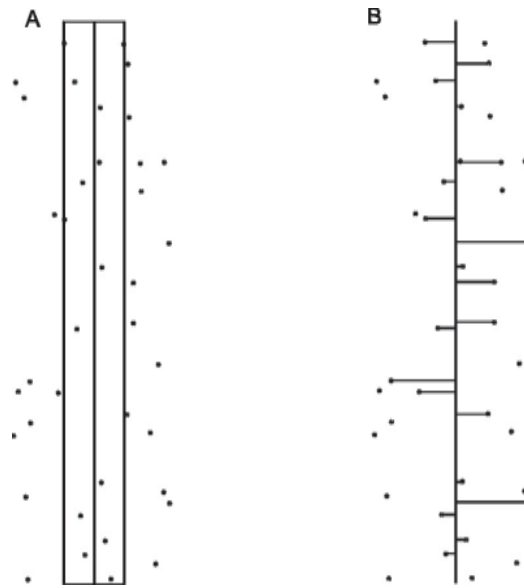
estima el área de la cual proceden los registros según las respectivas distancias observador-animal. Se emplea ante todo en levantamientos ornitológicos (Ramsey y Scott, 1981, Roeder et al. 1987). En el caso más sencillo se fija *a priori* la distancia radial  $r$  hasta la cual se detectan todos los individuos. Al muestrear, se cuentan los animales en un radio igual o menor que  $r$  y la suma se divide entre el área constante ( $= \pi r^2$ ).

Para despejar el valor de  $r$  de los datos de campo y para ajustar el tamaño de parcela circular según el tipo de animal o del terreno, Reynolds et al. (1980) propusieron la siguiente técnica: 1) se registran los individuos de la especie bajo estudio, detectados en el área que rodea un punto y las respectivas distancias observador-animal. Esto se repite en una serie de parcelas observando un tiempo fijo en cada punto, lo suficiente para detectar todos los individuos, pero sin contar ninguno más de una vez; 2) las distancias de observación se ordenan por bandas sucesivas, por ejemplo, de 0 a 10 m, de 10,1 a 20 m y así sucesivamente; 3) se calculan las superficies; y 4) la densidad poblacional en cada banda; 5) estos datos se ordenan en un histograma que resume la variación de la densidad por banda en función de la distancia y ayuda a estimar el radio efectivo de detección.

El método presupone que todos los individuos son detectados en las bandas próximas al centro, hasta una distancia  $r$ , a partir de la cual una fracción creciente de individuos pasan desapercibidos. La distancia  $r$  se mide hasta el límite externo de la banda que precede la caída de la densidad estimada en un 50% o más. La densidad poblacional se calcula dividiendo el número de individuos ubicados en una distancia igual o menor a  $r$  desde el centro entre el área del círculo de radio  $r$ . Si la densidad observada disminuye suavemente con la distancia, el método no es aplicable. En tales casos se pueden aplicar métodos basados en la función de detección (transectos de puntos: Burnham et al. 1980, Roeder et al. 1987, Buckland et al. 1993) usando el programa computacional DISTANCE (Laake et al. 1994).

#### 5.4.3 Transectos de banda

Los transectos son muestras largas y estrechas y pueden desglosarse en tres tipos: unidimensionales, de banda y



**Figura 5.2.** Esquemas de A transecto de banda y B transecto de línea. En el primer caso, se cuentan todos los objetos hasta una distancia fija de línea de marcha. En el segundo, se cuentan los objetos avistados y se miden las distancias entre la línea y los objetos contados.

de línea. Los primeros interceptan objetos bidimensionales en proporción a su cobertura o abundancia y se prestan para cuantificar la densidad de vegetación y objetos fijos en general (McIntyre 1953).

Los transectos de banda (o de ancho fijo) y los transectos de línea (o de ancho variable) pueden ser considerados como una extensión de un trayecto para estimar un índice de abundancia relativo a la distancia. El observador se desplaza a lo largo de una línea recta de longitud conocida,  $L$ , y registra los animales presentes en ambos lados, pero en el caso de transecto cuantifica al mismo tiempo el área que cubre el conteo. El ancho de un transecto de banda,  $a$ , se establece *a priori* y se cuentan todos los animales que estén dentro de la banda. En el transecto de línea, en cambio, se cuentan todos los animales detectados, al mismo tiempo que se miden las distancias entre cada animal y la línea base, a fin de poder calcular el ancho efectivo del transecto y los estimadores asociados (Fig. 5.2). La densidad poblacional se calcula dividiendo el número de animales,  $n$ , entre el área de la parcela o sea:

$$\hat{D} = \frac{n}{L2a} \quad (5.23)$$

Los transectos de banda terrestres (método sendero-animal de Janson y Terborgh 1985, de histogramas truncados según Burnham et al. 1980) presuponen:

- Franjas paralelas a ambos lados de la línea base -o el recorrido del observador- donde **todos los objetos son registrados**, hasta una distancia umbral  $x$  donde la detectabilidad decae bruscamente.
- Que la ubicación de los objetos al ser detectados sea fija y no se vea afectada por el conteo; las aves que sobrevuelan la banda no se incluyen.
- Que la inclusión o exclusión de los objetos es determinado por medidas exactas desde la línea base hasta el animal.

Otras premisas postuladas por algunos autores, como la disposición aleatoria de los objetos y la independencia

de cada observación no son esenciales, siempre y cuando la probabilidad de escape sea igual para todos los individuos (Seber 1982).

La esencia de esta metodología radica en el ancho de la banda o sea la distancia perpendicular a ambos lados de la línea hasta donde la detección de los objetos se considere total. Esta depende, en algunas especies, de la actividad del animal, una vocalización más o menos constante, audible hasta una cierta distancia o bien de una reacción de escape cuando el observador se aproxima a una determinada distancia. El escape aparatoso permite detectar animales normalmente silenciosos y poco visibles, tales como perdices en un pastizal o agutíes en un sotobosque denso. En ambos casos el observador que se desplaza a lo largo de la línea puede considerarse como el centro de un círculo con radio igual a la distancia de escape o de la captación segura del sonido del animal (Eberhardt 1978b).

El método se emplea también para cuantificar objetos fijos (nidos, animales muertos, etc.). En este caso la detección depende del observador, de lo conspicuo del objeto y de la visibilidad en el hábitat. Es razonable suponer que muy cerca de la línea base se detectan más objetos que a mayor distancia hacia los lados, por lo cual el ancho efectivo de la transecta involucra un compromiso entre la exactitud y eficiencia: Una banda muy estrecha puede garantizar el registro de todos los objetos, pero cubre poco terreno y rinde escasas observaciones; una banda más ancha genera más datos, pero puede resultar en omisión parcial de los objetos más distantes (Anderson y Pospahala 1970). De esta manera, la asignación del ancho de la banda puede ser más arbitraria que en el caso anterior, donde está más definida por el comportamiento animal. Ocasionalmente el hábitat se presenta en forma de bandas naturales, como ríos o bosques de galería para los primates (Peres 1989). Esto facilita la aplicación del método, que en éste caso converge con el conteo total.

Para aplicar este método en un caso concreto se precisan estudios preliminares. Se diseña un sistema de transectos, preferiblemente rectos y de la misma longitud, dispuestos al azar y marcados y medidos en el campo. Si la detección depende ante todo de la actividad de los

animales, se programan los recorridos para las horas de mayor actividad de los mismos.

El observador se desplaza sobre la línea base de un extremo a otro sigilosa y lentamente (1 a 1,5 km/hora al contar aves y mamíferos en bosques tropicales; Janson y Terborgh 1985, Thiollay 1989a) a fin de detectar todos los animales objeto del trabajo por sus sonidos, movimientos y visualmente, procurando perturbarlos lo menos posible. Al detectar cada animal se cuantifica la distancia perpendicular línea-animal, y se anota el número de animales en el grupo, y datos opcionales como la altura o estrato de ubicación, modo de detección, hora del día y otros detalles que pueden ser útiles a la hora de estandarizar el conteo.

Una vez concluidos los registros de campo se ordenan las observaciones en unos 8 ó más intervalos según las distancias línea-animal. La variación del número de animales detectados por franjas consecutivas revelará la relación entre la distancia y la detectabilidad. Si los datos demuestran una cantidad uniforme de registros cerca de la línea, seguida de una brusca caída, están dadas las condiciones para un muestreo de transectos de banda. En cambio, si el número de animales disminuye gradualmente con la distancia, el método de transecto de ancho variable puede ser la opción más indicada.

Thiollay (1989a) definió la distancia de detección efectiva  $d_x$  como un intervalo contiguo a la línea base que maximiza la densidad poblacional (relación  $n/x$ ), mientras que Janson y Terborgh (1985) definieron la distancia de detección al 100% como el número total de animales contados/número de animales contados en aquellas franjas próximas a la línea donde la detectabilidad es completa, multiplicado por el ancho de esta franja.

Estas distancias varían según la especie; Thiollay (1989a, 1989b) estimó 25 m para *Crax alector*, 40 m para *Psophia crepitans*, 100 m para *Ara chloroptera* y entre 20 y 100 m para diferentes aves de rapiña silvícolas. De esta manera se emplean anchos de banda diferentes, según la especie, en un conteo simultáneo de varias especies. Además  $d_x$  puede variar según el hábitat o el área. La intensidad de caza puede aumentar la distancia de escape, hasta el extremo de que el animal huya antes

que el observador logre detectarlo, por lo cual el método deja de ser viable.

Una vez estandarizado el transecto de banda para una especie y tipo de hábitat, se la aplica registrando solamente el número de animales en cada banda, midiendo las distancias línea-animal solamente si el animal observado se encuentra cerca del perímetro, a fin de decidir si se le incluye o no. Esto ahorra tiempo, especialmente cuando los objetos a contar son abundantes. Cada transecto es, en esencia, una parcela, por lo cual se requiere un conjunto representativo de tales parcelas para calcular la densidad promedio con sus límites de confianza.

Los transectos de banda se emplean ampliamente en la evaluación cuantitativa de comunidades de aves (Emlen 1971, Järvinen y Väisänen 1975). En América Latina, esta técnica se ha aplicado con éxito para estimar densidades poblacionales de aves silvícolas y primates (Janson y Terborgh 1985, Johns 1986, Thiollay 1989a), agutíes y *Potos* (Cant 1977, Walker y Cant 1977), tinámidos de pastizal (con ayuda de perros de levante) (Almeida et al. 1985), nidos de *Zenaida auriculata* (Lord y Yunes 1986), etc. Asimismo, los conteos nocturnos de venados en áreas abiertas encajan con el transecto de banda porque el alcance efectivo del faro piloto establece el ancho de la banda (Brox 1972a, Correa 1978). De hecho, esta es casi la única técnica directa para cuantificar la densidad de las especies nocturnas.

Los transectos de banda se emplean ampliamente porque su ejecución es sencilla. Sin embargo, no están exentas de sesgos.

1) El ancho de la banda es siempre una aproximación y está afectado por el criterio y la capacidad de observación de la persona que lo establece.

2) La decisión de incluir o no los individuos detectados cerca de los límites de la banda debería estar apoyada por las medidas exactas de la distancia perpendicular. Sin embargo, en la mayoría de los casos estas distancias se estiman visualmente, lo cual agrega otro componente de error individual que se acentúa cuando se trata de grupos. Janson y Terborgh (1985) recomiendan medir la distancia

al centro del grupo. Aún así es casi imposible determinar la distancia perpendicular línea-animal, por ejemplo, para una tropa de monos en movimiento, diagonalmente respecto a la línea en el ambiente tridimensional de una selva tropical. Cada investigador trata de resolver estos casos con la mayor objetividad, pero cierto grado de imprecisión es inevitable.

3) Puede ser difícil satisfacer el enunciado de que todos los animales sobre la banda son detectados. Tal como señala Emlen (1971), la detección depende de la distancia entre el observador y el animal y del comportamiento y aspecto propio de cada especie, que facilita o dificulta su detección. En el método propuesto por los autores el sesgo por la distancia (*lateral distance conversion*, en inglés) se corrige extrapolando la densidad calculada de la banda de detectabilidad al 100% para todo el ancho de la transecta. La detectabilidad específica (*basal detectability adjustment*) se calcula dividiendo la densidad real (estimada por otros métodos) entre la obtenida del transecto. Esta técnica y otras parecidas facilitan el registro de especies raras en el levantamiento cuantitativo de comunidades de aves, pero según el criterio de Burnham et al. (1980), este método no proporciona la densidad sino un índice.

Anderson y Pospahala (1970) propusieron una corrección para bandas de conteo de objetos fijos, donde la detección depende del observador. Una banda pre-establecida se divide en franjas equidistantes y paralelas a la línea base, se registra el número de objetos en cada franja y se calcula la regresión entre las distancias de cada franja desde la línea base,  $x_i$  y el número de objetos detectados en las franjas equivalentes a ambos lados,  $z_i$ . Suponiendo que el rectángulo definido por el ancho de la banda y una recta horizontal que pasa por el punto de intersección entre la regresión y el eje de ordenadas representa la densidad real, el factor de corrección por la omisión de individuos con la distancia se obtiene dividiendo el área de la densidad real entre el área bajo la curva de regresión. Robinette et al. (1974) hallaron este método muy confiable en ensayos de estimación de abundancia de objetos fijos y móviles de densidad conocida.

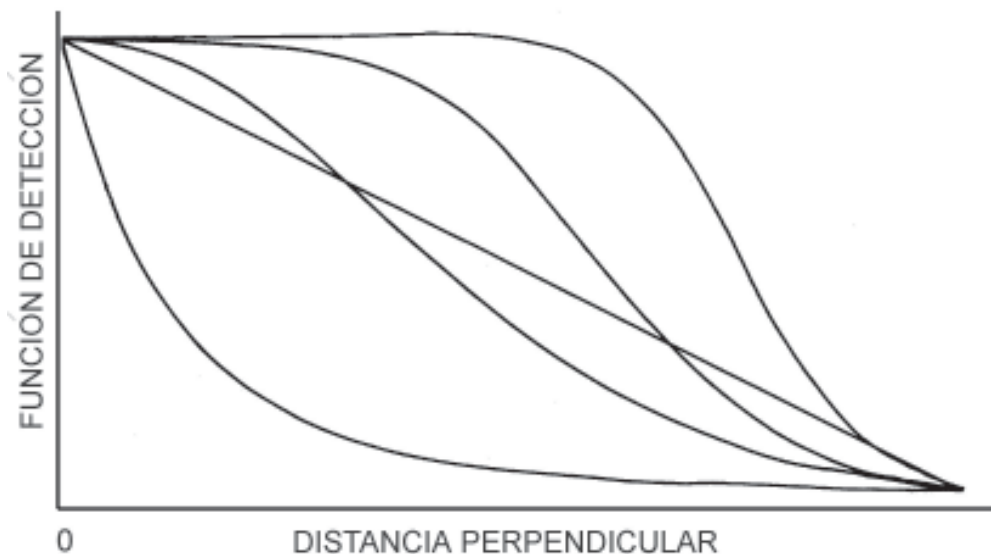
4) La utilización frecuente de trochas algo curvilíneas como eje central de transectos puede resultar en discrepancias, en comparación con trayectos perfectamente rectos. Transectos a lo largo de carreteras, orillas y otros ecotonos pueden generar sesgos apreciables (NRC 1981). Por otra parte, un diseño aleatorio puede ser incompatible con un terreno accidentado, interceptado por ríos y otros obstáculos naturales. Sin embargo, se debería hacer hincapié en que el muestreo sea lo más representativo posible y proporcional a los tipos de hábitat. Un muestreo estratificado según los tipos de hábitat, la visibilidad o período del año es una opción recomendable en áreas heterogéneas (Caughley 1977, NRC 1981, Robinette et al. 1974).

5) Según Janson y Terborgh (1985), los transectos sobreestiman la densidad poblacional de primates que forman grandes tropas de alta movilidad (*Saimiri* spp.). Los mismos autores concluyen que la hora del día afecta poco la detectabilidad de primates. Para muchas otras especies diurnas las horas tempranas de la mañana y del atardecer rinden conteos más completos.

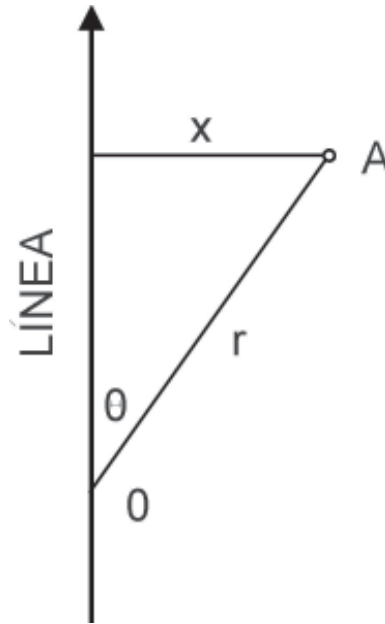
#### 5.4.4 Transectos de línea

Estimar la abundancia de transectos de banda puede ser relativamente sencillo y confiable, pero a expensas de la información que se pierde al excluir los objetos observados fuera de la banda. Esta es una desventaja apreciable cuando la densidad poblacional es baja. El transecto de ancho variable se presta mejor para cuantificar poblaciones esparcidas porque aprovecha todas las observaciones.

El principio general del método es simple (ver ecuación 5.24). La longitud  $L$  la fija el investigador,  $n$  es el resultado directo del conteo y la única magnitud a estimar es el parámetro  $a$ . En un transecto de banda,  $a$  es una distancia fija. En el caso de un transecto de línea, en cambio, el ancho  $a$  se calcula sobre la marcha, a partir de las distancias de observación, admitiendo explícitamente que la detectabilidad disminuye a medida que aumenta la distancia entre el observador y animal.



**Figura 5.3.** Diversas formas posibles de la función de detección  $g(x)$  que denota la probabilidad de detectar un objeto a una distancia perpendicular  $x$ .



**Figure 5.4.** Cuantificación de la distancia radial (observador-animal),  $r$ , y perpendicular (línea-animal),  $x$ , en el método de transecto de línea. O = observador, A = animal,  $\theta$  = ángulo entre la dirección de la línea y la de observador - animal.

La versión inicial de ésta técnica, conocida como el método de King (Leopold 1933), calcula el ancho  $a$  simplemente como promedio de las distancias radiales de observación. Es un método popular por su sencillez (Correa 1978, Vaughan y McCoy 1984 Silva y Strahl 1991, entre otros) y en ocasiones resulta acertado o tiende a subestimar (Robinette 1974, Brockelman 1980, NRC 1981, Janson y Terborgh 1985). Sin embargo, gracias al gran avance teórico-práctico en las décadas recientes disponemos ahora de métodos más confiables.

La clave de las metodologías más avanzadas es la **función de detección  $g(x)$**  que describe la disminución de la probabilidad de detectar los objetos a contar a medida que aumenta la distancia de observación. Se supone **una detectabilidad total sobre la línea** ( $g(0) = 1$ ), seguida por una **disminución gradual hacia los lados** hasta la distancia  $w$ , donde la probabilidad se reduce a cero ( $g(w) = 0$ ). La forma de la función varía según los datos de campo; puede ser lineal, cóncava o convexa (Fig. 5.3) y permite estimar el valor de  $a$ . De esta manera, la esencia

del método radica en el ajuste de  $g(x)$ , el cual ha propiciado múltiples desarrollos matemáticos (Eberhardt 1968, 1978a, Gates et al. 1968, Burnham et al. 1980, Seber 1982, Buckland et al. 1993, entre otros). Para obtener estimadores válidos de transectos de línea se deben satisfacer varias premisas (Burnham et al. 1980):

- Se detectan todos los objetos (considerados como puntos) sobre la línea base.
- Los puntos tienen una posición fija y no deben moverse antes de ser detectados (por causas relacionadas con el conteo).
- Ningún punto es contado más de una vez.
- Las medidas de distancias y ángulos son exactas, sin errores de medición o de redondeo.
- Cada observación es un evento independiente (el incumplimiento no afecta el valor de densidad pero aumenta su varianza).

Además se presupone una ubicación aleatoria de los transectos en el terreno. En la práctica siempre se violan parcialmente algunas premisas, pero debe hacerse lo posible para minimizar el sesgo.

Un muestreo de campo cuidadoso es prerequisite para cualquier estimador de abundancia. En el presente caso la recolección de datos debe ajustarse a las siguientes pautas:

- Una vez concluido el diseño muestral, se miden y marcan en el campo las líneas a recorrer mediante estacas u otras señales visibles a distancia. Los transectos han de ser totalmente rectos; su longitud deberá ser tal que permita detectar como mínimo 30 objetos (Burnham et al. 1980).
- El recorrido se realiza durante las horas de mayor actividad o visibilidad de los objetos a contar, a pie, a caballo o desde un vehículo en marcha lenta, siempre y cuando esto no interfiera con los objetos del conteo (premisa 2).
- El observador avanza desde el punto inicial exactamente sobre la línea examinando el campo enfrente y hacia los lados, tratando de detectar todos los objetos, con una atención particular en los objetos sobre la misma línea (premisa 1).
- Al detectar un animal, el observador se detiene, marca con una señal su ubicación sobre la línea (punto O, Fig. 5.4), se fija bien en el sitio donde estaba el animal inicialmente (punto A), mide la dirección observador-animal con una brújula de precisión (para calcular luego el ángulo  $\theta$  entre esta dirección y la de la línea), la distancia radial  $r$  (observador-animal), marca el punto A con una señal y mide la distancia perpendicular  $x$  (línea-animal). Las medidas se toman con una cinta métrica, o, tratándose de distancias muy largas, con un telémetro o por pares de pasos (con una calibración personal en metros) sin redondearlas (premisa 3) y se anotan en planillas diseñadas para tal efecto; si se cuentan simultáneamente varias poblaciones, deberá usarse una planilla distinta para cada especie. Aunque todas las medidas no son necesarias para calcular el estimador de densidad, conviene tomarlas para mayor seguridad y para poder usar todas las opciones computacionales. Las

distancias se aproximan a menudo visualmente, lo cual acelera el trabajo, a expensas de errores personales de magnitud desconocida, que afectan el estimador del área (denominador de la ecuación 3.23). El animal suele alejarse al aparecer el observador, así que las medidas se toman al punto donde se detectó el animal inicialmente, según la apreciación visual del observador. Esto acarrea inevitablemente una imprecisión que ni las mediciones exactas pueden compensar.

- Si los animales forman grupos compactos, se miden las distancias y el ángulo al centro geométrico del grupo y se anota el tamaño del grupo; los cálculos posteriores son de densidad de grupos, ponderable para la densidad de individuos multiplicándola por el tamaño promedio del grupo (Gates et al. 1985, Johns 1986). Además suele existir un efecto sinérgico entre el tamaño del grupo y su detectabilidad. Si los grupos son de pocos animales dispersos, es preferible registrarlos individualmente. Antes del conteo deberían decidirse los criterios de cuándo tratar la observación como un grupo.
- Se incluyen todos los animales observados con sus respectivas medidas ( $\theta_i, r_i, x_i$ ), a menos que se haya convenido previamente una distancia máxima de inclusión (transecto truncado), compatible con el modelo de procesamiento.
- Durante el conteo se pueden anotar datos adicionales: sexo, edad, actividad, altura o estrato de ubicación, forma de detección de los individuos, hora de observación, etc.). No obstante, el registro de estos datos quita tiempo y distrae la atención del conteo, por lo cual hay que decidir de antemano cuáles datos adicionales se registran y por qué.

La confiabilidad de los registros depende también del terreno y del comportamiento de los animales. Por ejemplo, en la estimación cuantitativa de la población del venado cola blanca en los Llanos de Venezuela (parte del curso de manejo de fauna de la Universidad Central de Venezuela), el relieve y el tipo de vegetación (pastizal bajo o alto) distorsionó la detección en función de la distancia. Los venados solían apartarse hacia los lados, pero algunos aparecieron nuevamente en la línea, y a veces los animales

se movieron delante del observador en la misma dirección, afectando la ubicación de otros individuos en la zona de conteo.

El procesamiento de datos implica cálculos diversos para despejar el estimador de densidad y su varianza. Para tal efecto se disponen de muchos métodos matemáticos (Eberhardt 1978a, Burnham et al. 1980, Buchland et al. 1993). Algunos métodos son paramétricos, aplicables solamente si los datos se ajustan a una distribución teórica. Otros son no paramétricos, robustos y aplicables para variados conjuntos de datos, pero su eficiencia estadística es menor (varianza proporcionalmente mayor) (Seber 1982). Aquí se presentan solamente algunos métodos de uso más frecuente.

**A. Distancias radiales.** En el conteo de objetos móviles (animales), la distancia radial es la medida más obvia, y a menudo la única posible al animal en su posición inicial. Los estimadores basados en esta distancia se aplican usualmente cuando es el animal el que detecta al observador y responde con una llamativa reacción de escape.

La fórmula de King, ya mencionada, estima la densidad a partir del promedio de las distancias radiales. Un método más avanzado para el procesamiento de distancias radiales es el de Hayne (1949a), aplicable cuando la distancia de escape es fija: el animal se considera como centro de un círculo de radio  $r$  tal que cada vez que el observador penetra el círculo, el animal huye y es detectado, y el ángulo promedio de los rumbos observador-animal respecto a la línea base es  $32,7^\circ$ ; si resulta estadísticamente diferente, el método original de Hayne no debería usarse. De hecho, el método sobreestima (Janson y Terborgh 1985, Robinette et al. 1974) cuando el ángulo es mayor (Burnham et al. 1980). El estimador de la densidad y su varianza se calculan con las ecuaciones:

$$\hat{D} = \frac{n}{2L} \left( \frac{1}{n} \sum \frac{1}{r_i} \right) \quad (5.24)$$

$$\hat{V} = D^2 \left( \frac{\text{var}.n}{n^2} + \frac{\sum \frac{1}{r_i} - \bar{r}_h}{\bar{r}_h^2 n(n-1)} \right), \quad (5.25)$$

donde  $L$  es la longitud de la línea,  $n$  es la sumatoria de los objetos observados,  $\text{var}.n$  la varianza de  $n$  (suponiendo la distribución de Poisson, igual a  $n$ ),  $r_i$  las distancias radiales y  $\bar{r}_h$  la media de los recíprocos de  $r_i$ .

Burnham (1979) desarrolló una versión más robusta, inspirada en la premisa de que el área de reacción del animal no es circular sino elíptica, con el eje paralelo a la línea  $b$  y el eje perpendicular  $a$ . La densidad se estima con la ecuación 5.24 multiplicando su producto por  $c = b/a$ . Burnham y Anderson (1976) propusieron una versión modificada del método de Hayne que debería estar libre de sesgo cuando el ángulo varía entre  $32,7^\circ$  y  $45^\circ$ , y funcionar también cuando la detección depende del observador. Su ecuación es:

$$\hat{D} = \frac{n}{2L} \left( \frac{2}{\pi} \frac{1}{n} \sum \frac{1}{r_i} \right) \quad (5.26)$$

**B. Distancias perpendiculares.** La estimación de densidad a partir de medidas perpendiculares se considera más confiable y menos condicionada por premisas difíciles de cumplir. Así mismo, los datos registrados en el campo como distancias radiales y ángulos se pueden calcular en distancias perpendiculares ( $x = r \text{ sen } \theta$ ).

La fórmula más sencilla para calcular la densidad de las medidas perpendiculares es  $\hat{D} = n/L\bar{x}$ , referida a menudo erróneamente como la fórmula de King. La ecuación es la indicada cuando  $g(x)$  decrece exponencialmente con la distancia (Eberhardt 1968). Caughley (1977) recomienda como prueba previa el ajuste de regresión entre la distancia (centros de clase  $x_1, x_2, \dots, x_n$ ) y los logaritmos del número de individuos por clase  $z_1, z_2, \dots, z_n$ . Si la relación es aproximadamente lineal, la ecuación arroja estimadores satisfactorios.

Entre los numerosos métodos más elaborados se destaca el de Eberhardt (1968) por su versatilidad. Postula que la probabilidad de detectar un objeto de una distancia  $P_x$  es:



$$P_x = \left(\frac{x}{w}\right)^k, \quad (5.27)$$

donde  $x$  es la distancia perpendicular,  $w$  el estimador de la distancia donde la curva de detección intercepta el eje de las  $x$  ( $P(w) = 0$ ),  $k$  un exponente que determina la forma de curva (si la disminución de la detectabilidad es lineal  $k = 1$ , cuando es convexa,  $k > 1$  y cuando es cóncava  $k < 1$ ).

Para aplicar éste método, se ordenan los datos en clases de distancia, con centros de clase,  $x_i$ , y con números de individuos por clase,  $z_1, z_2, \dots, z_n$ . Se supone que en la primera clase de distancia  $x_1$  se detectan todos los individuos, por lo cual  $z_1$  es igual o mayor que cualquier otro  $z$ . El estimador empírico de  $Px = z_i/z_1$ . Los valores de  $k$  y  $w$  se despejan de la regresión:

$$\log(1 - P_x) = k \log x - k \log w, \quad (5.28)$$

y la densidad se estima de la ecuación:

$$\hat{D} = \frac{n(k+1)^2}{4L\bar{x}k(K+2)}, \quad (5.29)$$

donde  $n$  es el número total de individuos y  $\bar{x}$  la media de las distancias de observación. Burnham et al. (1980) acotan como desventajas del método, el cálculo de  $w$  de los datos y que su varianza es indefinida. Para obtener la varianza de un estimador de densidad, se deben recorrer y procesar varios transectos y calcular su media y varianza.

El procedimiento más indicado para calcular la densidad poblacional a partir de distancias perpendiculares consiste en ajustarlos a varias curvas teóricas de la función de detección  $g(x)$  y comprobar en cada caso el grado de ajuste entre los datos y la curva por medio de  $\chi^2$  ó prueba similar, a fin de escoger el modelo más indicado. Esto se realiza usualmente por medio de programas computacionales (TRANSECT: Laake et al. 1979, Burnham et al. 1980 ó DISTANCE: Laake et al. 1994) que calculan la densidad como:

$$\hat{D} = \frac{nf(0)}{2L}, \quad (5.30)$$

donde  $n$  y  $L$  son los mismos de la ecuación 3.23. La expresión  $f(0)$  es el valor de la **función probabilística de densidad** sobre la línea central. La función  $f(x)$  posee la misma forma que  $g(x)$ , pero su valor es  $g(x)/a$ , por lo cual  $f(0) = 1/a$ .

El modelo de mayor uso y aceptación en la actualidad está basado en las Series de Fourier, que es robusto, versátil y matemáticamente sólido. Implica cálculos complicados que se realizan usualmente mediante programas computacionales nombrados arriba y es presentado aquí a manera de introducción según Burnham et al. (op. cit.).

Las series de expansión generan soluciones matemáticas exactas con un número infinito de términos, pero recortando el número de los mismos, por medio de una regla objetiva, se obtienen aproximaciones de aplicación práctica. La ecuación básica (5.30) es equivalente al 5.25 porque  $f(0) = 1/a$ , y el valor de  $f(0)$  se calcula de la ecuación 5.31:

$$\bar{f}(0) = \frac{1}{w} \sum_{k=1}^m \bar{a}_k, \quad (5.31)$$

donde  $w$  es la distancia máxima de observación (fijada previamente como límite para excluir las distancias extremas) y los  $\hat{a}_k$  son los términos de expansión de la forma:

$$\hat{a}_k = \frac{2}{nw} \left( \sum \cos\left(\frac{k\pi x_i}{w}\right) \right), \quad (5.32)$$

donde  $k$  es 1, 2, 3,.... y  $x_i$  cada una de las distancias de observación. Para obtener los valores consecutivos de  $\hat{a}_k$  se tabulan los  $x_i$ , se calculan los  $\cos(k\pi x_i/w)$  y las sumatorias se multiplican por  $2/nw$ . El número de términos a incluir,  $m$ , se fija con la siguiente regla de recorte:

$$\frac{1}{w} \left( \frac{2}{n+1} \right)^{1/2} \geq |\hat{a}_{m+1}| \quad (5.33)$$

El cálculo de la varianza del estimador es complicado (ver Burnham et al. 1980) y se realiza usualmente por medio de programas computacionales.

El método se ha empleado en América Latina en conteos de primates amazónicos (Johns 1986, Peres 1990), otros mamíferos silvícolas (Bodmer et al. 1997, Martins 1992) y del venado cola blanca (Mandujano y Gallina 1993) y funciona bien para poblaciones abundantes. Los registros de especies poco comunes no rinden datos suficientes y son procesados a menudo con el método de Emlen (1971). Sin embargo, transectos con menos de siete registros no dan resultados confiables, independientemente de la fórmula de procesamiento (Burnham et al. 1980).

Las estimaciones de densidad asentadas en transectos terrestres juegan un papel destacado en el manejo de la fauna neotropical, cuya riqueza principal estriba en las especies silvícolas. Sin embargo, la obtención de estimadores confiables requiere un gran esfuerzo muestral bien diseñado, personal especializado y motivado y un procesamiento de rigor.

## 5.5 CONTEOS AÉREOS

Bajo este título se resumen diversas técnicas de estimación de abundancia visualizando los animales desde una avioneta o helicóptero. La gran ventaja de estas técnicas es la eficiencia, en términos de área cubierta por unidad de tiempo. Los conteos aéreos aportan además información sobre la utilización de hábitats, patrones de dispersión, etc. Son viables y recomendables cuando:

- Los objetos a contar son grandes y conspicuos.
- El hábitat es abierto o presenta una cobertura leñosa tan rala que la mayoría de los animales se ven desde arriba.
- El área es tan grande y/o la población tan importante que se justifica el esfuerzo y los gastos.
- Se dispone de la logística pertinente: avioneta, documentación cartográfica, personal entrenado, etc.

En conformidad con éstos lineamientos, el conteo aéreo se presta mejor para la cuantificación de poblaciones

de grandes ungulados en paisajes abiertos y de concentraciones de avifauna acuática. Una parte sustancial de las experiencias con esta técnica proviene de sabanas africanas y está resumida por Norton-Griffiths (1978) en un manual práctico y recomendable como lectura en esta materia.

### 5.5.1 *Conteos aéreos totales*

La premisa básica de los conteos totales es que el área se recorre en su totalidad y se detectan y cuentan todos los individuos (Norton-Griffiths 1978). El conteo total es costoso y poco práctico en áreas grandes, pero procedente cuando los animales están concentrados en áreas pequeñas y/o predecibles. Por ejemplo, Lentino (en Goodwin y Rodner 1987) realizó conteos de flamencos (*Phoenicopterus ruber*) sobrevolando lagunas costeras a lo largo del litoral venezolano del Caribe, contando aves y fotografiando las grandes concentraciones para un registro posterior. Los resultados demostraron grandes variaciones en el tiempo en cada localidad, pero el número total en el litoral venezolano y en Bonaire resultó relativamente constante. Técnicas similares se emplean en el seguimiento rutinario de los lobos marinos (*Arctocephalus australis*) en las costas del Uruguay (Vaz-Ferreira y Ponce de León 1987). Otra aplicación provechosa es la localización y cuantificación de grandes animales acuáticos, como los manatíes (Bengtson y Magor 1979) y crocodílidos (Ramo y Busto 1986) o sus nidos (Mourão y Campos 1995) sobrevolando lagunas costeras y ríos. Ramo y Busto (1984) realizaron un levantamiento aéreo de las colonias de nidificación del corocoro rojo (*Eudocimus ruber*) a lo largo de la línea costera Venezolana del Caribe y en los Llanos bajos, volando a una altura de 300 m a 180 km/hora. Al detectar una colonia, bajaron la altura y tomaron fotografías para el conteo posterior de individuos. Yamashita y Valle (1990) reportan conteos similares de garceros del Pantanal de Poconé, Brasil. Los conteos documentados por estos ejemplos implican más un buen conocimiento local y del animal que una metodología refinada. Es obvio, sin embargo, que los sesgos por la altura y velocidad del vuelo afectan de una manera similar los conteos totales y muestrales (Caughley 1974).

### 5.5.2 Muestreo aéreo

**A. Programación** El objetivo del muestreo aéreo es usualmente estimar el tamaño poblacional de una especie en un área extensa. En consecuencia, suele ser una campaña grande y costosa que involucra trabajo de equipo y requiere un cuidadoso diseño, coordinación y decisiones entre varias alternativas.

**Tiempo.** A menos que los objetivos impongan un período fijo de muestreo, hay que reflexionar sobre la época y las horas del día cuando los animales sean más visibles y contrastantes de su hábitat y las condiciones atmosféricas más favorables para los vuelos, y tomar las decisiones correspondientes.

**Global o estratificado.** Conviene razonar si es más expedito muestrear el área como un todo o subdividirla en estratos. Caughley (1977), Jolly (1969a) y Siniff y Skoog (1964) recomiendan estratificar, pero a veces la heterogeneidad espacial es de grano más fino que la capacidad de resolución de un conteo aéreo.

**Tipo de unidades muestrales.** Se escogen entre tres opciones:

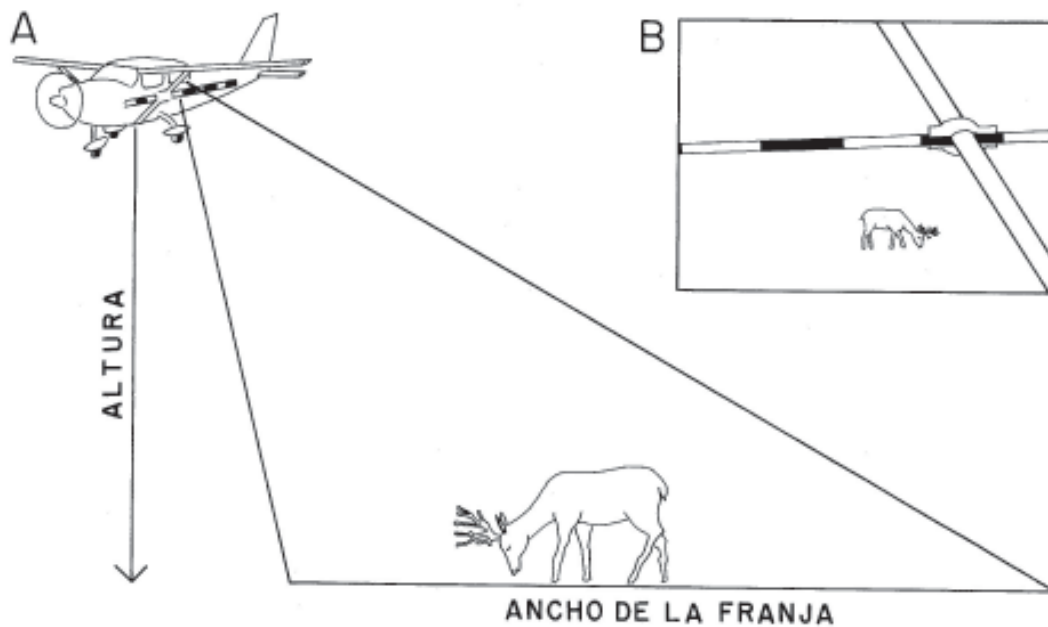
- **Cuadrados.** El tamaño igual de las unidades muestrales facilita el diseño y procesamiento. Asimismo se puede sobrevolar repetidamente el cuadrado para registrarlo bien. Sin embargo, se gasta mucho tiempo al volar de una muestra a otra y los cuadrados son difíciles de localizar en el campo (deben medirse previamente y marcar las esquinas con señales bien visibles). El conteo es afectado también por un gran error de borde.
- **Bloques.** Son unidades de forma y tamaño variable, limitadas por cursos de agua, crestas de montaña, caminos y otros elementos visibles tanto en el material cartográfico como en el terreno, lo cual constituye una ventaja importante. Son las unidades recomendables cuando el relieve es accidentado. Conviene que sean de tamaño relativamente uniforme y no excesivamente grandes.
- **Bandas.** Son unidades largas y estrechas, del mismo ancho, pero pueden variar en longitud, usualmente

equidistantes y paralelas entre sí y suelen ordenarse en una posición transversal respecto al eje longitudinal del área (Norton-Griffiths 1978). Son equivalentes a los transectos de banda terrestres; los de línea no se aplican en el conteo aéreo por las dificultades de medir distancias. Cada banda es sobrevolada una vez y el observador debe avistar y contar los animales rápidamente, a medida que los va pasando. El método no es aplicable en terrenos accidentados. Una ejecución simple, alta eficiencia de tiempo de vuelo y una varianza menor (cuando los animales forman grandes agregaciones) son sus ventajas principales en comparación con cuadrados y bloques.

**Número y tamaño de unidades muestrales.** El tamaño de las unidades muestrales varía desde pocos hasta cientos de km<sup>2</sup> según las circunstancias de cada campaña. El número de muestras es por lo general un compromiso entre la exactitud deseada y los fondos disponibles. La fracción del área total cubierta por el muestreo (tamaño × número de unidades/área total) tampoco tiene una regla fija, pero en muchos casos se sitúa entre 0,1 y 0,5. La intensidad del muestreo puede variar según el estrato (ver 5.4.1.).

**Diseño espacial.** Una vez dividido el mapa del área en muestras potenciales se asignan las unidades a sobrevolar. El muestreo aleatorio es preferible pero el sistemático puede ser más procedente, en algunos casos, para evitar que el conteo de una muestra interfiera con otras, para documentar el patrón espacial de la población y economizar el tiempo de vuelo. A veces el mejor resultado se obtiene con un diseño combinado. Por ejemplo, en un conteo de caribúes en un área de 57.000 km<sup>2</sup> en el norte de Canadá, Siniff y Skoog (1964) excluyeron las áreas de muy baja densidad, efectuaron un conteo total de las grandes concentraciones y aplicaron un muestreo estratificado por cuadrados de 4 × 4 millas asignados aleatoriamente, con una intensidad proporcional a la densidad poblacional.

**B. Logística operacional.** El conteo aéreo requiere una o más avionetas con sus respectivos pilotos expertos y motivados. Ellos deberían participar también en la planificación del muestreo. Norton-Griffiths (1978) sugiere como una tripulación ideal un piloto quien controla la



**Figura 5.5.** A: Esquema general de la técnica para el establecer el ancho de la franja en el conteo aéreo y B tal como lo visualiza el observador desde la cabina. Redibujado de Mauro (1993).

dirección, altura y velocidad y toda la parte técnica del vuelo, un auxiliar de navegación a cargo de registros del altímetro de radar, del tiempo, las condiciones del hábitat y otra información pertinente, y dos observadores en los asientos traseros que cuentan los animales. Se requieren avionetas livianas, de fácil maniobra, capaces de un vuelo sostenido a bajas velocidades (entre 120 y 160 km/hora, aprox.) a una altura constante sobre el terreno. Se precisan también una o más bases de operación con una pista de aterrizaje, suministro de combustible, etc.

**C. Conteo por bandas.** El conteo sistemático por bandas es la técnica principal del muestreo aéreo y se aplica siempre cuando el terreno es plano. La tripulación básica es un piloto y dos observadores, quienes registran sendas bandas a cada lado de la avioneta. Si dos observadores independientes cuentan la misma banda simultáneamente se pueden corregir los resultados incompletos aplicando la ecuación 5.2 (Mauro 1993). Las bandas programadas

son sobrevoladas en la dirección establecida orientándose con la brújula o puntos de referencia del terreno y a una velocidad y altura constantes. Se han empleado muchas combinaciones de velocidad, altura y ancho de la banda (Jolly 1969, Caughley et al. 1976, Morrison 1985, Mauro 1993). Caughley (1977) recomienda como norma general una altura de 75 m sobre el terreno, una banda de 100 m de ancho a cada lado y 2 a 3 km entre las bandas en un muestreo sistemático. Para establecer el ancho de la banda a una determinada altura de vuelo, se instalan dos señales en el soporte del ala del avión de tal forma que la proyección de las líneas que pasan por el ojo del observador y las dos señales definen en el campo los límites de la banda (Fig. 5.5).

Los observadores revisan la banda y registran los animales avistados en una libreta o grabador. Caughley (1977) aconseja revisar la banda por segmentos de 2 min con una pausa de 7 seg entre los segmentos (que se

descuenta de la longitud de banda) para descansar la vista y anotar las observaciones. Se toman fotografías para un conteo posterior cuando los animales forman grandes agregaciones. Empero, animales individuales se detectan mejor visualmente que de fotografías, por su movimiento y porque son vistos desde varios ángulos al pasar la avioneta. Al completar una banda se recorre la siguiente en la dirección opuesta y así en adelante hasta completar el plan. El estimador de densidad para el área (media y varianza) se calculan de los resultados de cada banda, ponderados por su longitud.

**D. Sesgos.** La contraparte de la alta eficiencia de los conteos aéreos es un persistente sesgo por subestimación. La fracción de los individuos avistados de la población real es variable, entre 0,29 y 0,89 en la Tabla 1 de Caughley (1974). Mourão et al. (1994) lograron conteos más completos de caimanes, capibaras y vacunos en las horas de la tarde, en comparación con la mañana. El grado de subestimación tiende a incrementarse con el ancho de la banda, la altura y velocidad del vuelo, cobertura, abundancia de animales, y varía también según el observador. Una velocidad y altura bajas y una banda estrecha deberían aminorar el sesgo (a expensas de una menor eficiencia del tiempo de vuelo), pero el sesgo persiste aún bajo condiciones óptimas. Ante esta situación se plantean las alternativas de:

- Considerar el resultado como un índice relativo de tendencias poblacionales y estandarizar la metodología para que el sesgo sea lo más constante posible, a fin de lograr registros comparables.
- Cuantificar el sesgo y ponderar los resultados del conteo aéreo con un factor de corrección. Las opciones para hacerlo incluyen la calibración con un conteo terrestre más representativo, la aplicación de la teoría marcado-recaptura (ver 5.2.3) o tratar de cuantificar las diferentes fuentes de sesgo. Caughley (1974) y Caughley et al. (1976) sugieren experimentos con diferentes combinaciones de altura y velocidad de vuelo, ancho de franja, hora del día para calcular la población real de una regresión múltiple de la forma:

$$y = a + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3, \quad (5.34)$$

donde  $y$  es el estimador de densidad del conteo aéreo,  $a$  el estimador de la densidad real,  $x_1$  el ancho de la franja,  $x_2$  la altura,  $x_3$  la velocidad de vuelo y  $b_1$ ,  $b_2$  y  $b_3$  los coeficientes de regresión respectivos, todos negativos. Una vez establecido el factor de corrección, se lo aplica a los resultados de los conteos posteriores, realizados bajo las mismas condiciones.

Parecen existir pocas experiencias del muestro aéreo en América Latina. Venado cola blanca (Correa 1978); vicuña (Norton-Griffiths y Torres 1980); ciervo de pantano (Schaller y Vasconcelos 1978a, Mauro 1993); patos silbadores (Sanz y Parra 1994), cocodrilo del Orinoco (Ramo y Busto 1986) y conteos simultáneos de caimanes, sus nidos, capibaras y ciervos (Mourão y Campos 1995). El aporte de esta metodología en el Neotrópico es menor que en África, por la escasez de grandes mamíferos de sabanas. Sin embargo, es una herramienta potencialmente importante en el levantamiento cuantitativo de poblaciones de cérvidos, camélidos, capibaras, crocodílidos y de algunas aves a gran escala. Es probable que aspectos de orden económico hayan limitado su aplicación en nuestro medio.

## 5.6 CENSOS O CONTEOS TOTALES

El censo puede definirse como 1) una enumeración completa de los miembros de una población en un área y momento definidos o, bajo circunstancias especiales, 2) el conteo total de los individuos que cruzan una línea en el espacio en un lapso de tiempo (Overton 1971). En la práctica, el censo de una población natural procede a menudo como un plan de muestreo, pero donde se examinan todas las unidades muestrales; el tamaño poblacional es la sumatoria del número de individuos en todas las unidades. Este resultado está exento de errores de muestreo y expresa el tamaño real de una población. Sin embargo, los sesgos por omisión o conteo doble suelen afectar tanto a los censos como a los muestreos. La confiabilidad de un censo se puede poner a prueba repitiéndolo varias veces, pero por lo general esto no es factible. Censos repetidos consumen mucho tiempo así que al final se estaría censando una población diferente de la inicial; además, los censos recurrentes pueden perturbar a la población. Realizar un buen censo es

laborioso y costoso, por lo cual el método se aplica principalmente a pequeña escala y/o cuando la biología de la especie lo facilita.

### **5.6.1 Conteo total en un área**

El censo de una población está circunscrito normalmente a un área definida y puede realizarse de diversas maneras.

**A. Barrido o arreo.** Se aplican en áreas pequeñas y cercadas a prueba de animales silvestres cuando se dispone de personal temporal de bajo costo. En barrido, los participantes atraviesan el área de un extremo a otro, en cadena, manteniendo los intervalos entre los observadores tan cortos que los animales objeto del conteo no puedan atravesar la cadena sin ser detectados. Cada observador cuenta los animales que pasan, por ejemplo, entre él y el observador a su derecha. Puede abarcar, además del número total, la estructura poblacional por sexo, tamaño o edad.

El arreo es una operación parecida. Una cadena de personas levantan los animales, y observadores fijos, apostados en sitios estratégicos, los cuentan. Es obvio que una operación de esta magnitud perturba a la población censada. La caza colectiva de vicuñas y otra fauna altoandina en la época incaica era parecido a un arreo gigantesco con una extracción selectiva de los animales (Garcilazo de la Vega 1617).

**B. Conteo en hábitat específico.** La concentración de la población en un hábitat específico, que constituye una pequeña fracción del área total, facilita el conteo de poblaciones de capibaras y caimanes a fin de calcular las cuotas anuales de cosecha sostenible en Venezuela (Ojasti 1973, 1991, Seijas 1986, González Fernández y Quero de Peña 1995, Thorbjarnarson y Velasco 1998). Las unidades de manejo son fundos pecuarios, desde algunos cientos hasta unas 100.000 ha de extensión. Ambas especies son relativamente sedentarias y muy asociadas a los cuerpos de agua. Su conteo directo es viable en el período seco y se realiza usualmente de diciembre a febrero. Para el conteo se requiere guía local o baquiano, que conozca bien el área y la ubicación de los animales, y coopere por su propio interés, ya que la cuota depende de los resultados

del conteo. Además se precisa un mapa del predio a escala indicando los cuerpos de agua presentes en la época seca. El funcionario a cargo del conteo y el baquiano recorren todos los cuerpos de agua en las horas óptimas para la observación y cuentan los animales avistados en cada sitio. La sumatoria de conteos en todos los sectores da el gran total.

Las fuentes de sesgo en el conteo de capibaras son la subestimación por visibilidad limitada por la vegetación leñosa, la hora del día y, en menor grado, la presencia de grupos compactos que permite distinguir bien solamente los animales al lado del observador. Ambos sesgos se pueden mitigar en parte contando los animales al atardecer (de 4 a 6.30 p. m.) cuando están pastando en áreas abiertas en una formación dispersa. En sabanas abiertas se logran conteos bastante completos a cualquier hora. Los bosques ribeños se pueden recorrer a pie para localizar animales en descanso. Según la experiencia de varios años, esta técnica es viable y eficiente para poblaciones de densidad alta o moderada en hábitats de sabana.

En el conteo de caimanes, Seijas (1986) señala sesgos reales o potenciales según el mes (avance de la época seca), hora del día (ritmo de asoleamiento), extensión y cobertura vegetal de los cuerpos de agua y la inaccesibilidad de algunos hábitats. En particular, el conteo nocturno arroja cifras mayores en promedio que los registros diurnos en los mismos lugares. Por consiguiente, los conteos diurnos (necesarios para cuantificar la estructura poblacional por tamaño y para mayor eficiencia del tiempo) subestiman la población y deben ponderarse por un factor de corrección. De una manera similar se cuentan las colonias de lobos marinos por especie y sexo a lo largo del litoral peruano (Tovar Serpa 1979).

**C. Conteo por bloques.** El seguimiento de las poblaciones de vicuñas en el altiplano andino, documentado por Rodríguez y Torres (1981), Cajal (1983), Hofmann et al. (1983), representa un esfuerzo ejemplar en el ámbito latinoamericano. El método preferido es un censo en grandes extensiones (usualmente áreas protegidas), subdivididas en bloques o lugares de censo mediante un levantamiento cartográfico previo. Los bloques están

separados, en lo posible, por límites naturales y visibles en el campo. Para cada bloque se diseña también una ruta de recorrido que permite observar las vicuñas presentes. El censo anual se conduce entre septiembre y noviembre, cuando los grupos son estables, pero la mejor época para el conteo de las crías es mayo (Hofmann et al. 1983, Rodríguez y Núñez 1987). Los bloques se recorren en una secuencia pre-establecida, a pie, a caballo (preferible) o en un vehículo rústico. Se cuentan por grupos: grupos familiares territoriales, tropas de machos, individuos solitarios y para cada bloque se detalla, en lo posible, la estructura poblacional por sexo y edad. El tamaño, los hábitos sociales y territoriales del animal, aunados a los hábitats de buena visibilidad y personal con años de experiencia facilitan el censo, el cual es considerado bastante eficiente y confiable.

**D. Mapeo de territorios.** Individuos, parejas o grupos sociales de varias especies ocupan y defienden áreas exclusivas y bien definidas, llamadas territorios. Por consiguiente, el mapeo de tales territorios en un área mayor se presta para establecer la densidad poblacional dividiendo el número de individuos presentes (cantidad de territorios  $\times$  número promedio de ocupantes) entre el área. Este método se planteó originalmente para censar aves paseriformes en su época de nidificación cuando los machos demarcan el territorio con sus cantos (Svensson 1978). Mediante estudios de campo se establecen y grafican los límites de un conjunto de territorios (en lo posible de unos 35 a 50 en un área de 10 a 50 ha). Se supone tácitamente que el método resulta en un censo exacto, pero no está exento de sesgos (Verner 1985). Además de las parejas territoriales puede existir una población flotante de individuos sin territorio.

El mapeo de territorios o áreas de vivienda se utiliza en el conteo de poblaciones de primates neotropicales (Rudran 1979, NRC 1981 y Terborgh 1983, entre otros). Janson y Terborgh (1985) sostienen que es el método más confiable y exacto para primates, pero laborioso porque implica la identificación de diversas tropas y un seguimiento de sus movimientos en la selva. Thiollay (1989a) esbozó los territorios de varias aves rapaces de las selvas de la Guayana Francesa observándolas desde puntos elevados en la montaña, y considera esta técnica

la más apropiada para censar especies que suelen patricular sus territorios. El método ha sido utilizado también para estimar la abundancia de pecaríes (Castellanos 1982), capibaras (Herrera 1986) y felinos (Schaller y Crawshaw 1980, Ludlow 1986). El mapeo de territorios es, ante todo, una herramienta de investigación básica porque la laboriosidad del método limita su uso en el manejo rutinario de la fauna. A menudo el mapeo de territorios es un subproducto de estudios de movilidad, uso del espacio y sociobiología.

**E. Conteo de nidos.** Este método es el indicado para censar especies de nidificación colonial, como garzas y muchas aves marinas (Berthold 1976, Verner 1985). La abundancia de las aves guaneras en las costas del Perú se cuantifica midiendo la superficie cubierta por las colonias de nidificación de fotografías aéreas tomadas para tal efecto y estimando la densidad de nidos por un muestreo de campo (Cabrera Quiroz, com. pers. 1982). Se emplea también en el seguimiento poblacional de grandes rapaces, a menudo amenazados, que construyen nidos muy conspicuos y detectables de avión (Henny y Anderson 1979). El conteo de nidos se presta también para el seguimiento poblacional de tortugas marinas y fluviales (Ojasti 1971, Schulz 1975, Carr et al. 1982, Alho 1984, IBAMA 1989, Licata 1994, Soini et al. 1995).

**F. Exterminio.** Esta técnica se aplica ocasionalmente, al imponerse la necesidad de eliminar una población local por motivos sanitarios o como una plaga. Puede considerarse una extensión del método de extracción (5.3.1) llevada a su extremo absoluto. Collett (1981), por ejemplo, sometió tres parcelas boscosas en los Llanos colombianos a una extracción intensiva de la paca, por un período corto, y reportó densidades de 84 a 93 indiv./km<sup>2</sup>. La abundancia del jaguar se puede aproximar registrando el número de individuos cazados en un área durante un lapso corto (Hoogenstein y Mondolfi 1992). Una erradicación total ofrece también un patrón exacto para comparar estimadores previos de la misma población, basados en técnicas diferentes. Sin embargo, la matanza debería realizarse rápidamente, para evitar el abultamiento de cifras por inmigración. Obsérvese que se puede simular el exterminio por la captura y marcado completo de una población. El rescate de la fauna silvestre durante el llenado

de grandes embalses (Walsh y Gannon 1967, Johns 1986) produce datos equivalentes a los exterminios. Es obvio que el exterminio local es inaceptable como una técnica rutinaria de censo; acaso puede justificarse para poblaciones plagas.

### 5.6.2 *Conteo sobre rutas*

El segundo caso de la definición del censo puede ser viable para poblaciones que realizan movimientos por rutas predecibles. El método se utiliza ampliamente en el seguimiento de aves migratorias en puntos estratégicos sobre sus rutas de vuelo, pero los resultados suelen ser sesgados por las condiciones atmosféricas, diferencias entre observadores y cambios en las rutas de migración. (Roos 1979, Svensson 1978, Verner 1985). De esta manera, la confiabilidad del método es limitada, aún como un índice. Por otra parte, el conteo de garzas y otras aves zancudas y acuáticas así como de muchas especies de psitácidos en sus rutas de vuelos hacia los dormideros colectivos ofrece un buen método de seguimiento de estas aves (Morales (s/f), Vaughan et al. 1991, Albornoz et al. 1994). De esta manera Visscher (1976) estimó la cantidad de garzas, loros y palomas que utilizan como dormidero los manglares del Parque Nacional Morrocoy y el Refugio de Fauna de Cuare, Venezuela.

De una manera parecida, Wright y Swift (1942) contaron y borraron cada mañana durante dos meses las huellas del venado mula (*Odocoileus hemionus*) que atravesaba una carretera de tierra en su ruta desde el área de invierno a la de verano en Colorado, EE. UU. La magnitud de colonias de murciélagos puede establecerse contándolos visual o electrónicamente al momento de emerger de la cueva u otro refugio (Thomas y LaVal 1988). Por consiguiente, esta versión de conteo total puede ser apropiada, pero bajo condiciones muy especiales.

### *Nota final*

Para la mayoría de las decisiones de manejo de fauna se precisan datos confiables sobre la abundancia. Existe gran variedad de métodos para tal efecto, pero virtualmente todos están sesgados y/o sujetos a errores de muestreo, por lo cual surgen dos preguntas clave: ¿Cuál es el valor

del estimador? y ¿Cuán cerca está el estimador de la abundancia real? El público e incluso algunos manejadores de fauna suelen limitar su atención a la primera pregunta, pero ignorar la segunda puede propiciar acciones de manejo desastrosas, ante todo si se trata de estimadores indirectos, apoyados por pocas observaciones.

Para responder la segunda pregunta se debe cuantificar el grado de incertidumbre y el peso de los factores que lo aportan. Un diseño muestral cónsono con los objetivos del trabajo y un procesamiento estadístico de rigor permiten cuantificar los errores de muestreo. Dilucidar los sesgos es más complicado porque éstos involucran todo lo relacionado con el conteo: las premisas del método, la visibilidad en el hábitat, el comportamiento de los animales, la hora del día, las condiciones climáticas, la distancia de observación, la velocidad de marcha, la experiencia y capacidad de observación de cada participante. Algunos sesgos se pueden minimizar o estabilizar estandarizando los procedimientos, entrenando el personal y estratificando el esfuerzo muestral. Así mismo, se pueden aplicar factores de corrección comparando los estimadores con la abundancia real (en la mayoría de los casos, otro estimador, supuestamente más confiable). Además, el costo de un estimador, a un nivel de confianza deseado, excede a menudo los recursos disponibles y hasta el aporte material de la población que se pretende manejar. En la práctica, es necesario establecer un sano balance entre las exigencias estadísticas y lo que se puede lograr con los recursos disponibles, porque un estimador de abundancia tiene que ser ante todo útil para el manejo de fauna.

La amplia gama de métodos disponibles permite, en teoría, una estimación confiable de la abundancia de cualquier población. Sin embargo, la viabilidad práctica de la tarea varía ampliamente. Por ejemplo, casi no se tienen datos objetivos sobre la abundancia del pecarí mayor, aparte de su destacada posición en los registros de caza. Por sus hábitos gregarios y nómadas, este pecarí se comporta como una especie rara (la probabilidad de un encuentro entre la tropa y el observador es baja); esto aunado a la limitada visibilidad en su hábitat, hace el conteo sumamente azaroso. En general, **la eficiencia de la estimación de abundancia es proporcional a la**



**densidad poblacional.** Esto facilita la estimación de aquellas poblaciones de alta y moderada densidad que se manejan a menudo para la cosecha sostenible, mientras que para las poblaciones de baja densidad esto implica un esfuerzo muestral muy superior, pero menor exactitud. En el caso de poblaciones muy pequeñas -y de gran interés conservacionista-, el conocimiento de su abundancia estriba a menudo en la localización puntual y seguimiento de individuos o grupos, ya que, por su misma escasez, pasan desapercibidos en los muestreos normales (Van Hensbergen y White 1995).

La complejidad matemática de algunos métodos de estimación de abundancia puede ser limitante para un

manejador de fauna, o convertirse ocasionalmente en un reto tan interesante que la herramienta se convierte en propósito. Sin embargo, la cuantificación de la fauna silvestre se organiza usualmente como una campaña con asesoramiento biomatemático y computacional. Lo decisivo para el éxito de la campaña es el personal de campo. Su número, entrenamiento, motivación, perseverancia, objetividad y autonomía operativa definen la capacidad de un servicio de fauna para cuantificar el recurso, lo cual constituye a su vez el punto de partida de los planes de manejo.



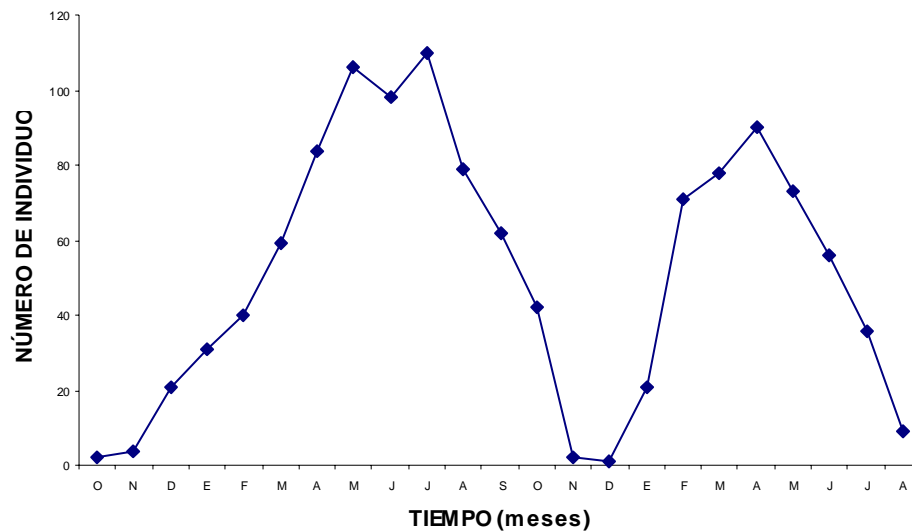
## 6

## DINÁMICA POBLACIONAL

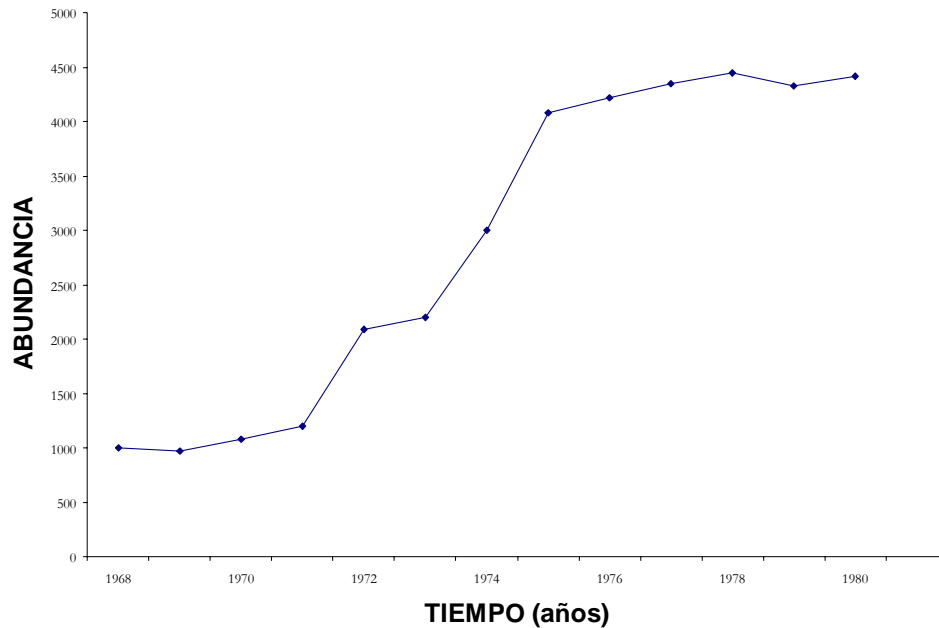
## 6.1 VARIACIÓN EN TIEMPO

El manejo de la fauna silvestre se concentra en las poblaciones de vertebrados terrestres en su hábitat natural. El éxito de esta actividad depende en gran medida del conocimiento de la estructura y función de las respectivas poblaciones y, ante todo, de sus variaciones en el tiempo o **dinámica poblacional**. Este conocimiento permite predecir, hasta cierto punto, las tendencias probables de una población, así como orientar su desarrollo hacia la dirección deseada. En este orden de ideas, esta sección pretende analizar los patrones generales de la dinámica de las poblaciones de vertebrados terrestres desde el punto de vista conceptual, metodológico y aplicado, y dilucidar la interacción de los factores intrínsecos y ambientales que producen tales patrones.

Las poblaciones de vertebrados terrestres se componen de varias generaciones simultáneas que se reproducen reiteradamente (son iteróparas) una vez alcanzada la madurez sexual. Por lo tanto, su dinámica resulta complicada, especialmente en los trópicos, donde muchas especies carecen de una época fija de reproducción y de cohortes anuales discretas. Por otra parte, cada población es en mayor o menor grado, única y diferente de las demás. Cada especie tiene una estrategia demográfica que establece las pautas generales de su dinámica poblacional, pero el resultado global depende de las condiciones del hábitat, la densidad poblacional, la interferencia humana, etc. y puede variar de un año a otro. Por ejemplo, la población de capibaras del hato El Frío (Edo. Apure, Venezuela) presentó siempre un crecimiento vigoroso (Ojasti 1991), mientras que las poblaciones de la misma especie,



**Figura 6.1.** Abundancia del roedor *Zygodontomys microtinus* en una cuadrícula de 1 ha en Masaguaral, Estado Guárico, Venezuela, desde octubre 1982 hasta agosto 1984. Redibujado de Vivas (1984).



**Figura 6.2.** Censos de la población de vicuñas en la zona nuclear de la Reserva Nacional Pampa Galeras, Perú. Fuente: Rabinovich et al. (1987).

estudiadas por Schaller y Crawshaw (1981) en Pantanal, Mato Grosso, Brasil, y Jorgenson (1986) en los llanos del Arauca, Colombia, resultaron estacionarias. Por lo tanto, el manejo de una población puede sustentarse sólo parcialmente en la experiencia de otras. Por eso, el seguimiento poblacional debe formar parte de cualquier plan de manejo.

Una manera sencilla de seguimiento poblacional es la estimación de abundancia a intervalos regulares. Los registros estandarizados a intervalos mensuales aclaran la **dinámica poblacional en el ciclo estacional** (Fig. 6.1), que demuestra a menudo un período de aumento por reproducción, seguido de un lapso donde predomina la mortalidad y la población decrece. El conocimiento de la dinámica estacional se presta por ejemplo para la ubicación de las temporadas de caza en la época en la que se incorporan las crías del año a la población como individuos independientes.

Al repetir la estimación poblacional anualmente en la misma época se detectan **tendencias poblacionales a**

**largo plazo** (Fig. 6.2). La magnitud de los cambios detectables depende naturalmente de la exactitud de los métodos de estimación poblacional. Lo más práctico en esta tarea puede ser un índice de abundancia bien estandarizado que detecte siempre la misma fracción de la población presente y permita un muestreo representativo y eficiente. Las tendencias poblacionales (aumento, estabilidad, disminución) sugieren ajustes en el plan de manejo, encaminados a producir la población deseada en cada caso. Esta práctica empírica de seguimiento constituye la base del manejo de muchas poblaciones y el punto de partida de las técnicas más avanzadas.

### 6.1.1 Tasas de crecimiento

Los estimadores secuenciales de abundancia (preferiblemente absoluta) permiten cuantificar las tendencias poblacionales. Si el tamaño poblacional en el instante  $t$  es  $N_t$ , y  $N_{t+1}$  en el instante  $t+1$ , la **tasa finita de crecimiento** (por individuo) de la población en el intervalo  $t$  a  $t+1$  se obtiene dividiendo la población posterior entre la anterior, o sea:

$$\lambda = N_{t+1} / N_t \quad (6.1)$$

Es obvio que cuando la población permanece constante,  $\lambda = 1$ ; cuando la población aumenta,  $\lambda > 1$  y cuando decrece  $\lambda < 1$ . Si  $\lambda$  es constante, el tamaño poblacional en un instante  $t$  viene siendo

$$N_t = N_0 \lambda^t, \quad (6.2)$$

donde  $N_0$  es la población inicial y el exponente  $t$  el número de intervalos de tiempo, por ejemplo, años. La tasa de multiplicación se expresa a menudo en porcentajes  $((\lambda - 1) \times 100)$  que son cifras más familiares para el público. Sin embargo, para los cálculos de dinámica poblacional, conviene fraccionar  $\lambda$  utilizando la base del logaritmo natural  $e$  y un exponente  $r$  o la **tasa instantánea de crecimiento** (por individuo). Una de las ventajas de usar  $r$  en lugar de  $\lambda$  es que su valor es cero para una población estacionaria, positivo para una población en crecimiento, y negativo en el caso de disminución. Sustituyendo  $\lambda$  por  $r$ , la ecuación 6.2 se reescribe:

$$N_t = N_0 e^{rt}. \quad (6.3)$$

Es obvio que los valores de  $\lambda$  y  $r$ , basados en un solo intervalo, son estimadores afectados por errores de muestreo y describen un episodio arbitrario de la dinámica poblacional, por lo cual estas tasas no son exactas ni constantes. Estimadores más representativos de  $r$  observado se obtienen cuantificando  $N$  en varios intervalos y calculando la regresión entre  $\ln N_t$  y  $t$ , cuyo coeficiente de regresión es un estimador de  $r$ :

$$\ln N_t = \ln N_0 + rt. \quad (6.4)$$

Aparte de la tasa instantánea observada de crecimiento que se despeja de los registros secuenciales de  $N$ , se han tipificado tasas más específicas (Caughley y Birch 1971). La tasa instantánea de crecimiento de una población con una **estructura estable de edades** (las proporciones entre las clases de edad y  $r$  se mantienen constantes; la población converge en esta condición cuando los perfiles de fecundidad y sobrevivencia por clase de edad se mantienen constantes), calculada de las tablas de vida (6.4.3), se denomina  $r_s$ . Ésta tasa permanece constante siempre y cuando la estructura etaria no cambie;

cuando ésta es perturbada por alteraciones en la fecundidad y/o supervivencia,  $r_s$  se ajusta a la nueva situación. Por consiguiente,  $r_s$  es un buen indicador del vigor demográfico y del bienestar de una población en un ambiente dado (Caughley 1977). Un estimador no sesgado de  $r_s$  se calcula de tablas de vida con estructura estable de edades (ver 6.4.3).

La tasa intrínseca o la tasa máxima de crecimiento  $r_m$  es un caso especial de  $r_s$  cuando la cantidad de recursos no limita el crecimiento, que se realiza a su máxima capacidad, la cual está definida por la constitución genética de la población y la calidad de su ambiente. Cole (1954) propuso una ecuación iterativa para calcular  $r_m$  a partir de parámetros reproductivos:

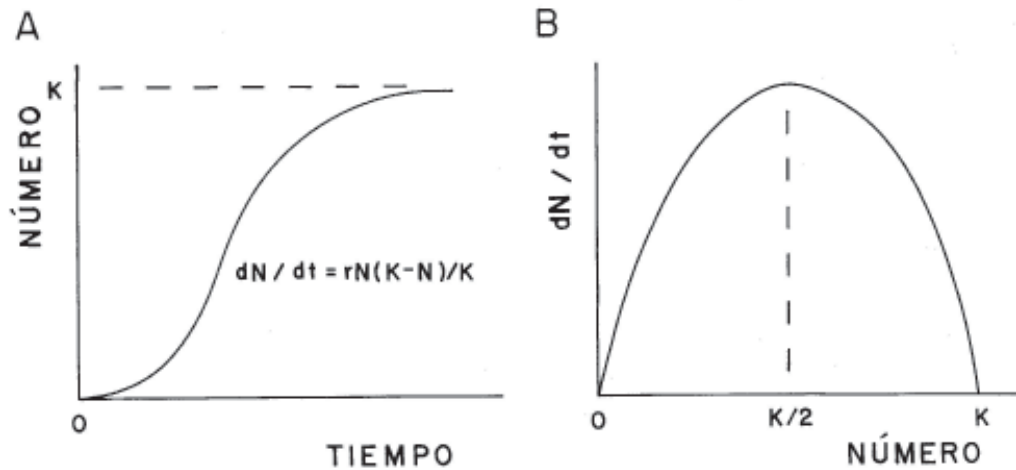
$$1 = e^{r_m} + b e^{-r_m(a)} - b e^{-r_m(w-1)}, \quad (6.5)$$

donde  $a$  es la edad en la primera reproducción,  $w$  la edad en la última reproducción, y  $b$  la tasa de natalidad en términos de hijas por madre. Robinson y Redford (1986a) calcularon con esta ecuación estimadores de  $r_m$  para los principales mamíferos de caza de América Latina. Esta fórmula es aproximada porque no incorpora la mortalidad y presupone un  $b$  constante, pero permite una primera aproximación de  $r_m$  con fines comparativos. Esta tasa es constante para una población y útil como patrón de comparación, pero difícil de estimar para poblaciones naturales.

La tasa potencial de crecimiento,  $r_p$ , cuantifica el aumento que se logra al eliminarse una causa de mortalidad, por ejemplo, la cacería. Esta tasa se puede estimar empíricamente del aumento poblacional cuando se suspende la cacería, o descontando la mortalidad por una causa determinada de las tablas de vida. Esta tasa es particularmente útil en la programación de las cuotas de extracción (ver 7.2).

### 6.1.2. Modelos de crecimiento poblacional

Todas las poblaciones son capaces de crecer porque su tasa de multiplicación excede la de desaparición en un ambiente favorable. Ahora, en condiciones naturales el crecimiento continuo es un evento poco frecuente. Sin embargo, los modelos básicos de crecimiento ofrecen un



**Figura 6.3.** A: Curva de crecimiento logístico poblacional limitado por la capacidad de carga  $K$ , y B: la parábola de crecimiento poblacional en función de la abundancia alcanzada  $N$ .

marco de referencia que ilustra algunos principios de la dinámica poblacional. La ecuación más sencilla que define el crecimiento poblacional instantáneo es el modelo exponencial:

$$dN/dt = rN, \quad (6.6)$$

donde  $r$  es la tasa exponencial de crecimiento (constante) y  $N$  el tamaño poblacional en cada instante (variable), por lo cual la trayectoria de una población en el tiempo depende del valor de  $r$ . Los valores de  $N$  en cada instante  $t$  se obtienen de la ecuación 6.3. El crecimiento puede ser un aumento exponencial hasta el infinito cuando  $r > 0$ , cero cuando  $r = 0$ , o una disminución que concluye en la extinción cuando  $r < 0$  (Fig. 3.5). La predicción de la ecuación en el último caso parece bastante plausible; la estabilidad absoluta de una población (caso 2) es poco probable bajo condiciones naturales cambiantes, y el crecimiento exponencial infinito (caso 1) es virtualmente imposible. Considerando que los ambientes reales son finitos, es lógico postular que la población deja de crecer una vez que haya saturado el ambiente disponible. El modelo logístico de crecimiento ofrece una definición simple de esta situación:

$$dN/dt = r_m N \frac{(K-N)}{K}, \quad (6.7)$$

donde  $r_m$  es la tasa intrínseca de crecimiento,  $N$  el tamaño poblacional, y  $K$  el tamaño máximo (constante) que la población  $N$  puede alcanzar en un ambiente finito, llamado a menudo la **capacidad de carga**. La trayectoria de la población en el tiempo es una curva en forma de *s*, o sigmoidea, seguida de un segmento horizontal a nivel de  $K$  (Fig. 6.3, A), definida por la ecuación:

$$N(t) = K/(1 + e^{a-rt}), \quad (6.8)$$

donde  $a$  es un constante de integración que indica el punto de origen de la curva, y es igual  $\ln [(K - N_0)/N_0]$ .

En la fase incipiente de crecimiento,  $N$  es muy pequeño en relación a  $K$ , así que el término  $(K - N)/K$  (llamado oportunidad de crecimiento poblacional no utilizada) se aproxima a 1, y el aumento es casi exponencial. A medida que  $N$  aumenta,  $(K - N)/K$  disminuye gradualmente, pero el producto  $r_m N$  incrementa y el aumento máximo de la población se realiza en el punto de inflexión de la curva cuando  $N = K/2$ . A partir de este punto el crecimiento disminuye y cuando  $N$  alcanza  $K$  se reduce a cero, por lo cual  $dN/dt = 0$ . Conforme a esta ecuación,  $dN/dt$  graficada como una función de  $N$  es una parábola con origen en cero y la máxima en  $K/2$  (Fig. 6.3, B). Como toda abstracción matemática, la ecuación logística es una simplificación de la realidad y

válida solamente cuando se cumplen las siguientes premisas (Rabinovich 1980):

- Todos los individuos que constituyen la población son iguales entre sí o la estructura etaria de la población es estable.
- El efecto depresivo de la densidad sobre el crecimiento es lineal e instantáneo, sin retrasos.
- Las condiciones ambientales, la estructura genética de la población y sus tasa instantánea de cambio son constantes.
- La ecuación presupone  $K$  constante y considera la población como un ente aislado de otras que pueden compartir el hábitat.

Por consiguiente, las poblaciones naturales de vertebrados terrestres nunca se ajustan literalmente a las premisas del modelo, por lo cual sus predicciones carecen de precisión. Aún así, el crecimiento de poblaciones naturales presenta a menudo una fase inicial lenta, seguido de un aumento acelerado y después la población tiende a estabilizarse. De esta manera el modelo puede ser útil como una herramienta conceptual porque contribuye a visualizar las relaciones entre la densidad poblacional  $N$ , la tasa de crecimiento  $r$  y la capacidad de carga (o la calidad del hábitat)  $K$ . Cuando el propósito del manejo es la restauración de una población deteriorada o producir una cosecha sostenida, se intenta maximizar  $dN/dt$  manipulando debidamente a  $N$ ,  $r$  y  $K$ .

Al cuantificar las tasas de crecimiento a partir de cambios de  $N$  ó explorando las tendencias numéricas con modelos de crecimiento, la población se comporta como una caja negra: se explora su funcionamiento sin conocer los mecanismos que lo generan. Este enfoque es sencillo, práctico y útil sobre todo en el manejo de las poblaciones de ciclo corto y/o cuando la sobrevivencia y fecundidad no varían mucho con la edad. Para dilucidar más a fondo y manejar efectivamente la dinámica poblacional se precisa información sobre los procesos poblacionales básicos, tales como la natalidad, mortalidad y dispersión, así como sobre las implicaciones de la estructura poblacional por sexo y edad.

## 6.2 ESTRUCTURA POBLACIONAL

### 6.2.1 Importancia de la estructura poblacional

Los individuos que integran una población de vertebrados no son idénticos, sino que cada población posee una estructura genética, social, espacial o demográfica. La estructura que nos interesa más en la dinámica poblacional es ésta última que se refiere a la frecuencia de las clases de edad o tamaño, segregadas por sexo, que puede visualizarse con pirámides de edad.

La estructura etaria, al igual que la abundancia, varía en el ciclo estacional según la periodicidad de los factores de aumento y de disminución y puede proporcionar una primera aproximación de la productividad poblacional. La estructura por sexo y edad refleja el pasado de la población y puede dar indicios sobre sus tendencias futuras. Se postula, por ejemplo, que una pirámide de edades de base ancha (alta proporción de animales jóvenes) se encuentra en franca expansión. No obstante, una estructura similar puede resultar también de la extracción selectiva de adultos. El predominio de adultos suele asociarse a poblaciones estacionarias o en decadencia mientras que una asimetría de las clases de edad entre los sexos es a menudo un indicio de mortalidad diferencial. Sin embargo, los factores responsables de la estructura poblacional son muchos y complejos, por lo cual se aconseja sumo cuidado al extrapolar el futuro de una población a partir de su estructura en un momento dado.

La estructura por sexo y edad adquiere una relevancia singular en el estudio de la dinámica poblacional cuando las tasas de sobrevivencia y fecundidad varían según la edad. Las tablas de vida y de mortalidad (ver 6.4.3) y diversos modelos poblacionales ofrecen herramientas para analizar la dinámica de poblaciones con estructura de edad. Este tipo de estudios requieren, en primer lugar, un muestreo representativo de la población y la repartición de los individuos en clases por sexo, edad o tamaño.

### 6.2.2 Muestreo de estructura poblacional

El muestreo de la estructura poblacional debe ser representativo para todos los tipos de individuos y abarcar un número relativamente grande, porque el total muestreado se subdivide en clases lo cual aumenta el efecto

**Tabla 6.1.** Ejemplos de estudios de la estructura etaria poblacional de vertebrados terrestres neotropicales.

Espece	Técnica de muestro	Criterio de edad	Autor
Primates	registros visuales	edad relativa y absoluta	NRC 1981
Guanaco	registro de cadáveres	desgaste dental	Raedeke 1978
<i>Mazama americana</i>	muestras de cazadores	desgaste dental	Branan et al. 1987
Capibara	explotación comercial	edad humeral y craneana	Cordero y Ojasti 1981
Capibara	explotación comercial	peso del cristalino	Lord 1988
Paca	cacería intensiva	líneas de crecimiento	Collett 1981
<i>Sylvilagus floridanus</i>	muestreo por cacería	peso del cristalino	Ojedo y Keith 1982
<i>Sylvilagus floridanus</i>	muestreo por cacería	edad humeral	Ochoa 1989
<i>Podocnemis vogli</i>	captura en red de arrastre	clases de tamaño	Ramo 1982
<i>Caiman crocodilus</i>	capturas y registros visuales	clases de tamaño	Siejas 1986

del azar a nivel de las mismas. A veces es factible examinar muestras grandes en las estaciones de control de cazadores o en una explotación comercial. Sin embargo, los cazadores seleccionan sus presas, o bien, una clase de individuos es más susceptible para la captura u observación que otras. La Tabla 6.1 resume ejemplos de técnicas empleadas para muestrear la estructura poblacional. Los sesgos son inevitables en algunos casos, especialmente en cuanto a la primera clase de edad o tamaño. Para poner a prueba la representatividad de las muestras de la estructura de poblaciones de pacas, Collett (1981) dividió el total muestreado en submuestras según los lugares y técnicas de captura, y comparó las regresiones entre la edad  $x$  y el número de individuos por cada clase de edad,  $N_e$ , empleando la ecuación 6.9 y pruebas pareadas de  $t$ .

$$\ln(N_e + 1) = a - bx. \quad (6.9)$$

Mediante esta prueba detectó que la submuestra cazada con perros rindió significativamente más individuos viejos que la búsqueda a pie o desde una canoa. Muchas tablas de mortalidad de caza mayor se basan en el registro de restos de animales muertos (Deevey 1947, Caughley 1966, Lowe 1969). Este muestreo tiende a subestimar la frecuencia de animales jóvenes cuyos restos desaparecen más rápidamente y son más difíciles de detectar. Por consiguiente, son muchas y en parte inevitables las fuentes

de sesgo al muestrear la estructura poblacional. Los datos más representativos en América Latina son probablemente los registros visuales de la estructura poblacional de primates (NRC 1981, Rudrant 1979, Soini 1988, Terborgh 1983).

### 6.2.3. Identificación del sexo

**Mamíferos.** En algunos taxa el macho adulto se puede distinguir por el dimorfismo sexual en el tamaño y/o por la posesión de estructuras distintivas como la cornamenta de los cérvidos, la prominente glándula sebácea sobre el hocico de la capibara o la “barba” de los monos aulladores (*Alouatta* spp.). Sin embargo, puede ser difícil separar un macho subadulto de una hembra de tamaño similar.

La mayoría de los mamíferos pueden separarse por sexo sin dificultad por los genitales externos. El tamaño del clítoris de algunos primates, roedores y lagomorfos, así como la ubicación de los genitales en una bolsa anal, en el caso de muchos mamíferos de hábitos acuáticos, pueden acarrear dificultades en la identificación del sexo en animales vivos. Asimismo, la separación por sexo de animales jóvenes puede requerir un cuidado especial. La determinación del sexo de fetos implica a menudo una disección. El sexo de los restos óseos encontrados en el campo se puede establecer a menudo según las diferencias



craneanas o por la configuración de la pelvis. El círculo pélvico de la hembra es más ancho, con sínfisis púbica menos sólida. En roedores, el hueso púbico del macho adulto es más ancho que el de la hembra del mismo tamaño (Dunmire 1955).

**Aves.** Algunas especies, incluyendo la mayoría de las aves de caza, presentan dimorfismo sexual en la coloración, tamaño y/o estructuras específicas, lo cual está bien documentado en la bibliografía ornitológica (Delacourt y Amadon 1973, Méndez 1979, Phelps y Meyer de Schauensee 1979, Hilty y Brown 1986, Sick 1988, Gómez-Dallmeier y Cringan 1989). Sin embargo, el dimorfismo a veces es poco llamativo para el observador humano y los sexos son externamente similares en muchas aves importantes, como lo son los patos silbadores (*Dendrocygna* spp.) y muchos Psittaciformes. Una persona experta puede identificar el sexo de los patos adultos por la presencia del pene en la cloaca del macho. La determinación del sexo de muchas aves exige un examen de las gónadas por disección o laparotomía. Los testículos, adheridos a la superficie dorsal de la cavidad abdominal, son ovalados y lisos, mientras que el ovario, de aspecto granuloso, se encuentra solamente en el lado izquierdo.

**Reptiles.** El dimorfismo sexual es acentuado en muchos reptiles adultos. En los quelonios es frecuente un dimorfismo sexual en tamaño. Así, por ejemplo en la mayoría de las tortugas del género *Podocnemis* la hembra es de mayor tamaño, pero esta relación se invierte en *P. sextuberculata*. La cola del macho, que funciona como órgano copulador, es más larga que la de la hembra, y en algunas especies la forma del caparazón varía según el sexo (Prichard y Trebbau 1984). Los machos de los crocódilidos alcanzan un tamaño mayor que las hembras. El dimorfismo sexual también es acentuado en algunos lagartos, por ejemplo, en la iguana verde y en muchos ofidios. En este grupo la regla general es el mayor tamaño de las hembras (Shine 1993). Sin embargo, en otros reptiles no se puede distinguir el sexo externamente, en particular en el caso de jóvenes. La presencia del hemipene, que se puede observar al presionar al animal alrededor de la cloaca, permite identificar al macho en lagartos, ofidios y crocódilidos adultos. El macho subadulto de la tortuga *Chelonia mydas* y probablemente de otros quelonios se distingue por la mayor concentración

de testosterona sanguínea (Owens et al. 1978, Prichard y Trebbau 1984). La identificación del sexo en tortugas recién nacidas requiere un estudio histológico de las gónadas (Bull y Vogt 1979, Alho et al. 1985).

#### 6.2.4. Clases de tamaño y edad relativa

Una vez obtenida una muestra representativa se procede a repartirla en clases de edad o tamaño. Cada clase comprende un conjunto de individuos que se ubican entre los límites de tamaño o edad relativa previamente definidos. Tales clases pueden ser entes naturales discretos o cohortes (lotes de individuos nacidos durante un mismo período corto) cuando la reproducción es estrictamente estacional. Sin embargo, la edad y el tamaño son variables continuas. Cuando la reproducción carece de periodicidad, no existen clases discretas sino que el investigador divide un gradiente continuo de edades o de tallas en sectores más o menos arbitrarios.

**A. Clases de tamaño.** Se sustentan en medidas de longitud o peso y se emplean ante todo para reptiles grandes que siguen creciendo por mucho tiempo y presentan un amplio gradiente de tamaños, desde el neonato hasta el adulto viejo. Por ejemplo, Ayarzagüena (1983) definió las siguientes clases de tamaño para la baba (*Caiman crocodilus*) en los Llanos venezolanos:

- I. Longitud cabeza-cloaca (LCC) < 20 cm; animales menores de un año.
- II. LCC entre 20 y 59,9 cm; juveniles y subadultos de ambos sexos, pero algunas hembras cerca del límite superior pueden alcanzar la madurez sexual.
- III. LCC entre 60 y 89,9 cm; adultos de ambos sexos, en su mayoría hembras.
- IV. LCC > 90 cm; casi exclusivamente machos adultos.

Esta clasificación tiene bastante sentido biológico y constituye una de las herramientas básicas del manejo de poblaciones de babas en Venezuela. Asimismo es probable que una persona bien entrenada asigne la mayoría de los individuos correctamente en sus clases respectivas

mediante una apreciación visual a distancia pero comete errores cuando el tamaño se aproxima a los límites de clases. Para minimizar la subjetividad al identificar clases de tamaño, Riney (1982) recomienda fijar como límites de clases de menor porte fracciones fijas del tamaño del adulto (en mamíferos) y comparar la talla de los individuos menores con los adultos en la misma distancia visual.

Las clases de tamaño se pueden discriminar visualmente a distancia, lo que permite acumular datos con celeridad sin perturbar a los animales. Se supone que el tamaño es proporcional a la edad, pero la duración de las clases de tamaño es variable: las primeras clases abarcan una o pocas cohortes, mientras que la última acumula animales nacidos durante un largo intervalo. Sin embargo, las clases de tamaño permiten comparar la estructura entre poblaciones y reglamentar su manejo (Gorzula y Seijas 1989, Velasco y Ayarzagüena 1995).

**B. Clases de edad relativa.** Esta clasificación se fundamenta en las etapas sucesivas de la vida, tales como juvenil, subadulto y adulto, o bien en rasgos morfológicos utilizados como indicadores de edad. La etapa del juvenil o joven dura desde el nacimiento hasta el destete o el inicio de la vida independiente. Un juvenil es de menor tamaño y externamente diferente al adulto, mientras que el subadulto se asemeja al adulto pero no ha alcanzado aún la madurez sexual; pasa a la categoría de adulto al reproducirse por primera vez (Larson y Taber 1980). Sin embargo, esta terminología es elástica y su aplicación puede variar según el tipo de animal. La transición de juvenil a subadulto es a menudo difícil de definir. Las mudas sucesivas de pelaje o plumaje pueden ayudar a precisar estas etapas (Morales 1980). Las aves alcanzan rápidamente el tamaño adulto y se consideran subadultos hasta que adquieren el plumaje adulto y la madurez sexual. Los mamíferos y reptiles, en cambio, crecen más lentamente y a menudo se reproducen antes de alcanzar la talla definitiva. Como límite convencional entre subadulto y adulto en mamíferos pequeños, se considera el peso o tamaño en el cual el 50% de los individuos presentan los testículos escrotados o la vagina perforada (Davis y Golley 1963). Una hembra parida se distingue de la nulípara a menudo por el desarrollo de pezones. A veces se tipifican más clases de edad relativa, por ejemplo en primates: infante, juvenil 1, juvenil 2, subadulto, adulto, adulto viejo (NRC 1981).

Otras clasificaciones de edad relativa se establecen según el grado de osificación de las suturas entre huesos, el orden de erupción de dientes y otros procesos sujetos a un patrón cronológico más o menos fijo (Tabla 6.1). De esta manera se distinguen clases de edad humeral, por ejemplo, en leporidos (Hale 1949, Ochoa 1989) y capibaras (Ojasti 1973), según el grado de osificación de las suturas entre las epífisis y la diáfisis del húmero. Ojasti (op. cit.) estableció siete clases de edad craneana para el capibara según el orden de osificación de suturas del basicráneo. Las clases de edad humeral y craneana de capibara discriminan la edad relativa hasta 5 ó 6 años. La reducción del componente cartilaginoso en las articulaciones digitales del patagio de los murciélagos permite distinguir al adulto del subadulto. En el caso de algunas aves, el grado de osificación del pico o de la caja cerebral (visible a través de la piel mojada) facilita la separación entre subadultos y adultos (Larson y Taber 1980, Sick 1988).

Las clases de edad dental, basadas en el orden de erupción y reemplazo de los dientes, se pueden establecer para la mayoría de los mamíferos y han sido aplicadas a *Didelphis* (Tyndale-Biscoe y MacKenzie 1976) y primates (Soini y Soini 1990), entre otros. Las clases de edad relativa, basadas en criterios osteológicos, se emplean principalmente para clasificar muestras procedentes de animales cazados o de restos encontrados en el campo. Cuando se llega a conocer la duración promedio de cada etapa, las edades relativas ayudan a la estructuración de clases de edad absoluta.

La duración cronológica de las edades relativas es variable. Las primeras etapas son generalmente cortas en comparación con las últimas, al igual que sucede con las clases de tamaño. En consecuencia, una buena parte de la población suele amontonarse en adultos o en la última clase de edad, que puede resultar en pirámides de edad invertidas. Por lo tanto, las clases de edad relativa se prestan ante todo para comparar diferentes poblaciones (Schaller y Vasconcelos 1978b, Cordero y Ojasti 1981, Ochoa 1989).

### ***6.2.5 Criterios de edad absoluta***

La estimación de la edad en unidades de tiempo de los animales silvestres estriba en ciertos rasgos morfológicos asociados al crecimiento y desarrollo. La relación entre el

tiempo y los cambios morfológicos utilizados como criterios de edad se establece por medio de animales de edad conocida, procedentes del cautiverio o, preferiblemente, de individuos marcados en poblaciones naturales. Tratándose de criterios cualitativos, por ejemplo de dentición, se suelen tabular las características clave y las edades correspondientes en meses o años. En el caso de criterios cuantitativos, tales como el peso, se ajusta una curva de crecimiento teórico (Ricklefs 1967) o una regresión por cuadrados mínimos entre la edad (variable independiente) y la medida (variable dependiente), con sus respectivos límites de confianza. La edad de un individuo de edad desconocida se calcula por la regresión inversa. Si la edad es muestreada al azar y el error de muestreo es semejante para la edad y la medida, se pueden revertir las variables y calcular la edad en función del peso, lo cual permite despejar la edad directamente de la regresión, según Dapson (1980).

Una técnica ideal para estimar la edad es aplicable a animales vivos de todas las edades, permite una separación clara y objetiva de las clases de edad, es independiente del estado nutricional o fisiológico del animal y es de fácil aplicación (Larson y Taber 1980). Sin embargo, las técnicas basadas en características externas apenas rinden pocas clases de edad relativa. Criterios populares como el número de puntas en la caramera del venado o el de anillos de la maraca de la cascabel no son confiables. Se han postulado una amplia gama de criterios y técnicas para precisar la edad de los vertebrados terrestres (Klevezal y Kleinenberg 1967, Morris 1972, Larson y Taber 1980, entre otros).

**A. Peso y talla.** El peso o la longitud corporal en la fase prenatal [(por ejemplo de *Agouti* (Collett 1981), *Hydrochaeris* (López Barbella 1987) y *Odocoileus* (Armstrong 1950)] o postnatal [(*Hydrochaeris* (Ojasti 1973, 1978), *Agouti* (Collett 1981) *Podocnemis* (Ramo 1982), *Didelphis* (Cordero 1983), *Caiman* (Gorzula y Seijas 1989)] se utilizan para estimar la edad cronológica durante el período de crecimiento rápido, pero al avanzar la edad éste criterio pierde vigencia. Además, la tasa de crecimiento varía según la dieta, otras condiciones ambientales, la constitución genética e individualmente. Se aconseja un cuidado especial en la estimación de edad de los individuos silvestres a partir de curvas de crecimiento en cautiverio. La regresión edad-tamaño puede ser válida para una

población, pero es arriesgado extrapolarla a otras, a excepción del crecimiento fetal, que suele seguir un patrón fisiológico bastante estable.

**B. Peso del cristalino.** A partir del trabajo pionero de Lord (1959) sobre la relación entre la edad y el peso seco del cristalino del conejo *Sylvilagus floridanus* de Illinois, Estados Unidos, la técnica ha sido aplicada a varios mamíferos neotropicales: zorros de Cono Sur (Lord 1966), coipo (Gosling et al. 1980), venado cola blanca (Broxk 1972b), vizcacha (Jackson 1986a) y capibara (Lord y Lord 1988). Ojeda y Keith (1982) y Ochoa (1989) emplearon este criterio en el análisis de la estructura poblacional de conejos del norte de Venezuela.

El peso del cristalino es considerado como un buen criterio de edad porque aumenta durante toda la vida - aunque menos a edad avanzada- por la acumulación de proteínas insolubles lo cual permite subdividir también los adultos en clases de edad. El crecimiento del cristalino presenta poca variación individual (Dapson e Irland 1972) y es similar para ambos sexos, aún cuando exista dimorfismo en el tamaño corporal (Gosling et al. 1980, Jackson 1986a).

La técnica es relativamente sencilla: se extraen los ojos de una serie representativa de animales sacrificados de edad conocida, se fijan en formol por una semana o más, se separan y secan los cristalinos a peso constante y se pesan. Luego se ajusta la regresión entre el peso del cristalino y la edad. Jackson (op. cit.) logró un ajuste lineal con la transformación de edad a  $\ln(\text{edad} + \text{el período de gestación})$ . Una vez definida la regresión, la edad de los animales de edad desconocida se calcula a partir del peso seco del cristalino de los mismos. En el caso de mamíferos pequeños, Dapson e Irland (1972) recomiendan la determinación colorimétrica de tirosina insoluble (un componente proteico del cristalino), en lugar del peso.

**C. Dentición.** El orden de erupción, reemplazo y desgaste de la dentición ofrece un criterio práctico, versátil y bien documentado para la estimación de la edad de mamíferos, especialmente de ungulados, como en el caso del venado cola blanca (Severinghaus 1949), pecarí menor (Kirkpatrick y Sows 1962) y guanaco (Raedeke 1978). Froehlich et al. (1981) establecieron la cronología dentaria de *Alouatta*

*palliata* en Panamá, Cordero y Nicolás (1987) de *Didelphis marsupialis* en Venezuela y Soini y Soini (1990) de *Saguinus y Cebuella* en Perú. La técnica funciona también para la paca (Collett 1981).

La erupción de dientes avanza de adelante hacia atrás en una secuencia cronológica estable. Primero aparecen los incisivos, luego los caninos y los premolares de la dentición láctea y después los molares. Los dientes permanentes reemplazan a sus equivalentes lácteos en el mismo orden, conjuntamente con la erupción completa de los últimos molares. Los dientes con raíces poseen al emerger su forma y tamaño definitivos. Su aspecto cambia con la edad debido al desgaste, que está documentado mejor para los molares selenodontos de los rumiantes. Los dientes sin raíces, tales como los incisivos de roedores y lagomorfos y los molariformes de los lepóridos y el capibara, crecen continuamente. Sus dimensiones son proporcionales al tamaño corporal y el desgaste de la corona es pareja y no permite discriminar la edad. Los criterios de edad de Severinghaus (1949) para el venado cola blanca de Nueva York se han utilizado para estimar la edad en venados neotropicales (Branan y Marchinton 1985, Brox 1972b). Sin embargo, es posible que se den diferencias entre poblaciones en la cronología dentaria así como en el desgaste dental, por lo cual sería deseable desarrollar patrones de edad dental para las poblaciones de venados de América Latina. Este método también permite estimar la edad de restos de animales encontrados en el campo.

**D. Líneas de crecimiento.** Uno de los criterios más útiles son los estratos o líneas de crecimiento periódico, análogos a los anillos de crecimiento de muchos árboles. Durante períodos de mayor crecimiento de las estructuras óseas se forman fajas anchas que se alternan con líneas estrechas de menor crecimiento. Un solo período anual de menor crecimiento resulta en una línea estrecha anual o línea primaria. Las líneas de crecimiento en los escudos córneos de muchos quelonios ofrecen un criterio confiable para estimar la edad absoluta de los reptiles (Gibbons 1976). Pritchard y Trebbau (1984) reportan conteos de líneas de crecimiento para varias especies de quelonios neotropicales. Sin embargo, la relación entre el número de líneas y la edad en años queda por verificar, ya que la existencia de líneas no siempre implica que sean anuales.

Líneas de crecimiento periódico se presentan en varias estructuras óseas de mamíferos (Klevezal y Kleinenberg 1967), pero son más constantes y mejor definidas en el cemento que rodea la dentina de las raíces de los dientes. Se les puede observar en cortes histológicos, preferiblemente transversales -por eso se llaman líneas en lugar de anillos- de dientes con raíz descalcificados o secciones finas y pulidas sin descalcificar, y su presencia es casi universal en los mamíferos. Las especies estudiadas en latitudes templadas y frías suelen presentar una línea primaria anual -que corresponde usualmente al invierno- y a menudo líneas secundarias de diverso origen. La acumulación de estratos de cemento empieza con la erupción del diente, por lo cual hay que corregir el tiempo indicado por las líneas primarias, según la cronología de erupción de los dientes (Grue y Jensen 1979). Varios ungulados africanos presentan también líneas primarias, asociadas a la estación seca, pero en términos generales son menos nítidas que las de los mamíferos de tierras más frías (Spinage 1976). En áreas de dos períodos secos anuales se producen dos líneas estrechas.

En el Neotrópico, la técnica ha sido empleada exitosamente con el vampiro común (*Desmodus rotundus*) de Argentina, Brasil y México (Linhart 1973, Lord et al. 1976), el venado cola blanca de los Llanos venezolanos (Brox 1972b) y la paca de Colombia (Collett 1981). Este último autor encontró en el cemento del primer molar, además de líneas primarias, líneas secundarias asociadas al “veranillo” que ocurre dentro del período lluvioso. El criterio es válido también para el pecarí de collar de Texas (Low 1970). La presencia y nitidez de las líneas primarias parece acentuarse con los contrastes estacionales del hábitat. Se desconoce la capacidad de resolución de esta técnica en ambientes relativamente estables, como las selvas húmedas tropicales. Aun cuando se trata de un criterio discreto (línea primaria = año de vida), su validez debe documentarse con animales de edad conocida (Dapson 1980), procedentes del ambiente natural, porque en cautiverio se producen a veces estratificaciones aberrantes (Grue y Jensen 1979).

A pesar del desarrollo de múltiples técnicas, la estimación de edad absoluta confronta serias limitaciones. No disponemos de criterios morfológicos para estimar la

edad de aves adultas (Larson y Taber 1980). La única manera de explorar la relación entre la edad, la fecundidad o mortalidad en aves y la mayoría de reptiles es el seguimiento de individuos marcados. La estimación de la edad real en mamíferos es factible generalmente recién después de la muerte del individuo, es decir, cuando éste ya dejó de ser miembro de la población. La obtención de series representativas de animales de edad conocida implica años de trabajo y cuantiosos gastos. Las pautas de edad que funcionan para una población no son necesariamente válidas para otras de la misma especie y la capacidad de resolución de las técnicas suele ser inversamente proporcional a la edad alcanzada. Empero, la menor exactitud de los estimadores en la edad avanzada no es tan preocupante porque los individuos viejos suelen constituir una fracción mínima de las poblaciones naturales.

### 6.3 REPRODUCCIÓN Y NATALIDAD

Las tasas de crecimiento poblacional, introducidas en la sección 6.1, son abstracciones matemáticas. Sus valores son resultados de dos procesos biológicos opuestos: el aumento del número de individuos por natalidad y su disminución por mortalidad. Además, algunos individuos pueden moverse de una población a otra la cual se expresa como inmigración y emigración. Por lo tanto,  $r = b - d + i - e$ , donde  $b$ ,  $d$ ,  $i$  y  $e$  son las tasas instantáneas de natalidad, mortalidad, inmigración y emigración, respectivamente. El manejador de fauna no puede manipular  $r$  directamente sino mediante los procesos biológicos que lo generan.

Los organismos se multiplican por reproducción a nivel individual, que en términos poblacionales, se expresa como natalidad. El estudio de la natalidad ilustra el principio de que se muestrea en un nivel de organización (individuos), se examinan procesos y estructuras en un nivel inferior (órganos) y se generaliza en el nivel superior (población). Incluye una amplia gama de aspectos, desde detalles de la fisiología reproductiva y energética hasta la evolución de biohistorias y estrategias demográficas y reproductivas. Este último aspecto, aunque de corte teórico y hasta especulativo, ofrece un marco de referencia de gran utilidad para la comprensión de la dinámica poblacional y el diseño de planes de manejo.

#### 6.3.1. Estrategias reproductivas

El número de descendientes producidos para la siguiente generación expresa el éxito reproductivo o la aptitud darwiniana de un individuo y juega un papel crucial en el escenario evolutivo. La selección natural favorece las biohistorias que maximizan el valor reproductivo total (fecundidad actual más el valor reproductivo futuro; Begon et al. 1990).

Existen diversas alternativas para maximizar la prole, pero éstas suelen ser mutuamente excluyentes. La inversión reproductiva (la proporción de recursos asignados para la reproducción durante un período) que puede hacer un individuo es finita; el aumento momentáneo de tal inversión tiende a disminuir la sobrevivencia y reproducción futura. Si el individuo produce crías grandes, cuyas opciones de sobrevivencia son mayores que las de crías pequeñas, el número de las mismas se reduce; si produce crías numerosas, han de ser pequeñas. Las opciones disponibles dependen también del tamaño y la historia filogenética del organismo. Por ejemplo, el tamaño corporal grande suele asociarse con un ciclo de vida largo, reproducción retardada y camada reducida (Weir y Rowlands 1973, Tuomi 1980, Eisenberg 1981). En aves, las crías precoces son la regla en especies de nidada muy numerosa, mientras que en mamíferos sucede lo contrario. El éxito de diferentes estrategias depende además de las condiciones del hábitat (Begon 1985, Partridge y Harvey 1988).

La teoría de la selección densodependiente enfatiza las dos estrategias opuestas, conocidas como la **selección  $r$**  y la **selección  $K$**  (MacArthur y Wilson 1967, Pianka 1970, McCullough 1979, Begon et al. 1990). Postula, en esencia, que en los hábitats impredecibles y efímeros se presentan períodos favorables que permiten una expansión casi exponencial de la población hasta que una mortalidad inevitable, causada por agentes externos que se tornan deletéreos, arrasan con la mayoría de los individuos, independientemente de su tamaño o edad. En tales ambientes, la selección natural favorece la estrategia  $r$ : una multiplicación rápida (maduración sexual temprana, alta inversión reproductiva, camada grande, semelparidad) y capacidad de colonización para aprovechar con eficiencia

los lapsos y espacios favorables. Estas características son compatibles con un tamaño corporal reducido; un tamaño mayor implicaría un ciclo de vida más largo y no confiere ventaja porque la mortalidad afecta a todos por igual.

Por otra parte, muchas poblaciones de ambientes poco variables o estacionales, pero predecibles, tienden a vivir en densidades poblacionales que se aproximan a la capacidad de carga de su hábitat,  $K$ . Los patrones de sobrevivencia y fecundidad de los adultos están controlados por la competencia intraespecífica; las crías nacidas en este ambiente saturado compiten en desventaja con los adultos y su sobrevivencia es menor. En este escenario, la selección favorece a las crías grandes y precoces, que implica menor tamaño de camada, un largo período de desarrollo hasta la madurez sexual, cuidado parental y reproducción iterópara con intervalos largos. La inversión reproductiva es proporcionalmente menor que la de las especies  $r$ , porque en un entorno competitivo los adultos deben invertir bastante en su propia sobrevivencia. Se postula también que un tamaño corporal grande es un complemento ventajoso de esta estrategia.

Esta dicotomía tiene sentido, aunque la mayoría de las poblaciones se ubican en posiciones intermedias entre los dos extremos, o bien los combinan. Los grandes reptiles, por ejemplo, poseen una estrategia reproductiva tipo  $r$  pero sobrevivencia adulta de tipo  $K$ . En la fauna cinegética neotropical predominan especies silvícolas de ciclo largo, poco prolíficas y relativamente grandes, mientras que las especies más prolíficas y de ciclo corto se encuentran en áreas abiertas, alteradas, húmedales y en otros hábitats con mayor heterogeneidad temporal. Esta situación concuerda con las predicciones de la teoría de la selección  $r$  y  $K$ . No es necesariamente una prueba de la validez de la teoría, pero repercute profundamente en la dinámica poblacional y en las opciones de manejo de la fauna en diferentes tipos de hábitat.

### 6.3.2 Cuantificación de la natalidad

La natalidad se expresa, en la forma más sencilla, por el número de individuos que nacen en una población durante un período, pero usualmente se cuantifica como una tasa, en relación a la población que produjo tal aumento. En la demografía humana, se emplea

generalmente la **tasa cruda de natalidad** por mil, o sea el número de nacimientos al año por 1000 habitantes. **La tasa específica de natalidad** indica el número de nacimientos por lote de reproductores efectivos (hembras maduras); **la tasa instantánea de natalidad** expresa el número promedio de nacimientos por individuo durante una unidad de tiempo, de la misma manera que la tasa instantánea de crecimiento poblacional  $r$ , mientras que **la tasa de fecundidad ( $m_x$ )** de las tablas de vida señala el número promedio de hijas por madre de clase de edad  $x$  en un lapso de tiempo. El estudio práctico de la natalidad en general se concentra en las hembras, suponiendo tácitamente que habrán machos suficientes para fecundarlas.

La natalidad se puede cuantificar registrándola directamente mediante el seguimiento de una población piloto (en un área pequeña) o colonia reproductiva, o estimando los parámetros reproductivos de una población por muestreo y calculando de estos datos la tasa de natalidad como producto del tamaño de la camada o nidada, la frecuencia de reproducción y la fracción o número de hembras maduras que se reproducen efectivamente.

**A. Tamaño de camada o nidada.** El tamaño de la camada o nidada que nos interesa es el número de crías vivas por hembra. Su valor es relativamente constante para muchas especies poco prolíficas, pero variable en otras. El tamaño de la camada se puede estimar contando los fetos de una muestra de hembras, preferiblemente en la etapa final de la gestación, para poder descontar la mortalidad intrauterina. Otra alternativa es contar las crías recién nacidas en el campo o en los nidos. Estas cifras subestiman el número promedio de crías al nacer si los neonatos sufren una alta mortalidad. En algunos casos, el tamaño de la camada se puede estimar después del parto por las cicatrices placentarias del útero, por ejemplo en *Agouti* (Collett 1981) y *Lagostomus* (Jackson 1989), o por las cicatrices de los cuerpos lúteos de gestación en los ovarios de *Odocoileus* (Golley 1957, Brox 1972a). Estas técnicas permiten cuantificar el aporte reproductivo pasado de hembras abatidas en temporadas de caza después del período reproductivo.

El tamaño de la nidada se determina usualmente contando los huevos depositados en los nidos o en la cavidad

abdominal de las hembras (en reptiles). Esta cifra es igual o mayor que el número de neonatos porque los huevos no viables no pueden distinguirse externamente de los demás. En algunos casos, más de una hembra pone en un mismo nido, lo cual dificulta la estimación del número de huevos por hembra. En muchos reptiles, el tamaño de la camada varía ampliamente en función del tamaño de la hembra. Aún así, el tamaño de la camada o nidada es normalmente el parámetro reproductivo más fácil de estimar y mejor documentado en la bibliografía.

**B. Periodicidad y frecuencia.** La reproducción puede ocupar un lapso prolongado. En mamíferos abarca usualmente el período de celo y fecundación, gestación, parto y lactación; en las aves comprende la formación de pareja, nidificación, fecundación, desove, incubación y alimentación y/o cuidado por uno o ambos progenitores. Cada una de estas etapas es importante, pero como fecha de referencia de la periodicidad reproductiva se considera la del nacimiento de las crías, si bien algunos ornitólogos prefieren como criterio el lapso cuando los nidos aparecen con huevos. Caughley (1977) recomienda precisar la fecha promedio de nacimiento con su varianza, a partir de la frecuencia de partos  $f$  en intervalos sucesivos  $x$ , en lugar de indicar el lapso de mayor incidencia de partos. Es obvio que las fechas de los partos se pueden precisar sólo en cautiverio o en estudios de campo intensivos. Sin embargo, las fechas de nacimiento se pueden extrapolar también del aspecto y tamaño de los fetos en animales cazados en fechas conocidas, si se disponen de datos cronológicos del desarrollo intrauterino. El ciclo reproductivo se detecta también estudiando la variación del tamaño, aspecto y actividad de las gónadas en el tiempo.

La gran mayoría de la fauna silvestre de latitudes templadas y frías se reproduce una vez al año. Las crías nacen típicamente durante un lapso corto en primavera o verano. La fauna tropical conforma un cuadro más complicado. La reproducción de algunas poblaciones es estrictamente estacional (por ejemplo en iguanas, tortugas acuáticas y muchas aves; Rand 1968, Ojasti 1971, Alho y Pádua 1982, Sick 1988), otras pueden reproducirse en cualquier época pero concentran la mayoría de los nacimientos en ciertos meses (capibara en los Llanos, los pecaríes y *Mazama* y algunos primates; Ojasti 1973, Kiltie

1985, Branán y Marchinton 1987, Soini 1997), o bien la natalidad es virtualmente continua y constante durante todo el año (la paca en Colombia, conejo *Sylvilagus floridanus* en la Península de Paraguaná, Venezuela, y algunos primates (Collett 1981, Ojeda y Keith 1982, Crockett y Rudran 1987). Algunas especies de ciclo muy largo, como las tortugas marinas, anacondas, manatíes y dantas se reproducen apenas cada dos o tres años. La escasez de información cuantitativa no permite generalizaciones definitivas. Sin embargo, las aves como grupo parecen presentar una periodicidad más definida que los mamíferos. Así mismo, es posible que algunas poblaciones de natalidad supuestamente continua concentren los nacimientos en la época más favorable en cada región o tipo de hábitat, pero sin una sincronización entre poblaciones diferentes de la misma especie. Dada la amplia distribución de muchas especies cinegéticas en ambos hemisferios de América tropical, es obvio que la periodicidad sea inversa entre el norte y el sur.

La falta de periodicidad de nacimientos o su dispersión en un largo intervalo no significa necesariamente que todos los individuos se reproduzcan sin cesar. La frecuencia anual de gestación  $FAG$  se puede calcular de la fórmula propuesta por Davis y Golley (1963):

$$FAG = \frac{IMG \times 365}{GV}, \quad (6.10)$$

donde  $IMG$  es la media de la incidencia mensual de gestación (hembras preñadas / hembras examinadas) por 12 meses y  $GV$  la duración de la gestación visible en días. Esta cifra sobreestima la cantidad de nacimientos si ocurren abortos en la población.

**C. Fracción de hembras reproductivas.** Esta cifra se despeja de la estructura poblacional tomando en cuenta la fracción de hembras en la población adulta. Esta fracción depende de la duración de la vida preadulto así como de la mortalidad antes y durante de la madurez sexual, tal como lo visualizan las tablas de vida (6.4.3). Se supone usualmente que todas las hembras maduras se reproducen en cada temporada, pero esto no es cierto en todos los casos.

### 6.3.3 Variación de natalidad

La reproducción depende en gran medida de los patrones fisiológicos, hereditarios y relativamente rígidos que definen la natalidad potencial de una población. Sin embargo, la natalidad real varía según la estructura poblacional y las condiciones ambientales. Dilucidar esta variación es de gran interés práctico, porque así se pueden identificar las variables a manejar para optimizar la natalidad.

La fecundidad suele aumentar con la edad de la hembra y decaer en la edad avanzada. El éxito reproductivo de las hembras primíparas, en particular, puede ser apreciablemente menor que el de las múltiparas (Lowe 1969, Caughley 1977, McCullough 1979). Por eso, en estudios demográficos detallados se emplean las tasas de fecundidad específicas por clase de edad  $m_x$ , que conforman la tabla de fecundidad de la población. En la construcción de tales tablas es importante la fracción de hembras al nacer, porque  $m_x$  se expresa en hijas por madre en cada intervalo de edad. A veces la fecundidad parece ser constante durante la vida adulta (Collett 1981, Jackson 1989), lo que simplifica los cálculos demográficos.

El tamaño de camada aumenta también con el volumen corporal en muchos reptiles porque la inversión reproductiva tiende a ser proporcional al tamaño de la hembra (Ramo 1982, Thorbjarnarson y Hernández 1993, Ascanio 1995). Ojasti (1973) encontró una regresión positiva entre el peso de la hembra (excluyendo el tracto genital) y la frecuencia anual de gestación del capibara. Es obvio que peso y edad están correlacionados, pero un gran tamaño puede estar vinculado también con una buena condición fisiológica del animal.

El aporte reproductivo depende, de hecho, del bienestar de los animales que a su vez tiene que ver con las condiciones del hábitat, la dieta y, por ende, la densidad poblacional. En el venado cola blanca, la fracción de hembras con más de una cría, la fracción de hembras reproductivas y la velocidad de maduración sexual son inversamente proporcionales a la densidad poblacional (McCullough 1979, Teer 1984). Lochmiller et al. (1986) comprobaron que una baja calidad de dieta inhibe la reproducción del pecarí menor. La fracción de hembras paridas en poblaciones de vicuña varía de un año a otro según la densidad y la precipitación

(Torres 1987); la incidencia de gestación del capibara se incrementa con una mejor disponibilidad de agua en la estación seca y la natalidad decrece con la densidad (Ojasti y Sosa-Burgos 1985). Gibbons (1982) asevera que el tamaño de camada en tortugas dulceacuícolas en América del Norte es relativamente constante, pero la frecuencia de las puestas varía ampliamente de un año a otro.

Aparte de la variación local de natalidad, existen diferencias en la escala geográfica. El tamaño de la camada tiende a ser mayor en latitudes frías y templadas disminuyendo hacia el trópico, pero una reproducción más continua puede compensar este efecto (Brokx 1972a, 1984, Ojeda y Keith 1982, Murray 1985).

## 6.4 MORTALIDAD Y SOBREVIVENCIA

### 6.4.1 Nociones generales

El aporte del individuo a una población finaliza con su muerte. Esto se expresa en términos poblacionales usualmente por la **tasa cruda de mortalidad** (el número de muertes durante un intervalo, dividido entre el tamaño poblacional al iniciarse el lapso; a menudo se indica por ciento o por mil), por la **tasa específica de mortalidad**,  $q_x$ , por clase de edad  $x$ , o sea la fracción de individuos de una clase de edad  $x$  vivos al iniciarse un intervalo que mueren durante el mismo, o la tasa finita o instantánea de mortalidad. La sobrevivencia se refiere a la fracción de individuos restantes después de un intervalo y su valor es igual a uno menos la tasa de mortalidad. La mortalidad deprime la tendencia natural de las poblaciones a crecer por efectos de la natalidad, así que los dos procesos en conjunto determinan en alto grado la dinámica y estructura poblacional.

A manera de introducción es oportuno definir algunos términos de uso frecuente que califican la mortalidad.

**Aditiva versus compensatoria.** Si el efecto de dos o más agentes de mortalidad es independiente, la mortalidad resultante es aditiva. Si, en cambio, la mortalidad ocasionada por un factor atenúa el efecto de otro, se trata de mortalidad compensatoria.



**Densodependiente versus densoindependiente.** En el primer caso, la fracción de muertes ocasionadas por un determinado factor aumenta con la densidad poblacional; mientras que en el segundo, la mortalidad es proporcional a la intensidad del agente causal, sin estar afectada por la densidad.

**Traumática versus crónica.** El primer término engloba el efecto de agentes de acción repentina y más o menos independientes de la condición previa del individuo, tales como cacería, depredación, accidentes, extremos climáticos o epidemias virulentas. El segundo se refiere a la mortalidad resultante de un debilitamiento gradual por malnutrición, vejez, carga parasitaria, etc.

**Natural versus por caza.** Minimizar la primera para optimizar la segunda es una estrategia frecuente en el manejo de las especies cinegéticas, lo cual justifica esta separación. También las técnicas de cuantificación de las dos son diferentes.

Estas categorías no son mutuamente excluyentes. Es obvio que la mortalidad densodependiente es mayormente crónica y compensatoria y la traumática tiende a ser densoindependiente.

En términos generales, la mortalidad en poblaciones naturales depende más de las condiciones ambientales que de los factores genéticos, (que definen la longevidad potencial), en comparación con la natalidad. En consecuencia, la mortalidad tiende a variar más en el tiempo y de un lugar a otro y ofrece mayores opciones para el manejo, pero al mismo tiempo es un proceso más complicado y difícil de elucidar. Existen numerosos agentes de mortalidad que actúan de una manera diferente según las etapas de la vida individual y las épocas del año. La documentación disponible sobre la mortalidad es, por lo general, más fragmentaria y menos aplicable a otras poblaciones conoespecíficas que la que se refiere a la natalidad.

#### 6.4.2. Estimación de la mortalidad o sobrevivencia

**A. Métodos directos.** Casi la única mortalidad en las poblaciones silvestres que se puede registrar directamente

al momento de producirse es la ocasionada por cacería. Por otra parte, el seguimiento intensivo de poblaciones de vertebrados grandes en sabanas u otros hábitats abiertos permite localizar y examinar los restos de animales muertos y por lo tanto cuantificar la mortalidad. Esta técnica subestima la mortalidad de las primeras clases de edad porque los despojos de éstas son más difíciles de detectar o pueden desaparecer por completo. A veces el seguimiento de la sobrevivencia de crías en camadas identificables puede completar estos registros. El seguimiento directo de la mortalidad puede revelar las fracciones de animales que perecen por diversas causas, en diferentes épocas del año y por clase de edad, aportando así datos para las tablas de vida y de mortalidad. El registro de restos se ha empleado para dilucidar los patrones de mortalidad del guanaco (Raedeke 1978), vicuña (Franklin 1982, Hofmann et al. 1983) y capibara (Ojasti 1973, Schaller y Vasconcelos 1978b, Jorgensen 1986).

**B. Tasas de sobrevivencia.** La estimación directa de la mortalidad es factible en casos muy contados. Lo más usual y práctico es estimar la sobrevivencia a partir de la fracción de individuos restantes al cabo de un período. Esto puede hacerse tanto para la población total como para un sector de la misma como las crías en sus primeras etapas de vida. El procedimiento más sencillo es estimar las abundancias,  $N_0$  y  $N_1$ , en dos instantes, 0 y 1, respectivamente, separados por un intervalo cuando la natalidad y la dispersión son despreciables, y aplicar las siguientes fórmulas:

$$\text{Tasa finita de sobrevivencia } TFS = \frac{N_1}{N_0} \quad (6.11)$$

$$\text{Tasa instantánea de sobrevivencia } TIS = \ln\left(\frac{N_1}{N_0}\right) \quad (6.12)$$

$$\text{Tasa finita de mortalidad} = 1 - TFS. \quad (6.13)$$

$$\text{Tasa instantánea de mortalidad} = 1 - e^{TIS}. \quad (6.14)$$

Las dos últimas son, en realidad, estimadores de tasas de desaparición si la emigración y la mortalidad operan al mismo tiempo. Esta técnica de estimación de la mortalidad

es procedente cuando la natalidad se concentra en un breve impulso, seguido por un largo período cuando solo presenta mortalidad. La exactitud de estos estimadores depende de la confiabilidad de los datos de abundancia así como de una posible interferencia de la dispersión.

**C. Estimación por marcado y recaptura.** Los métodos de marcado y recaptura múltiple para poblaciones abiertas (por ejemplo, Jolly-Seber y Bailey, ver 5.3.2, B) aportan estimadores de sobrevivencia o mortalidad. El marcado y la recaptura se puede emplear también específicamente para investigar la sobrevivencia. Una técnica sencilla es marcar un lote de individuos  $M$ ; en recapturas sucesivas con un esfuerzo constante aparecen  $m_0, m_1, m_2 \dots m_n$  individuos (liberados después de cada registro), cuyo número disminuye gradualmente por la mortalidad. Esto permite graficar la curva empírica de mortalidad en el tiempo para ajustar la regresión:

$$\ln m = a - bt, \quad (6.15)$$

donde el tiempo  $t$  se cuenta a partir de la fecha de la primera recaptura y  $b$  estima la tasa instantánea de mortalidad (siempre negativo) en las mismas unidades de  $t$  (Caughley 1977).

En el caso de poblaciones sometidas a extracción, las recapturas proceden de animales abatidos por los cazadores y son, por lo tanto, terminales. Aplicando la notación del ejemplo anterior y suponiendo una temporada de caza corta y de la misma intensidad en años consecutivos, que las clases de edad sean igualmente susceptibles a la cacería, que las marcas no se pierdan y que la fracción de marcas recuperadas del total de animales marcados y abatidos sea constante, la tasa de mortalidad será proporcional a la disminución de marcas recuperadas en las temporadas sucesivas y se calcula de la siguiente ecuación, dada por Caughley (1977):

$$\text{Tasa finita de mortalidad (media)} = m_0 / \sum m_n, \quad (6.16)$$

Si la población es sedentaria con una dispersión despreciable y si todos los individuos marcados son registrados, la tasa finita de mortalidad por caza durante la primera temporada será  $m_0/M$ ; la diferencia entre ésta y la tasa calculada de la ecuación 6.16 mide la tasa finita

de mortalidad natural.

En el estudio de la dinámica poblacional de aves se acostumbra anillar lotes de pichones en años consecutivos, registrar y tabular las recapturas de diversas cohortes por varios años y calcular de estos datos las tasas de mortalidad por clases de edad. Sin embargo, estos estimadores implican numerosas premisas tan difíciles de satisfacer que Anderson et al. (1985) recomiendan no usar el método. Por esta razón, y porque la edad de las aves adultas no es deducible de su morfología, la variación de mortalidad con el avance de la edad en aves es poco conocida.

El seguimiento por biotelemetría (marcado y rastreo con radio que permiten la localización recurrente del individuo) abre nuevas perspectivas para la estimación de la sobrevivencia. En este orden de ideas, Trent y Rongstad (1974) estimaron la sobrevivencia diaria de conejos dividiendo el número de días-radio (sumatoria de individuos marcados y la duración del seguimiento) sin muertes entre el total de días-radio, o sea,

$$\text{Tasa finita de sobrevivencia} = \frac{x - y}{x}, \quad (6.17)$$

donde  $x$  es el número días-radio, e  $y$  el número de muertes.

**D. Estimación de tasas de cambio.** Este método se presta para estimar la mortalidad de poblaciones compuestas de dos tipos de individuos distinguibles por sexo, edad o tamaño, cuando la mortalidad afecta mucho más a uno de los dos segmentos poblacionales. Aplicando la notación de Downing (1980), se estima el porcentaje de individuos de un tipo, por ejemplo, machos, antes  $P$  y después  $R$  de la temporada de caza mediante observaciones de campo, el porcentaje  $K$  del mismo tipo de individuos en la cosecha y se aplica la ecuación:

$$\text{Tasa finita de mortalidad (por caza)} = \frac{P - R}{R - K} \quad (6.18)$$

La tasa específica de mortalidad por caza de los dos tipos de individuos se calcula multiplicando la tasa que resulta de la ecuación 6.17 por  $K/P$  para cada tipo de individuos. Esta técnica y versiones más elaboradas de la misma se emplean ante todo en el manejo de poblaciones de cérvidos sometidas a caza. También es aplicable cuando la intensidad de la mortalidad natural de adultos y jóvenes es diferente

entre ellos y si se conoce la relación joven/adulto antes y después, así como la fracción de jóvenes entre los muertos.

La mortalidad natural es a menudo el componente de la dinámica poblacional más difícil de cuantificar directamente, pero que puede ser estimada por diferencia: Se considera que los cambios del tamaño poblacional de un año a otro (estimado en el campo antes de la temporada) se deben a la adición por natalidad (estimada de la relación crías/hembra), a la mortalidad por cacería (registrada en las estaciones de control o calculada de la tasa de cambio) y a la mortalidad natural, que se calcula por diferencia (Teer 1984).

**E. Estimación de la estructura etaria.** Por lo regla general, la frecuencia de las clases de edad sucesivas en una población es inversamente proporcional a la edad alcanzada. La biología pesquera emplea la regresión negativa entre la edad  $x$  y la frecuencia de la clase de edad  $f_x$  para estimar la tasa de mortalidad (Ricker 1975), porque el conteo de las líneas de crecimiento de las escamas permite identificar la edad de los peces en años. Varios tipos de ecuaciones pueden describir la disminución de frecuencia al avanzar la edad. En el caso más sencillo, cuando la estructura etaria es estable y las tasas de crecimiento y de mortalidad no varían de un año a otro o según las clases de edad, la tasa instantánea de mortalidad es una función logarítmica-lineal del tiempo e igual al coeficiente de regresión que se despeja de la ecuación 6.15 (caso especial donde el marcado identifica las clases de edad) sustituyendo los  $m$  por los  $f_x$  y  $t$  por  $x$ . Ya que la mortalidad de las primeras clases de edad suele ser mayor y/o porque las técnicas de muestreo subestiman su frecuencia, esta regresión se emplea ante todo para cuantificar la mortalidad adulta. El empleo de esta técnica presupone un muestreo representativo de la estructura poblacional (ver 6.2.2) y la identificación acertada de la edad absoluta. El método es aplicable también cuando la mortalidad adulta varía con la clase de edad, caso frecuente en mamíferos de mayor porte, pero implica una ecuación más complicada.

### 6.4.3 Tablas de vida

Las tablas de vida, llamadas también las de sobrevivencia y mortalidad (Downing 1980), brindan una metodología para

cuantificar, ordenar y analizar la mortalidad por clases de edad desde varios puntos de vista. Tienen su origen en la demografía humana, específicamente en la matemática actuarial desarrollada por las compañías de seguros. A partir del trabajo pionero de Deevey (1947), las tablas de vida son herramientas de uso frecuente en ecología. Existen dos tipos principales de tablas de vida: **horizontales** basadas en el seguimiento de una cohorte, y **verticales** o estáticas reconstruidas de la estructura etaria poblacional o de la edad al morir. Ambas presuponen una población sin dispersión. Las tablas de vida se calculan a menudo separadas para ambos sexos.

**A. Estructura.** Las tablas de vida se componen de una serie de columnas que se calculan unas de otras por medio de una simple aritmética (Tabla 6.2):

1)  $x$ : Clase de edad (o simplemente edad), empezando con  $x = 0$ , o sea el intervalo de edad entre 0 y 1 unidades de tiempo (días, meses o años, lo que resulte más práctico considerando la duración del ciclo de vida individual).

2)  $f_x$  o  $n_x$ : La frecuencia de la clase de edad  $x$  o el número de individuos vivos al iniciarse el intervalo  $x$ .

3)  $l_x = f_x/f_0$ : La probabilidad de sobrevivencia o simplemente sobrevivencia desde la edad 0 hasta la edad  $x$ ; su valor es 1 para  $x = 0$  ( $f_0/f_0$ ). La columna de  $f_x$  es una función monótona decreciente de la edad; si un valor de  $f_x$  resulta mayor que el anterior por efectos del azar en tablas de vida verticales, conviene suavizar la distribución de los  $f_x$ .

4)  $d_x = l_x - l_{x+1}$ : Mortalidad en términos de la fracción de la cohorte que muere durante el intervalo  $x$  a  $x + 1$

5)  $q_x = d_x/l_x$ : La tasa finita de mortalidad o la probabilidad de morir durante el intervalo  $x$  a  $x + 1$

6)  $p_x = 1 - q_x$ : La tasa finita de sobrevivencia durante el intervalo  $x$  a  $x + 1$ . Una columna opcional, de uso frecuente en ecología de insectos (Morris 1959, Rabinovich 1980, Southwood 1978) es  $k_x = \log 10f_x - \log 10f_{x+1}$  que se emplea en el análisis de factores claves para detectar la etapa de vida o factor de mortalidad más relacionado con los cambios interanuales de la población. Se pueden calcular más estadísticas vitales de las tablas

**Tabla 6.2.** Estructura de una tabla de vida horizontal usando como ejemplo el seguimiento de una cohorte de hembras de *Didelphis marsupialis* en un bosque húmedo en Venezuela, desde febrero 1982 hasta mayo 1983 (Cordero 1983); recalculada por bimestres.

x	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$p_x$	$m_x$	$l_x m_x$	$l_x m_x x$
0	36	1,000	0,167	0,167	0,833	0,00	0,000	0,000
1	30	0,833	0,611	0,734	0,266	0,00	0,000	0,000
2	8	0,222	0,055	0,248	0,752	0,25	0,056	0,112
3	6	0,167	0,000	0,000	1,000	0,33	0,055	0,165
4	6	0,167	0,056	0,335	0,665	0,00	0,000	0,000
5	4	0,111	0,055	0,495	0,505	1,25	0,139	0,695
6	2	0,056	0,000	0,000	1,000	6,33	0,355	2,130
7	2	0,056	0,056	1,000	0,000	9,00	0,504	3,528
8	0	0,000						

de vida, pero las ya señaladas y la esperanza de vida al nacer  $e_0$  son las más utilizadas. Algunos autores presentan tablas de vida en números de individuos, a partir de una cohorte inicial de 1000, en lugar de fracciones.

**B. Construcción.** Las tablas de vida de las poblaciones humanas se fundamentan en la columna  $q_x$ , calculada de las estadísticas demográficas de mortalidad  $d_x$  y sobrevivencia  $l_x$  de cada clase de edad. No se disponen de tales estadísticas para la fauna silvestre, sino que deben colectarse los datos, teniendo presente las siguientes opciones:

**1) Seguimiento de una cohorte** de recién nacidos, marcados o en cautiverio. 1) Se registra el número de sobrevivientes de la cohorte inicial  $n_0$  en intervalos secuenciales de duración  $x$  a  $x + 1$ , obteniéndose las frecuencias  $f_1, f_2, f_3, \dots, f_w$ , que permiten calcular las  $l_x$  y las demás columnas (Tabla 6.2), o 2) Se cuenta el número de muertes de la cohorte en intervalos de duración  $x$  a  $x + 1$ , que resulta en una secuencia de números de individuos que perecen en intervalos sucesivos  $f'_1, f'_2, f'_3, \dots, f'_w$ . Estos se transforman en la columna  $d_x$  dividiendo cada  $f'_x$  entre la cohorte inicial  $f_0$ , que es igual a la sumatoria de las muertes, suponiendo que todas han sido registradas (Caughley 1977). Asimismo, los valores de  $l_x$  se calculan

como sumatorias secuenciales de  $d_x$ , desde abajo ( $d_w$ ) hasta el nivel  $x = 0$ . En consecuencia, los cálculos de la tabla de vida se realizan después de morir el último de la cohorte, que puede tardar muchos años y constituye una desventaja del método.

El seguimiento de cohortes documenta con exactitud y realismo los patrones de mortalidad, está exento de premisas especiales, siempre y cuando el número de sobrevivientes o muertes en cada intervalo sea registrado con exactitud. Estas tablas de vida describen la trayectoria de una cohorte particular, pero otras cohortes de la misma población pueden tener un comportamiento diferente.

**2) Edad al morir.** En el caso de mamíferos grandes puede ser factible colectar en el campo una muestra representativa de cráneos de animales muertos, estimar su edad al morir, tabular las frecuencias de cada clase de edad,  $f'_0, f'_1, f'_2, \dots, f'_w$ , y estimar las  $d_x, l_x$  y las demás columnas con el mismo procedimiento empleado para la mortalidad de cohortes. Sin embargo, en este caso la muestra proviene de varias cohortes, cuyo tamaño inicial se desconoce.

Si la población tiene una estructura estable de edad y el número de individuos de la población se mantiene

constante en el tiempo (la tasa intrínseca de crecimiento  $r$  es igual a cero), cabe suponer que el tamaño inicial de las cohortes en el pasado era igual al de la actualidad. Esto se puede estimar de los datos de natalidad ( $n_0 = \sum n_x m_x$ ) y proceder como en el caso de las cohortes.

Si la estructura etaria es estable, pero la población está creciendo o disminuyendo en una tasa  $r$  constante y conocida; las frecuencias de mortalidad  $f'_x$  deben ser corregidas multiplicándolas por  $e^{rx}$ , exceptuando el primer intervalo, que se estima generalmente de la fecundidad y sobrevivencia actual. Esta corrección es indispensable porque si, por ejemplo, la población está creciendo, las  $f'_x$  sobrestiman cada vez más la mortalidad real porque están basadas en cohortes iniciales menores que la actual. Si  $r$  y la estructura etaria varían en el tiempo, el método produce tablas de vida distorsionadas y no debería usarse.

**3) Estructura etaria.** Se extrae una muestra aleatoria (por lo menos de 150 individuos, según Caughley, 1977) de una población empleando un método no selectivo y se ordenan los individuos en clases de edad (o según el estadio de desarrollo en entomología, ver Rabinovich 1980), obteniéndose así estimadores de frecuencias  $f'_x$  de las clases de edad;  $f'_0$  se estima de la natalidad actual. Luego se calculan los valores de  $l_x$ ,  $d_x$ ,  $q_x$  y  $p_x$ . Al igual que en el caso anterior, este método exige una estructura estable de edades y un  $r$  constante y conocido. Si la población crece o disminuye a una tasa  $r$  constante, los  $l_x$  deben ser corregidos:

$$l_x = f'_x e^{-rx} / f'_0 \quad (6.19)$$

Si  $r$  y la estructura etaria son variables, el método no es aplicable.

**C. Utilización.** Las tablas de vida documentan los patrones de sobrevivencia y mortalidad en función de la edad, presentando el mismo proceso con ópticas diferentes. Permiten detectar las etapas de vida más vulnerables, la variación temporal de la población reproductiva, las diferencias entre sexos (si existen tablas separadas para los dos sexos) o poblaciones locales y otros eventos que pueden ser manejados según los propósitos humanos.

Los valores de  $d_x$  son aditivos y permiten calcular la fracción que perece durante una etapa de la vida, por ejemplo, la preadulta, que puede abarcar varias clases de edad. Los  $q_x$  son los menos sesgados por la imprecisión de los datos de sobrevivencia de los neonatos y expresan la intensidad proporcional de la mortalidad de cada clase de edad (Caughley 1966). En poblaciones de mamíferos, los valores de  $q_x$  son típicamente altos en la fase inicial, relativamente bajos a principios de la edad adulta, alcanzando sus valores máximos en la etapa senil, conformando así una curva en forma de U. Analizando curvas de  $q_x$ , es evidente que la mortalidad juvenil es un factor clave en la dinámica de poblaciones silvestres (Caughley 1966, Hanks 1981) y amerita una atención particular en los planes de manejo.

Las tablas de vida de las hembras, conjuntamente con las tablas de fecundidad, sintetizan las estadísticas vitales de una población con estructura etaria y permiten estimar sus parámetros demográficos básicos (Tabla 6.2). El producto  $l_x m_x$  expresa el aporte de la clase de edad a la tasa neta de reemplazo,  $R_0$ , llamada también la tasa neta de reproducción:

$$R_0 = \sum_{x=0}^w l_x m_x \quad (6.20)$$

En concreto,  $R_0$  es el número promedio de hijas que produce una madre durante toda su vida, e integra el efecto de las tasas de sobrevivencia y fecundidad por clase de edad. Se asemeja a la tasa finita de multiplicación porque para una población estacionaria  $R_0 = 1$ ,  $R_0 > 1$  cuando la población crece y  $R_0 < 1$  cuando disminuye. Sin embargo, se obtiene de una manera diferente y su cálculo rastrea los procesos que generan este valor. Estas estadísticas permiten calcular también el tiempo generacional  $T$ , o sea, el lapso promedio que transcurre entre el nacimiento de la madre y su hija:

$$T = \frac{\sum_{x=0}^w x l_x m_x}{\sum_{x=0}^w l_x m_x} \quad (6.21)$$

Es obvio que el tiempo generacional es un factor a tomar en cuenta al diseñar los cronogramas de los planes de manejo. Las tablas de vida permiten estimar además la tasa intrínseca de crecimiento natural,  $r$ . Su valor aproximado es  $r = (\ln R_0)/T$ ; su valor exacto se calcula por iteración de la ecuación de Lotka, ajustando los valores de  $r$  hasta que la sumatoria de los productos sea igual a uno, es decir resolviendo la ecuación

$$1 = \sum l_x m_x e^{-rx} \quad (6.22)$$

Obsérvese que los valores de  $r$  calculados de las tablas de vida verticales (edad al morir o estructura etaria) han de ser valores de  $r_s$ , definido en 6.1.1, ya que la estructura estable de edades es una premisa esencial de las mismas.

La contraparte de la utilidad de las tablas de vida en la comprensión de la dinámica poblacional es lo tedioso y costoso de la recolección de datos y las premisas difíciles de satisfacer, aún bajo condiciones bien controladas (McCullough 1979). Los años consecutivos no son réplicas equivalentes, tal como presume implícitamente la estructura estable de edades. Por consiguiente, las tablas de vida son herramientas del manejo avanzado de poblaciones de ciclo largo, con apreciable variación de sobrevivencia y fecundidad con la edad. Además, hoy en día se disponen de diversos modelos poblacionales de simulación más versátiles y menos exigentes en materia de premisas (ver Fowler y Smith 1981, Rabinovich et al. 1987). Existen pocos ejemplos de tablas de vida para la fauna silvestre neotropical: *Didelphis marsupialis*: sobrevivencia de cohortes (Cordero 1983), *Alouatta palliata*: estructura etaria (Froehlich et al 1981), *Lama guanicoe*: edad al morir (Raedeke 1978) y *Agouti paca*: estructura etaria (Collett 1981).

#### 6.4.4 Causas de mortalidad

Para el manejo de fauna debemos conocer -además de las tasas de mortalidad según la edad- las causas o agentes principales de mortalidad, a fin de poder mitigar sus efectos. Existen numerosos agentes de mortalidad que pueden actuar solos o bien de manera sinérgica. Algunos ejercen un

efecto fuerte y constante que determina el valor promedio de  $r$ ; otros varían en el tiempo y son responsables de los cambios de  $r$ . Leopold (1933) postula que uno o pocos factores controlan las poblaciones de la fauna silvestre en un momento dado, a pesar de la multitud de factores que actúan simultáneamente. Enfatiza que la tarea del manejo es precisamente detectar el o los factores que deprimen la capacidad productiva poblacional en cada caso particular y aplicar las medidas pertinentes para mitigar su efecto. Clasifica los factores en 1) los de mortalidad (cacería, depredadores, inanición, parásitos y enfermedades, accidentes), y 2) los de bienestar (alimento, agua, cobertura, factores especiales) que conforman las condiciones del hábitat y pueden condicionar la susceptibilidad ante los factores directos de la mortalidad.

El estudio cuantitativo de las causas de mortalidad es laborioso. Se realiza por medio de la observación directa, por ejemplo, por seguimiento de la depredación de un lote de nidos, o examinando los restos de animales muertos (6.4.2, A). El aspecto de los cadáveres recientes permite deducir las causas principales de la mortalidad (caza, depredadores diversos, malnutrición, enfermedades), pero identificar el agente de mortalidad de cadáveres sin lesiones externas es siempre difícil.

**A. Caza.** Este agente de mortalidad traumática es un caso especial de depredación, en particular su versión tradicional practicada por indígenas y campesinos (ver 3.4). Es un proceso continuo cuyo impacto sobre la población presa depende de la abundancia de los animales, de los cazadores y su eficiencia (ecuación 6.23), así como de ciertos patrones culturales y mágico-religiosos. El efecto de esta mortalidad se suele estimar comparando la abundancia de la fauna entre áreas con diferentes intensidades de caza (3.7.2). Al aumentarse la abundancia del cazador y/o su eficiencia, la tasa de mortalidad de la presa suele exceder su capacidad de reemplazo y demanda medidas de manejo y control.

El manejo de fauna presupone que la mortalidad por caza sea controlable; de no ser así, es imposible manejar el recurso. La cacería es a menudo el agente principal de la mortalidad adulta para poblaciones manejadas para la cosecha sostenida, concentrándose usualmente en presas adultas en una temporada corta. Cuando ésta precede al

período crítico anual, la cacería puede incrementar la sobrevivencia de la población remanente y actuar así como compensatoria respecto a la mortalidad natural. Las estadísticas de caza documentan los alcances de la mortalidad por cacería y permiten estimar las tasas respectivas si se conoce el tamaño poblacional al iniciarse la temporada. El registro de las presas recobradas debe ser corregido por la fracción de piezas abatidas pero no recobradas, que puede ser elevada (Leopold 1933, Madriz et al. 1981, Almeida et al. 1985, Redford 1992). Por otra parte, el impacto de la mortalidad debido a la cacería furtiva -que suele predominar sobre la legal en América tropical- es difícil de cuantificar directamente y es una gran incógnita como factor de mortalidad.

**B. Depredadores.** Muchos vertebrados, además del hombre, depredan las poblaciones de fauna silvestre. Los datos disponibles al respecto conciernen, ante todo, registros de especies presas en las dietas de depredadores (Crespo y De Carlo 1963, Crespo 1971, Bisbal y Ojasti 1980, Jaksic et al. 1980, Ludlow 1986, Bisbal 1986, Vaughan y Rodríguez 1986, Emmons 1989, Aranda 1994). Emmons (1987) estima que los félidos cazan al año un 8% de los integrantes de sus poblaciones presas en Cocha Cashu, Perú amazónico, utilizando diversas especies más o menos en proporción a su abundancia. Sin embargo, casi toda la información disponible sobre la mortalidad de la fauna neotropical por depredación es cualitativa o anecdótica, limitándose a menudo a listas de los supuestos “enemigos naturales”.

En el plano conceptual, el efecto de una población depredadora sobre la población presa se puede esbozar con la ecuación:

$$dN / dt = rN - NDa, \quad (6.23)$$

donde  $N$  es la abundancia de la presa,  $D$  la del depredador y  $a$  la fracción de encuentros  $ND$  que resultan en una depredación efectiva. La ecuación simplifica una relación compleja, pero expone lo esencial. El impacto de la depredación sobre la presa depende simultáneamente de la densidad de ambas poblaciones y es inversamente proporcional a la relación  $N/D$ . El coeficiente  $a$  incluye también la eficiencia promedio del depredador, la habilidad de la presa para evadir el depredador, y el efecto protector

del hábitat. La realidad de campo es aún más complicada por la interacción simultánea de varias poblaciones depredadoras y presas. La depredación se desenvuelve en esta complicada matriz, y la tasa de mortalidad que genera sobre una población particular depende del tipo, número y selectividad de depredadores, así como de la abundancia, preferencia y capturabilidad de diferentes poblaciones presa. De esta manera, la tasa de mortalidad de una población o clase de edad varía ampliamente en el tiempo y el espacio.

Contrastando con la mortalidad por cacería, el impacto de la depredación natural se concentra a menudo en las primeras etapas de vida, disminuyendo a medida que los individuos alcanzan mayor tamaño y experiencia. Por ejemplo, los neonatos de capibara sufren una alta depredación por parte de aves (*Polyborus plancus*, *Coragyps atratus*) en hábitats de escasa cobertura vegetal; los jóvenes de mayor talla son atacados por babas, anacondas y perros, mientras que los adultos son depredados ocasionalmente por jaurías de perros y felinos grandes (Ojasti 1973, Schaller y Vasconcelos 1978b, Herrera 1986, Jorgenson 1986). Es frecuente también un repunte en la depredación durante los períodos críticos cuando los animales y su hábitat se encuentran en peores condiciones. Además de la mortalidad, la presencia de depredadores puede mantener a las presas en un estado de alerta permanente e interferir así en sus actividades normales. Sin embargo, en términos generales, se estima que una depredación moderada es perfectamente tolerable en el manejo de fauna (Leopold 1933, Giles 1978). Los depredadores constituyen en sí mismos un conjunto valioso de fauna silvestre que amerita un cuidadoso manejo. El control de depredadores, que se tenía antaño como una herramienta básica del manejo de fauna, se justifica en casos contados, por ejemplo, cuando un depredador exótico y agresivo ocasiona una severa mortalidad a la fauna nativa.

**C. Inanición.** La escasez y/o baja calidad de alimentos degradan la condición fisiológica del animal, y resultan en un balance energético negativo perdurable que puede acarrear la muerte por inanición. Esta mortalidad crónica se presenta usualmente hacia el final de un período crítico, y está reforzada a menudo por la competencia inter o intraespecífica y puede ser selectiva en cuanto al sector poblacional. Por ejemplo, al escasear el forraje, las especies

ramoneadoras pueden consumir todo lo que sea comestible hasta la altura que alcancen, por lo cual los jóvenes, de menor estatura, compiten en desventaja con los adultos y sufren una mortalidad más severa. Por otra parte, durante la época de abundancia, los agutíes adultos entierran semillas en sus territorios que les permiten sobrevivir el periodo crítico, mientras que los subadultos, sin territorio, sufren una alta mortalidad (Smythe 1978). La tasa de mortalidad por inanición suele incrementarse con la densidad poblacional, pero no es siempre densodependiente. La baja calidad del forraje puede ser una condición estacional independiente de la densidad, al igual que los años muy secos, que pueden propiciar una alta mortalidad por malnutrición en extensas áreas.

**D. Parásitos y enfermedades.** Todo animal silvestre es normalmente hospedador de varias especies de parásitos, sin que esto afecte mayormente su salud. Pero al degradarse las defensas naturales por la malnutrición, las condiciones climáticas adversas, lesiones o vejez, los patógenos latentes pueden recuperar su vigor, causando enfermedades y mortalidad crónica. Un hacinamiento en altas densidades acelera el agotamiento de los recursos y la transmisión de agentes patógenos, de tal manera que las enfermedades pueden rematar una población ya degradada por otros factores. Por otra parte, un patógeno viral o bacteriano, nuevo en la región, puede propiciar epizootias virulentas en poblaciones previamente saludables. Davis et al. (1972), Davidson et al. (1981), Hofmann et al. (1983), Sows (1984), Gómez-Dallmeier y Cringan (1989), entre otros, resumen la información sobre las patologías de la fauna silvestre. Bellrose (1980) estima que las enfermedades constituyen la segunda causa de mortalidad de los patos (después de la caza). Sin embargo, se sabe poco sobre las tasas de mortalidad por enfermedades, especialmente en el Neotrópico.

La investigación de las enfermedades de la fauna silvestre requiere de necropsias de animales enfermos o recién muertos, estudios patológicos de rigor y cooperación con veterinarios especializados (Wobeser y Sparker 1980, Nettles 1981). La recolección de muestras es laboriosa porque los animales enfermos son presa fácil de los depredadores, y los muertos son difíciles de encontrar y se

descomponen rápidamente en el trópico. Lo poco que se sabe de las enfermedades de la fauna neotropical se concentra en las enzootias, o sea, las enfermedades de la fauna transmisibles al hombre y a sus animales domésticos, por ejemplo, la tripanosomiasis compartida por capibaras y equinos, la fiebre aftosa de los bóvidos y cérvidos, el mal de rabia transmitido por vampiros y carnívoros silvestres.

**E. Accidentes.** Este renglón comprende la mortalidad traumática, ocasionada por diversos factores físicos, naturales (peleas, caídas, incendios, inundación, frío o calor intenso, rayos) o antrópicas (arrollamientos por vehículos de motor, colisiones con lanchas o aplastamiento por maquinaria agrícola, atrapamiento en cercas, artes de pesca, obras hidráulicas, etc.). Son causas de mortalidad ocasional, pero en algunos casos cobran gran importancia. Por ejemplo, los arrollamientos en carreteras es la segunda causa de mortalidad del venado cola blanca en muchas regiones de los Estados Unidos (Puglisi et al. 1974), y la inundación de nidos por crecientes de ríos antes de la emergencia de las crías es la causa más severa de mortalidad en la tortuga *Podocnemis expansa* en el Amazonas (Alho y Pádua 1982, IBAMA 1989) y el Orinoco (Ojasti, 1971).

**F. Otras causas.** A los agentes de mortalidad ya señalados se agrega la intoxicación acumulativa o repentina por biocidas, efluentes industriales, metales pesados y otras toxinas ambientales. Los efectos de tales sustancias se acentúan en los niveles tróficos superiores por la biomagnificación de toxinas en la cadena trófica (McIntyre y Mills 1974, Hudson et al. 1984). La intoxicación por pesticidas es una causa de mortalidad cada vez más frecuente de la fauna silvestre, especialmente en áreas de agricultura intensiva, y demanda una decidida atención por parte del manejador de fauna.

La mortalidad por vejez y los efectos que la acompañan, como desgaste dental extremo, es poco frecuente en poblaciones silvestres, porque la longevidad potencial casi nunca se alcanza en condiciones naturales. Por consiguiente, las estadísticas de las edades máximas que alcanzan las especies de fauna silvestre en cautiverio son de interés sólo como patrones de comparación.



## 6.5 MOVILIDAD Y DISPERSIÓN

La movilidad es algo característico de los animales. Les permite un uso eficiente del hábitat y sus recursos, y responder a los cambios espaciales y temporales de su entorno. La movilidad de la fauna genera múltiples interrogantes para su manejo, tales como ¿La producción de la fauna que se logra mediante el manejo de un área, beneficiará a la misma o se dispersará? ¿Qué tamaño deberá tener un refugio de fauna para proteger efectivamente a determinadas especies claves? ¿Cómo evitar la invasión de especies plaga? ¿Hasta qué punto una reserva puede propiciar la repoblación faunística de sus alrededores? ¿Cuál es el área mínima para el manejo eficiente de una especie particular? ¿Cómo manejar las especies migratorias? Respuestas a preguntas de esta índole demandan datos sobre la movilidad, que a su vez abarca muchos aspectos y escalas, desde lo individual, pasando por la ecología y genética poblacionales, hasta las migraciones intercontinentales y patrones zoogeográficos.

### 6.5.1 Movilidad

Algunos de los interrogantes antes señalados se pueden responder estudiando la movilidad a nivel individual. Una técnica relativamente sencilla para tal efecto es marcar un lote de individuos en puntos conocidos, registrar al cabo de un tiempo los puntos de su recaptura y medir en el mapa las distancias desplazadas. Este tipo de estudios revela el orden de magnitud de los movimientos, que se puede resumir en la distribución de frecuencias de las distancias recorridas. Si los individuos marcados son una muestra aleatoria de la población y la probabilidad de recaptura es independiente de la distancia desplazada, la distribución de frecuencias es usualmente asimétrica, con muchas recapturas cerca (“cerca” puede ser metros o kilómetros, según el tipo de animal) del lugar de marcado y pocas a distancias mayores. Si el valor medio del desplazamiento aumenta apreciablemente al prolongarse el lapso entre el marcado y la recaptura, puede tratarse de una población nómada donde los animales deambulan aleatoriamente y por el simple azar van alejándose de su lugar de origen a medida que pasa el tiempo. Distancias de recaptura más o menos constantes en el tiempo indican una población sedentaria. Si, en cambio, los individuos marcados desaparecen para retornar al cabo

de un tiempo a su lugar de origen, puede tratarse de una migración.

**Las pautas de movilidad determinan en alto grado la escala espacial del manejo.** Por ejemplo, la tortuga *Podocnemis vogli* de los Llanos colombo-venezolanos es sedentaria (Alarcón Prado 1969, Ramo 1982) y es factible manejarla en cualquier fundo que tenga cuerpos de agua permanentes. *Podocnemis expansa*, en cambio, realiza migraciones estacionales de cientos de kilómetros entre sus áreas de alimentación y reproducción (Ojasti 1967), por lo cual el área para manejo debe abarcar inmensas cuencas hidrográficas. Por otra parte, los recorridos diarios de una especie sedentaria pueden exceder el alcance de las migraciones estacionales de otra.

**A. Áreas de vivienda.** Probablemente la mayoría de las especies de la fauna silvestre neotropical es sedentaria. Cada individuo, pareja o grupo social reside en un área finita, satisface allá sus necesidades vitales y rara vez la abandona, a menos que las condiciones se tornen adversas. Tales áreas de movilidad cotidiana individual se denominan áreas de vivienda (“*home range*” en inglés; Burt 1943).

La cantidad de recursos disponibles es proporcional al tamaño del área de vivienda, por lo cual es lógico que un animal grande, con mayor demanda de recursos, precise un área más extensa que un animal menor. McNab (1963) comprobó que el área de vivienda aumenta con la masa corporal y también con el nivel trófico, tal como indican las ecuaciones actualizadas por Harestad y Bunnell (1979) y Lindstedt et al. (1986):

$$\text{Herbívoros: } A = 2,17 M^{1,02},$$

$$\text{Omnívoros: } A = 3,40 M^{0,92},$$

$$\text{Carnívoros: } A = 170 M^{1,03}.$$

donde  $A$  es el área de vivienda en hectáreas y  $M$  la masa corporal en kilos. Estas ecuaciones reflejan las tendencias generales dentro de un nivel trófico, pero en cada caso particular el tamaño del área de vivienda varía también según la calidad del hábitat, sexo y edad de sus ocupantes. Los mamíferos machos recorren generalmente áreas más

grandes que las hembras, el tamaño del área puede ser inversamente proporcional a la densidad y en las especies sociales la extensión del área tiende a ser proporcional al tamaño del grupo.

Diferentes sectores del área de vivienda se pueden utilizar para actividades distintas como alimentación, descanso, vigilancia, reproducción. A menudo el o los ocupantes del área pasan la mayor parte del tiempo en un determinado punto o parche, llamado **centro de actividad** o área nuclear, que puede ser un refugio protector, nido, dormitorio u otro sitio de preferencia, ubicado a menudo en el ecotono de dos o más tipos de hábitats, por ejemplo *Pteronura* (Duplaix 1980) y capibara (Azcárate 1981). Muchos animales utilizan más la parte central del área de vivienda y cada vez menos los sectores periféricos, por lo cual el área carece de límites discretos. Las áreas de vivienda de los individuos o grupos vecinos pueden solaparse. En cambio, si los ocupantes del área lo defienden contra sus conespecíficos, se forman áreas de vivienda exclusivas, nítidamente delimitadas y sin solapamiento, denominados **territorios**.

Desde el punto de vista del manejo es más importante la extensión del área utilizada que la longitud del recorrido total. Por consiguiente, el tamaño promedio del área de vivienda ofrece una medida oportuna de la movilidad cotidiana.

**B. Estimación del área de vivienda.** La forma y el tamaño del área de vivienda se pueden estimar a veces por un **seguimiento directo** y mapeo de las ubicaciones de individuos o grupos, marcados o reconocibles de otra manera, por ejemplo, por el tamaño y estructura del grupo. Esto es más fácil en el caso de territorios, porque el comportamiento de sus ocupantes suele revelar los límites respectivos (NRC 1981: primates, Herrera 1986: capibara, Thiollay 1989b: aves de rapiña). El rastreo por huellas es aplicable bajo ciertas circunstancias. Schaller y Crawshaw (1980), por ejemplo, registraron los lugares utilizados por jaguares individuales, reconocidos por el tamaño de sus huellas. La profusa documentación sobre las áreas de vivienda de los mamíferos pequeños proviene mayormente del seguimiento de individuos marcados en cuadrículas de trampeo (Hayne 1949b, Stickel 1954, Brant 1962).

La **biotelemetría** y más específicamente el rastreo por radio ofrece una herramienta potente para dilucidar los patrones de movilidad local (Amlaner y Macdonald 1980, White y Garrott 1990, Crawshaw 1992). Individuos capturados ilesos son provistos de pequeños emisores de radio (menos del 5% del peso del animal), alimentados por baterías de larga duración. Un receptor con una antena direccional detecta las señales producidas por el emisor que permite la localización del animal hasta una distancia determinada por la intensidad de la señal, la sensibilidad del receptor y las condiciones del terreno. La intensidad de la señal aumenta a medida que el observador se aproxima al animal en línea recta, lo cual permite un rastreo continuo del animal en el campo, por radio o por contacto visual. Una localización secuencial más precisa con menor esfuerzo se logra por medio de una triangulación, es decir, mediante un registro simultáneo de la dirección de la señal desde dos o más estaciones receptoras, separadas por una distancia conocida. A pesar de las limitaciones de orden técnico y económico, esta técnica es una gran innovación en el estudio de la movilidad y utilización de hábitats, ritmos de actividad, sobrevivencia, parámetros fisiológicos, etc. Ha sido aplicada en el Neotrópico para conocer la movilidad de *Didelphis marsupialis* (Sunquist et al. 1987), osos hormigueros (Montgomery 1985), ocelotes (Emmons 1988, Ludlow 1986), jaguares (Crawshaw y Quigley 1984, Rabinowitz y Nottingham 1986), pecaríes (Castellanos 1982, McCoy et al. 1990, Fragoso 1998) manatíes (Montgomery et al. 1981) y caimanes (Muñoz 1990), entre otros.

Las técnicas de recolección de datos produce un conjunto de puntos de ubicación del animal, así como rectas que unen los puntos consecutivos e indican los desplazamientos lineales. Las áreas de vivienda se pueden calcular a partir de registros diarios, mensuales, estacionales, etc. Las técnicas de estimación de la extensión del área de vivienda de las nubes de puntos se agrupan en tres opciones principales:

**1) Polígonos perimétricos.** Una manera simple para trazar los límites del área de vivienda es unir los puntos periféricos en forma de polígono o figura similar (área mínima), que puede ser un polígono convexo (unir los puntos más periféricos para que todos los demás puntos queden incluidos en el área (Fig. 6.5, A), o un polígono cóncavo

(unir los puntos periféricos en cada dirección, desde el punto medio, Fig. 6.5, B); los dos polígonos pueden resultar idénticos si el número de puntos es reducido.

En el caso de cuadrículas de trampeo se puede considerar cada trampa como centro de un cuadrado, cuyos lados son iguales a las distancias entre trampas (Stickel 1954), por lo cual el polígono se pondera por este efecto de borde (Fig. 6.5, C). El tamaño de áreas delimitadas por polígonos depende exclusivamente de los registros periféricos, que es una desventaja en el caso de áreas de vivienda difusas, pero permite visualizar bien la forma de los territorios. A menudo el tamaño del área estimada tiende a crecer con el tiempo como consecuencia de puntos de exploración ocasional fuera del área habitual.

**2) Círculos o elipses y centros de actividad.** Dado un conjunto de coordenadas  $(x_i, y_i)$  se calcula el centro de actividad  $(\bar{x} = \sum x_i/n, \bar{y} = \sum y_i/n)$  de las coordenadas de cada punto de ubicación, y el cuadrado del radio de captura

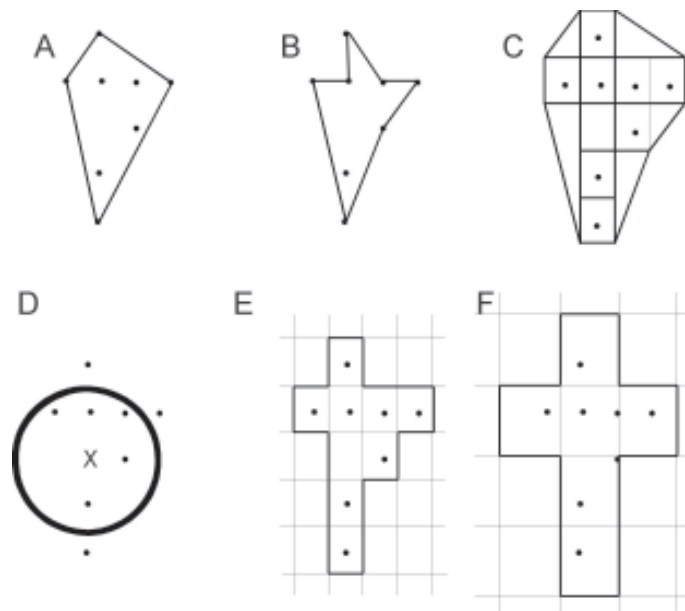
$$r^2 = \frac{1}{n-1} \sum r_i^2, \quad (6.24)$$

donde los radios  $r_i$  son las distancias geométricas al centro de actividad

$$r_i = \left( (x_i - \bar{x})^2 + (y_i - \bar{y})^2 \right)^{1/2}, \quad (6.25)$$

(Calhoun y Casby 1958, Schoener 1981) que definen un área de vivienda circular (Fig. 6.5, D). Esta técnica paramétrica permite trazar círculos concéntricos que encierran el 50, 70, 90 ó 95% de las ubicaciones probables con un nivel de confianza dado, si las coordenadas de los puntos se ajustan a la distribución normal. La técnica facilita también la cuantificación de las distancias y la sobreposición entre áreas vecinas, y el radio de captura ofrece un buen índice de movilidad. Sin embargo, el círculo no se ajusta a las áreas de vivienda alargadas (cuando las varianzas de  $\bar{x}$  é  $\bar{y}$  son desiguales) y abarca espacios no utilizados.

El modelo elíptico y paramétrico propuesto por Jennrich y Turner (1969) es más elástico, ajustándose mejor a la forma real del área de vivienda. Los autores citados, Koeppl et al. (1975) y Macdonald et al. (1980) documentan los cálculos para ajustar áreas de vivienda elípticas. Estas suelen



**Figura 6.4.** Técnicas para estimar el área de vivienda de los puntos de registro: A) polígono convexo, B) polígono cóncavo, C) polígono trazado considerando cada punto como centro de un cuadrado, D) área circular con su centro de actividad, E y F) cuadrículas de dos tamaños.

efectuarse con programas de computación, especialmente en el caso de abundantes datos generados por la biotelemetría.

**3) Cuadrículas.** El área de estudio se divide en células o cuadros de igual tamaño. En la versión más simple, los celdas con puntos de registro, así como aquellos que el animal debe haber atravesado a su paso de un punto a otro, se cuentan como parte del área de vivienda. El tamaño del área estimada depende en parte del tamaño de los cuadros (ver Fig. 6.5 E y F), pero al emplear una escala idónea, el método presenta la configuración real del área de vivienda y la intensidad y solapamiento de su utilización. Estos aspectos se pueden visualizar con gráficos tridimensionales donde las alturas de las barras que representa cada cuadro es proporcional al número de registros en el mismo.

**C. Aplicaciones.** “La movilidad de una especie determina el tamaño mínimo de la unidad de manejo” (Leopold 1933). Los recorridos en las áreas de vivienda son apenas un componente de la movilidad y el tamaño del área de vivienda no es una constante para una especie o población. Sin embargo, la relación entre el tamaño promedio del área de vivienda  $av$  en una población y el de la unidad donde se pretende manejarla  $um$  ofrece una primera aproximación sobre la viabilidad del manejo. Cuando la relación  $um/av$  es grande, la unidad abarca muchas áreas de vivienda y la mayoría de los movimientos está confinada a la unidad de manejo. Al disminuir esta relación, la unidad abarca menos áreas de vivienda que, en muchos casos, sobrepasan los límites de la unidad de manejo. Por ejemplo, un fundo llanero de 1000 ha, bien provisto de cuerpos de agua, es adecuado para manejar capibaras que ocupan -en hábitats óptimos- áreas de vivienda grupales en el orden de los 10 ha (Azcárate 1980, Herrera 1986), pero resulta poco efectivo para ocelotes ( $av$  de 100 a 1000 ha según Ludlow 1986) o para osos hormigueros (2500 ha, approx. según Montgomery 1985). El tamaño del área de vivienda es un criterio rector en la planificación de áreas para el resguardo de grandes carnívoros, que suelen ocupar territorios muy extensos (Eisenberg 1980, Crawshaw 1992, Thiollay 1989b).

### 6.5.2 Migraciones

El término migración se aplica usualmente a los movimientos periódicos y direccionales de individuos o poblaciones

enteras entre dos lugares o regiones. Su forma más conocida son los viajes estacionales de muchas aves, entre sus regiones de nidificación a altas latitudes y las áreas de hibernación tropicales o subtropicales (Keast y Morton 1980, Sick 1988, Stotz et al. 1996). Por su ubicación geográfica, América Latina recibe una copiosa migración del Neártico. La fracción de especies visitantes de la avifauna total es alta en México y América Central (un 20% en Costa Rica y Panamá; Keast 1980) y menor en América del Sur, por ejemplo, 8,8% en Venezuela (Phelps y Meyer de Schauensee 1979) y 7,8% en Brasil (Sick 1988). El contingente de aves migratorias procedentes del sur es menor en Brasil, apenas una tercera parte de las especies visitantes.

Entre las especies migratorias de interés cinegético se destacan, ante todo, los patos. De las 47 especies que ocurren en América Latina 16 son migratorias del norte, y también las poblaciones más septentrionales y meridionales de algunos patos neotropicales realizan migraciones latitudinales (Arellano y Rojas 1956, Dabbene 1972, Weller 1975, Blake 1977). Asimismo, algunas palomas, especialmente las del género *Zenaida* realizan migraciones de largo alcance. Las tortugas marinas constituyen un grupo migratorio de gran interés económico y conservacionista en América Latina (Schulz 1975, Carr 1982, Frazier y Salas 1986, Lagueux 1991).

Además de las migraciones latitudinales y/o de gran alcance existen movimientos estacionales en menor escala, tales como las altitudinales del guanaco (Franklin 1982) y numerosas aves neotropicales (Stiles 1983, Sick 1988). Los patos silbadores y muchas otras aves semiacuáticas, así como algunas palomas, entre otros, presentan extensos desplazamientos pero que son aún poco conocidos (Leopold 1959, Bucher 1982, Gómez-Dallmeier y Cringan 1989, Sick 1988). Las especies de gran movilidad también son a menudo gregarias y sus concentraciones de alimentación, nidificación o en dormideros pueden generar un recurso escénico o cinegético singular. Especies de áreas anegadizas cambian su área de vivienda en respuesta a la escasez o exceso estacional del agua (Brox 1972a, Ojasti 1973, Duplaix 1980, Bodmer 1990). Las migraciones diarias o estacionales de carácter local o regional convergen sin un límite discreto con el nomadismo o una utilización diferencial del área de vivienda según la época del año.

Las migraciones se estudian mediante el seguimiento de las concentraciones de animales en el tiempo y el espacio y especialmente por programas masivos de marcado o anillado, aún incipiente en América Latina. Estas investigaciones aportan datos detallados sobre las rutas de migración y de otros movimientos poblacionales, siempre y cuando la ciudadanía coopere informando a los servicios de fauna sobre los animales marcados y recuperados.

El plan de manejo de especies migratorias ha de abarcar la misma extensión que sus movimientos. Se realiza a macroescala, hasta de alcance intercontinental. Implica convenios y cooperación internacionales y, en el caso de la avifauna acuática y de humedales, una extensa red de áreas protegidas locales, que deben proveer los hábitats adecuados para la nidificación, el descanso y la hibernación, así como las normas para garantizar un uso sostenible y equitativo de estos recursos compartidos (Bellrose 1980, Boyd 1983, Giles 1978).

### 6.5.3 *Dispersión*

La dispersión de un vertebrado individual se define como el movimiento de su lugar de origen a su lugar de reproducción, o donde se hubiera reproducido si hubiera sobrevivido y encontrado una pareja (Howard 1960). Con un enfoque más amplio, la dispersión se define también como cualquier movimiento en el cual un individuo abandona su área de vivienda para establecerse en otra (Lidicker 1975). En el caso de nomadismo, cada individuo se dispersa. Migración y dispersión tienen mucho en común pero no son sinónimos, porque un emigrante puede retornar año tras año a reproducirse en su lugar de origen. La dispersión implica, además de un traslado espacial, un cambio de conespecíficos vecinos, que repercute en la genética poblacional.

Tratándose de especies de hábitos sedentarios, un individuo tiene las opciones de permanecer en su lugar de origen o dispersarse. Abandonar un entorno familiar para incursionar en terrenos desconocidos es arriesgado (Errington 1956, Johnson y Gaines 1990). Considerando su aptitud darwiniana, le conviene dispersarse si la probabilidad de sobrevivencia y reproducción del dispersador es mayor que la del residente; es obvio que esta relación varía

ampliamente según la población, hábitat, tiempo, etc. (Johnson y Gaines 1990). Cuando la dispersión lleva un individuo de una población a otra, constituye un factor de dinámica poblacional. La dispersión impulsa también la colonización de nuevas áreas y es tan vital para la permanencia de las poblaciones como la natalidad. Una población incapaz de dispersarse, confinada a su lugar de origen, está virtualmente condenada a la extinción a corto plazo.

**A. Tipos de dispersión.** La definición de Howard (1960) se aplica literalmente a la dispersión natal, entre el nacimiento y la primera reproducción, que contrasta con la dispersión adulta ("*breeding dispersal*") de Greenwood (1980). Por otra parte, desde el trabajo clásico de Howard, se ha consolidado la idea de una dicotomía entre la **dispersión innata** o de presaturación, de Lidicker (1975), y la **dispersión ambiental** o de saturación. El primer caso se conceptúa como un proceso espontáneo, impulsado por mecanismos intrínsecos e independiente de las condiciones ambientales. Los dispersores se encuentran en condiciones fisiológicas normales y sus opciones de éxito en el nuevo domicilio son apreciables. Cuando este patrón innato es expuesto a presiones por hacinamiento, agresividad y escasez de recursos y otras consecuencias del exceso poblacional, se transforma en dispersión ambiental, es decir, en una emigración forzada y masiva de los más débiles, que cuentan con pocas opciones de sobrevivir. De esta manera es evidente que la relación entre la **dispersión efectiva** (dispersores que se reproducen después de este episodio) y la **dispersión cruda** (total de dispersores durante un lapso) resulta superior para la dispersión innata. La fracción de dispersores innatos es constante para una población, mientras que un brusco aumento de esta fracción a partir de una densidad umbral constituye un indicio de dispersión ambiental (Caughley 1977).

**B. Distancia y dirección.** No existe un criterio fijo en cuanto a la distancia mínima para que se considere dispersión, sino que ésta queda al juicio del investigador. Ya que la mayoría de los movimientos detectados son relativamente cortos, la fracción de casos clasificados como dispersión varía según el criterio de la distancia. La distribución de frecuencias de las distancias suele ser asimétrica o con una tendencia bimodal: hay un mayor

número de distancias cortas y muy largas que predicen los modelos de difusión (Caughley 1970), o la distribución normal (Bunnell y Harestad 1983). Howard (1960) postuló que algunos individuos están genéticamente predestinados a dispersarse a larga distancia, pero este argumento ha sido muy debatido.

La dispersión poblacional se concibe como un movimiento azaroso que tiende a alejar a los individuos de su lugar de origen sin una dirección definida, siempre y cuando la continuidad del hábitat lo permita. Aunque, a veces la dispersión avanza más en una dirección, asociada con una estructura o gradiente ambiental (Caughley 1970, Bunnell y Harestad 1983). Las especies nómadas se dispersan continuamente, alejándose cada vez más de su origen, pero para las sedentarias la dispersión es una fase transitoria. Por lo tanto, en este caso la dirección, distancia y tiempo de dispersión dependen de los factores que estimulan al animal a residenciarse de nuevo en otro lugar. Es obvio que la depredación y otros riesgos asociados a la dispersión aumentan a medida que ésta se extiende, así que dejar de dispersarse al encontrar el primer lugar idóneo favorecería la sobrevivencia.

**C. Efecto en metapoblaciones.** Metapoblación se define como un conjunto de parches o poblaciones locales relativamente aisladas. Levins (1970), al proponer este enfoque, definió la dinámica de la metapoblación con la ecuación:

$$dp/dt = mp(1 - p) - ep, \quad (6.26)$$

donde  $p$  es la fracción de parches ocupados por la especie,  $m$  la tasa de colonización de parches vacíos,  $e$  la tasa de extinción de poblaciones locales (parches ocupados) y  $t$  el tiempo. El valor de equilibrio de  $p$ ,  $p = 1 - e/m$ , se aproxima a 1 cuando  $m \gg e$  y converge en 0 cuando  $e \gg m$ . La tasa de colonización es proporcional a la dispersión, que promueve así la permanencia de las poblaciones locales y de la metapoblación, pero su efecto favorable depende de la continuidad del hábitat y las distancias entre los parches (Lidicker 1985, Hansson 1991). Este enfoque ofrece un marco aplicable para la conservación de poblaciones en hábitats fragmentados.

**D. Efecto sobre la dinámica poblacional.** La dispersión fue considerada tradicionalmente como una pérdida neta, o bien, se postulaba que la emigración e inmigración se compensaban, así que la dinámica poblacional dependería solamente del balance entre la natalidad y la mortalidad. Esto último puede ser cierto cuando la población ocupa un área muy grande, de tal forma que la dispersión es un proceso interno. Sin embargo, en el manejo de poblaciones a microescala, la dispersión amerita una cuidadosa atención. Se expresa en tasa de emigración y de inmigración, en relación con el tamaño de la población de origen o destino, respectivamente, durante un lapso de tiempo, o en tasas instantáneas, al igual que otras estadísticas vitales.

La emigración interviene en la regulación poblacional, tal como demuestra el aumento explosivo de poblaciones de mamíferos pequeños en áreas cercadas, en comparación con controles de libre acceso, por efectos de una dispersión frustrada. Según la regla general, la dispersión en vertebrados parece ser proporcional a la densidad, o sea, el número de emigrantes aumenta con la densidad, pero la tasa de emigración en sí es densoindependiente. La emigración se acentúa en la fase ascendente de ciclos de abundancia, lo cual incrementa su efecto regulador (Gaines y McClenaghan 1980, Lidicker 1985). Implica un movimiento de áreas de alta densidad (o calidad) hacia áreas de baja densidad (o calidad) (McCullough 1985). De esta manera, un área sometida a un buen manejo, con una población vigorosa, exportará animales hacia áreas circundantes de menor densidad.

El efecto de la inmigración depende de la cantidad y tipo de animales que ingresan en una población. En la mayoría de los casos, la dispersión parece concentrarse en los subadultos que abandonan su área natal espontáneamente o son expulsados por sus progenitores (Howard 1960, Caughley 1977, Bunnell y Harestad 1983, Lidicker 1985). Por su condición de subadultos, de alto valor reproductivo, vigorizan la dinámica de la población receptora, si logran sobrevivir la fase dispersiva y establecerse en un nuevo domicilio. Individuos de ambos sexos se dispersan, pero en mamíferos suelen predominar los machos y en aves las hembras (Greenwood 1980). La importancia relativa de la dispersión en la dinámica

poblacional tiende a incrementarse con la heterogeneidad temporal del hábitat (Johnson y Gaines 1990), por lo cual se esperaría que las faunas de ambientes relativamente estables, como las selvas húmedas tropicales, sean poco propensas a dispersarse. Asimismo, la cohesión social tiende a suprimir la dispersión individual (McCullough 1985). Estos aspectos ameritan una alta prioridad en la investigación de la fauna neotropical, en virtud de sus implicaciones prácticas sobre el manejo.

**E. Efecto colonizador.** La dispersión de una población en aumento puede ampliar su distribución geográfica, tal como muestran los lepóridos introducidos en América austral (Grigera y Rappoport 1983), el coyote en América Central (Vaughan 1983a) y la garza del ganado *Bubulcus ibis* a escala continental (Borrero 1972, Sick 1988). Durante la fase expansiva, el radio del área de distribución de las especies invasoras tiende a aumentar linealmente con el tiempo (Caughley, 1977). La velocidad de la colonización tiene poco que ver con la movilidad general de la especie. Por ejemplo, el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) avanzó en Australia 64 km/año, pero el venado cola blanca en Nueva Zelanda apenas 1 km/año (Caughley 1977). Es obvio que la expansión resulta de un efecto conjunto del aumento numérico y la dispersión. Una dispersión a larga distancia por sí sola no coloniza sino que produce exploradores errantes que mueren sin reproducirse.

**F. Estudio e implicaciones de manejo.** La dispersión es el proceso poblacional más difícil de estudiar (Caughley 1977). Es un evento dinámico con muchas variables: número o fracción y tipo de dispersores y de residentes, su sobrevivencia y fertilidad, efectos para las poblaciones de origen y de destino, distancia, dirección y tiempo de dispersión, efectos de la estructura del hábitat, etc. El método básico de su estudio es el marcado y la recaptura, pero muchos animales no son recapturados y se desconoce su suerte, por lo cual apenas se detectan tendencias generales. Por otra parte, en muchas poblaciones, casi todos los subadultos parecen dispersarse, por lo cual este proceso constituye un factor de peso en la dinámica poblacional y amerita una cuidadosa atención en el manejo de fauna.

Trabajando a microescala se puede considerar que un individuo emigra cuando cruza el perímetro de la unidad de manejo. Cuando las unidades colindantes presentan

hábitats y densidades semejantes, es probable que la emigración e inmigración se compensen. En cambio, si las densidades son muy disímiles, las áreas de mayor densidad exportan animales a las de menor densidad. Por consiguiente, para conservar la fauna en el área conviene ajustar su tamaño y configuración como para minimizar el perímetro en relación a la superficie, es decir, establecer unidades de manejo circulares o cuadradas y grandes en comparación con los alcances de la dispersión. La dispersión evita además la endogamia excesiva, suaviza las concentraciones y los vacíos de la fauna y conduce así a una utilización más uniforme de los hábitats disponibles. Es particularmente importante para las especies de hábitats impredecibles y sucesionales, cuya sobrevivencia depende de su habilidad para ubicarse siempre en los parches más provechosos.

## 6.6 PRODUCTIVIDAD

Producción y productividad poblacional son términos de uso frecuente en el manejo de fauna, especialmente tratándose de poblaciones explotadas. La producción se refiere usualmente a una cantidad (número de individuos, biomasa) mientras que la productividad denota una tasa o capacidad. Aparte de esta distinción semántica, producción y productividad pueden referirse a tres cosas distintas:

- Reclutamiento o incremento poblacional por la incorporación de nuevas cohortes anuales que han sobrevivido la etapa crítica de mortalidad juvenil.
- Cambio numérico de la población en el tiempo, es decir, el crecimiento poblacional.
- Producción de biomasa poblacional en el tiempo, tomando en cuenta tanto el número de individuos como el crecimiento o la biomasa de los mismos.

### 6.6.1 Reclutamiento

El concepto de reclutamiento se originó en la biología pesquera y expresa el tamaño o la fracción de la cohorte nueva que se incorpora anualmente a la población capturable, es decir, los individuos que alcanzan un tamaño tal que son efectivamente capturados por un determinado arte de pesca (Ricker 1958). La tasa de reclutamiento per

cápita es el reclutamiento anual dividido entre la población reproductora respectiva, y es equiparable con las definiciones de Leopold (1933), Hanson (1963) y Robinson y Redford (1991) de la productividad de la fauna silvestre.

El reclutamiento es un criterio básico en el manejo de la caza mayor porque los integrantes de la cohorte nueva son distinguibles de los demás en el campo, lo cual facilita su cuantificación. Sin embargo, no existe un criterio universal de edad umbral, a partir de la cual una cohorte se cuenta como reclutamiento. McCullough (1979) estima el reclutamiento del número de cervatillos (nacidos en primavera) al iniciarse la temporada otoñal de cacería; Pimlott (1959) recomienda cuantificar la cohorte entre 1 y 2 años de edad (“*yearlings*” en inglés); para Leopold (1933) la cohorte se integra a la población recién al alcanzar la madurez sexual. En aves la situación es aparentemente más sencilla: la cohorte anual constituye reclutamiento cuando sus integrantes alcanzan la talla adulta, vuelan con destreza y se consideran como caza. Sin embargo, en esta edad es difícil cuantificar visualmente el reclutamiento en el campo, y la tasa de reclutamiento se estima normalmente examinando muestras representativas de aves abatidas.

El reclutamiento ofrece una directriz práctica para el manejo de poblaciones cinegéticas especialmente cuando su magnitud es muy variable, en comparación con la mortalidad adulta, y determina así en gran medida el rendimiento anual del recurso. La tasa de reclutamiento depende de la fecundidad de las madres y de la sobrevivencia de sus crías. Es una magnitud positiva o cero en el caso extremo. No obstante, el reclutamiento no es igual al aumento del tamaño poblacional porque una parte de la cohorte nueva recompensa numéricamente la mortalidad adulta, y solamente el excedente, si existe, cuenta para el crecimiento poblacional. La estimación de la productividad por reclutamiento presupone idealmente cohortes anuales discretas, por lo cual este enfoque es poco aplicable a poblaciones tropicales de reproducción más o menos continua.

### 6.6.2 Crecimiento poblacional

Una fórmula sencilla para calcular la productividad,  $P$ , del cambio numérico poblacional en un intervalo  $t$ ,  $t+1$  es

$$P = (N_{t+1} - N_t) / N_t, \quad (6.27)$$

que, multiplicado por 100, da el incremento en porcentajes. Esta medida de productividad es aconsejable en la comunicación con los propietarios de fundos, cazadores y el público en general. La tasa instantánea de crecimiento,  $r$ , calculada de los cambios de abundancia en el tiempo (6.1.1) o de las tablas de vida (6.4.3), es la medida más versátil y fidedigna de la productividad de poblaciones sin explotación ( $r_p$  de Caughley 1977); el logaritmo natural del cociente entre la población final  $N_{t+1}$  más la cantidad de animales abatidos al final del intervalo, y la población inicial  $N_t$  ofrece un estimador aproximado de  $r$  para poblaciones explotadas. La productividad estimada según este principio puede resultar positiva, cero o negativa. Este último caso se presenta durante los períodos críticos cuando la mortalidad predomina sobre la natalidad. En este libro, el término productividad se utiliza como equivalente de tasa de crecimiento poblacional, a menos que se indique lo contrario.

### 6.6.3 Producción de biomasa

Este criterio de productividad se emplea en la ecología energética, que intenta dilucidar los flujos y almacenamientos de energía en poblaciones, cadenas tróficas y ecosistemas y cuantificar la repartición de energía o materia en procesos vitales (ver Sección 8). Tales flujos se expresan en unidades de energía por área y por un intervalo de tiempo, por ejemplo, en  $\text{Kcal m}^{-2} \text{año}^{-1}$ .

En este orden de ideas, la productividad se calcula como la suma de producción por reproducción (biomasa de los neonatos multiplicada por su equivalente calórico más la energía invertida en la lactación de la prole) y la producción por crecimiento (sumatoria del aumento de peso de los individuos presentes multiplicado por el equivalente calórico respectivo). De esta manera, Petrides y Swank (1966) estimaron la producción anual de una población de elefantes ponderando las frecuencias de las clases de edad de una tabla de vida vertical por el aumento de peso vivo de cada clase y sumando los aportes de cada cohorte; Ojasti (1978) comparó la productividad de capibaras en diferentes densidades poblacionales mediante registros periódicos de la natalidad, mortalidad y cambios de peso y



contenido calórico. La productividad estimada así es el aumento total de biomasa poblacional que incluye las pérdidas simultáneas por depredación y otros agentes de mortalidad. La producción neta se estima como el cambio de biomasa poblacional durante intervalos consecutivos. Este enfoque se presta ante todo para aclarar el papel de diversas poblaciones en el flujo de energía de sus respectivos ecosistemas. Es útil también en el manejo de fauna porque su capacidad de resolución es mayor que la del seguimiento numérico y contribuye a aclarar las bases energéticas de la regulación poblacional.

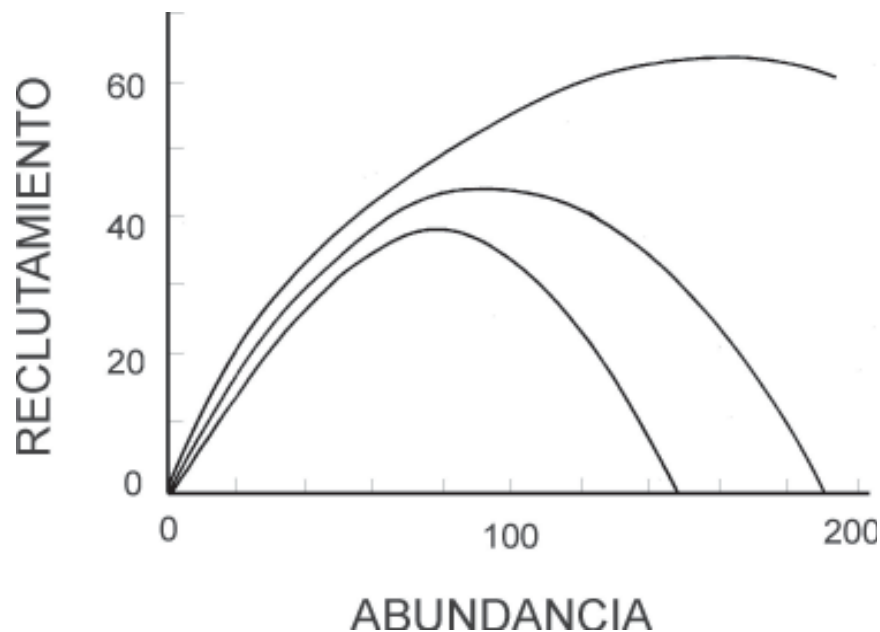
#### 6.6.4 Densodependencia

Maximizar la producción de un recurso es un objetivo humano frecuente, pero para una población animal la productividad no constituye una finalidad. De hecho, la productividad neta de una población natural es usualmente cero. Un balance positivo y sostenido de la producción se logra manteniendo una población en un estado transitorio por medio del manejo. La productividad es el resultado de

la interacción entre muchas variables que se pueden ordenar en 1) biohistorias y estrategias demográficas de cada especie, 2) densidad y estructura poblacional, 3) factores de hábitat, y 4) impacto humano.

La productividad, impulsada por la natalidad, es en principio proporcional al número de individuos presentes: más reproductores, más nacimientos. Al mismo tiempo, algunos factores ocasionan mortalidad y/o frenan la natalidad. Una parte de los factores que suprimen la productividad no depende de la población sino del tipo de suelo, clima calidad del forraje y otros efectos estacionales, mientras que el impacto de otros, como la cantidad de alimento, refugios y otros recursos disponibles tiende a crecer con la densidad poblacional.

**A. Mecanismos densoindependientes.** La densidad no inhibe ni estimula la productividad de poblaciones regidas principalmente por factores densoindependientes. La producción poblacional es proporcional al número de individuos presentes y su capacidad reproductiva, pero a



**Figura 6.5.** Relación entre la población postcosecha y el reclutamiento del venado cola blanca con sus límites de confianza. Redibujado de McCullough (1979).

menudo muy variable según las condiciones ambientales. Se caracteriza por altibajos de períodos favorables con un crecimiento casi exponencial, y producción negativa y bajo nivel poblacional durante épocas desfavorables. En consecuencia, la productividad depende de la incidencia, duración y calidad de los períodos o parches favorables. Una densoindependencia absoluta es poco probable en poblaciones de vertebrados superiores tropicales, que se desenvuelven en un ambiente físico relativamente benigno, estable o predecible, aunque la variación del régimen de lluvias, por ejemplo, puede ejercer un fuerte efecto sobre muchas poblaciones. Por ejemplo, la productividad de las vicuñas en el altiplano andino depende de la precipitación anual, que condiciona la disponibilidad de los forrajes (Rabinovich et al. 1987).

**B. Procesos densodependientes.** El impacto, directo o indirecto, de la densidad poblacional sobre las tasas de fecundidad, sobrevivencia y/o crecimiento de diversas clases de edad constituye el mecanismo regulador principal de muchas poblaciones de fauna silvestre. Tales poblaciones tienden a establecerse con el tiempo en el nivel máximo que su ambiente puede sostener, así que su productividad neta se mantiene en cero, a excepción de períodos transitorios cuando una población perturbada restablece su abundancia anterior. Por otra parte, muchas poblaciones sometidas a un aprovechamiento permanecen muy por debajo de su capacidad de carga y su productividad varía en función de su abundancia.

La productividad por individuo suele ser inversamente proporcional a la densidad, pero la producción poblacional (producto de la productividad por individuo y número de los mismos), en función de la densidad, conforma una curva con un máximo a valores intermedios. En el caso particular de la ecuación logística esta curva es una parábola (Fig. 6.3, B) que grafica los cambios instantáneos de la pendiente de la curva de crecimiento poblacional (Fig. 6.3, A).

La productividad se incrementa lentamente a bajas densidades porque el número de reproductores es reducido. Incluso puede darse el caso que en densidades extremadamente bajas los encuentros entre machos y hembras sean tan esporádicos que la fertilidad se aproxima a cero. Un aumento de la densidad incrementa la producción, pero cada vez menos, porque la productividad

por individuo decrece a medida que la densidad aumenta. La máxima producción se alcanza a la densidad que corresponde con el punto de inflexión de la curva  $N_t$  versus  $t$  ( $K/2$ ); a partir de este punto, la producción es inversamente proporcional a la densidad, que deprime con una intensidad creciente la productividad por individuo, hasta reducirla a cero cuando la densidad alcanza la capacidad de carga  $K$ . De esta manera, la producción poblacional es siempre baja a bajas densidades, pero la idea popular de que una gran abundancia significa siempre alta productividad es errada.

La parábola densidad-productividad está sujeta a las mismas premisas que el modelo logístico (ver 6.1.2). Las poblaciones de fauna silvestre nunca satisfacen cabalmente estas premisas, por lo cual la parábola citada no es una herramienta predictiva infalible sino un marco de referencia general. Las curvas empíricas de reclutamiento en función del tamaño de la población reproductiva de los peces (Ricker 1958) y venados (McCullough 1979, 1984) corroboran la tendencia parabólica entre la densidad y la productividad poblacional. Este último autor también sostiene que la mitad ascendente de la parábola predice bien la relación densidad-reclutamiento, pero en la parte descendente de la curva los factores denso-independientes aumentan mucho el grado de incertidumbre (Fig. 6.5). En las especies de ciclo corto, la densidad de máxima producción tiende a ser menor que  $K/2$ , mientras que en las especies de ciclo largo, la curva de producción se maximiza entre  $K/2$  y  $K$  (Fowler 1981). La relación aproximadamente parabólica entre la densidad y la productividad poblacional, se considera una directriz fundamental en el manejo de poblaciones densodependientes y será discutida con mayor profundidad en el próximo capítulo.

La regulación poblacional totalmente densodependiente presupone un ambiente invariable y una base de recursos constante y exclusiva, que son poco probables en condiciones naturales. De esta manera, tanto una densoindependencia o densodependencia absolutas son situaciones extremas poco frecuentes en las poblaciones naturales de vertebrados terrestres. La dinámica de la mayoría de las poblaciones responde al mismo tiempo a ambos tipos de factores, pero el peso relativo de los factores externos y poblacionales puede variar de una población a otra. Según la teoría de la selección  $r$  y  $K$  (ver 6.3.1) se

esperaría un mayor control densodependiente en las poblaciones de ciclo largo en hábitats estables y un predominio de los factores extrínsecos en el caso de las especies de ciclo corto de ambientes más impredecibles.

### 6.6.5 Capacidad de carga

La teoría de la densodependencia está muy ligada al concepto de capacidad de carga, que se define como el número máximo de individuos que un área puede sostener de una manera permanente. La capacidad de carga es un atributo del hábitat que se expresa en términos poblacionales. Se considera una realidad tangible en casos como la producción animal y en el manejo de poblaciones silvestres sedentarias a microescala. La capacidad de carga de un área para una población particular está determinada por la disponibilidad de recursos, tales como alimento, parches de hábitat favorables, lugares protectores contra la depredación y espacio, en el caso de especies territoriales. Algunas concepciones amplias de la capacidad de carga abarcan todos los factores que pueden limitar la población (Schamberger y O'Neil 1986), pero aquí nos atenemos a la capacidad de carga definida en función del hábitat. Moen (1973), entre otros, calcula la capacidad de carga a partir de la producción primaria y de la demanda energética de una población de herbívoros, mientras que algunos autores prefieren visualizar la capacidad de carga meramente como una abstracción.

El modelo logístico presupone una capacidad de carga constante para cada población particular. En realidad, en hábitats estacionales, la disponibilidad de recursos es alta en las épocas favorables y baja durante los períodos críticos

(Fretwell 1972), de tal manera que la capacidad de carga anual en hábitats estacionales es la del período crítico.

El modelo logístico estipula también que la respuesta a los cambios de densidad (o sea, la cuota de cada individuo de un  $K$  común) es instantánea. Empero, en poblaciones de fauna silvestre es frecuente el caso en que los animales parecen ser insensibles a un amplio espectro de densidades, hasta un valor umbral donde la limitación por los recursos empieza a sentirse en con todo su vigor (Noy-Meir 1975, Ojasti 1978, Riney 1982). De esta manera se originan retrasos de la respuesta poblacional a las condiciones del hábitat. Asimismo, es posible que la población se dispare por encima de la capacidad de carga, sobreexplota su hábitat y reduce su capacidad de sustentación para la población futura.

La teoría de densodependencia en general enfatiza la capacidad de carga en términos de una población particular, aunque muchas poblaciones pueden explotar la misma base de recursos en un área. De esta manera, los cambios de cualquier población pueden alterar la disponibilidad de recursos (y la capacidad de carga) para otras que comparten el área. La noción de capacidad de carga es poco relevante para poblaciones regidas principalmente por mecanismos densoindependientes, que no les permiten alcanzar niveles de abundancia donde el efecto represivo de la densidad sea detectable, o cuando la población está siempre desfasada de una base de recursos muy cambiante. En consecuencia, el concepto de la capacidad de carga, aunque se define en términos concretos y es ampliamente utilizada en ecología y en manejo de fauna, no debe tomarse siempre como una realidad tangible.



## 7

# MANEJO DE POBLACIONES

## 7.1 INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de fauna silvestre forman parte de diversos ecosistemas y deben ser tratadas con una visión de conjunto. Sin embargo, en la práctica, los planes de manejo se orientan a menudo hacia poblaciones que demandan una atención particular, expresada en tres objetivos principales: 1) la conservación en sentido estricto o la protección que intenta asegurar la permanencia de las especies, ecosistemas y la diversidad biótica en general; a diferencia de los objetivos que siguen, la conservación abarca todas las especies animales, pero enfatiza las amenazadas; 2) la estabilización de poblaciones para lograr un uso sostenible de las especies cinegéticas optimizando su producción y cosecha; y 3) el control o reducción de daños causados por poblaciones o individuos que actúan como plagas. En cada caso, conviene desglosar la tarea en cuatro etapas (Giles 1978):

- **Análisis.** Esta primera etapa contesta la pregunta ¿Cómo es y cómo funciona la población? según lo tratado en la Sección 6.
- **Evaluación.** En esta etapa se compara el estado y las características de la población con el objetivo de su manejo para contestar la pregunta ¿Cuán idónea es la población para el manejo que se pretende adelantar? A veces la evaluación revela que el objetivo es incompatible con la población, y aconseja la reformulación del mismo.
- **Diseño.** Una vez concluida la evaluación surgen las preguntas ¿Cómo sería la población ideal para lograr el objetivo propuesto? y ¿Cuáles son los criterios y alternativas para una decisión acertada al respecto? Según las respuestas a estos interrogantes se traza el perfil de la población deseada.

- **Manejo.** Esta etapa se inicia con las preguntas ¿Cuáles son las diferentes opciones para ajustar la población en el diseño? y ¿Cuáles son las acciones prioritarias a realizar en este sentido? Después se ejecutan las obras indicadas en el campo y se evalúan sus resultados.

El manejo de fauna abarca las vertientes de acción directa del hombre sobre la fauna y la indirecta sobre el hábitat. Esta sección pretende esbozar la teoría y la práctica de la acción directa, delegando lo relacionado con el hábitat a Sección 9. Sin embargo, la estrecha interacción entre las dos vertientes genera inevitablemente un cierto grado de solapamiento.

## 7.2 PROTECCIÓN

Las perspectivas generales de la conservación de la diversidad biológica dependen del crecimiento demográfico y económico mundial y de las políticas globales del uso de la tierra y sus recursos. A estos factores de fondo se agregan en América Latina la pobreza generalizada, el incumplimiento de las leyes y la escasa valoración de los bienes ambientales. La misión del manejador de fauna en este contexto radica en encontrar cómo preservar toda la diversidad animal en un entorno adverso y cambiante. Una herramienta clave en esta labor es el manejo preventivo: tratar de mantener las poblaciones a niveles óptimos para la producción sostenible (ver 7.3). Sin embargo, innumerables poblaciones ya han sufrido bajas dramáticas a causa de diversos impactos humanos y muchas se encuentran al borde de la extinción. Tales casos demandan acciones de rescate, preservación y restauración que conforman la esencia de la conservación en sentido estricto. Enfatizamos aquí la preservación de poblaciones de vertebrados, pero teniendo presente que la suerte de las mismas es inseparable de la conservación

de sus respectivos ecosistemas y viceversa. Al igual que cualquier manejo de poblaciones, la conservación debe contar con una fundamentación científica, especialmente en cuanto a los procesos que afectan la viabilidad poblacional y acarrear riesgos de extinción.

### **7.2.1 Reducción y extinción de poblaciones**

A semejanza de los individuos, la duración de las poblaciones es finita. Cuando una población aún persiste, pero a un nivel tan bajo que no alcanza a cumplir sus funciones ecológicas, es considerada **ecológicamente extinta** (Redford 1992). Las **extinciones locales** pueden ser frecuentes, al igual que el surgimiento de poblaciones nuevas a partir de la dispersión de las vecinas. La desaparición de poblaciones locales sin recolonización posterior reduce la distribución geográfica de la especie y acarrea **extinciones a nivel de países** y otras divisiones políticas. La **extinción de una especie** es simplemente la consecuencia de la desaparición de su última población local, pero implica al mismo tiempo una pérdida irreversible de la diversidad biológica.

La expansión de diversas actividades humanas acelera la merma poblacional y la desaparición de especies muy por encima de las tasas naturales de extinción. Muchos autores han calculado la magnitud de la pérdida de biodiversidad utilizando diversos métodos de extrapolación. Wilson (1988), por ejemplo, estimó la tasa anual de extinción en el orden de 1 por mil, es decir, unas 10.000 especies por año, principalmente insectos tropicales. La mayoría de las extinciones recientes de vertebrados neotropicales se ubica en las Antillas. A éstas se agregan numerosas especies, insulares o continentales en situación crítica.

La causa preponderante de la reducción y extinción poblacional es la destrucción, alteración y fragmentación de los hábitats que afecta teóricamente la totalidad de las especies (CDEA 1992, UNEP 1993, entre otros). En el ámbito latinoamericano se destacan en particular la deforestación, explotación de madera, sobrepastoreo, alteraciones de humedales, obras hidráulicas, minería y, tal vez en menor grado, la contaminación ambiental. La destrucción de hábitats resulta terminante para la fauna

silvícola, mientras que algunas especies generalistas pueden verse beneficiadas.

Otro agente primario de destrucción es la excesiva presión de caza que afecta selectivamente a los vertebrados de mayor porte y valor, incluso donde los hábitats aún permanecen intactos (Smith 1976b, Coimbra Filho 1977, Terborgh et al. 1986, McNeely et al. 1990, Redford 1992, Ojasti 1993, UICN 1993). En la Amazonia, por ejemplo, se destacan dos conjuntos más amenazados: las especies endémicas de las zonas periféricas, que están quedando sin hábitats, y los grandes mamíferos y reptiles fluviales, tradicionalmente muy perseguidos por la caza comercial (Dourojeanni 1985, TCA 1995). A éstos se agregan las causas secundarias, por alteración de tramas tróficas, por escasez o exceso de depredadores, presas o competidores y otras alteraciones de la estructura comunitaria, incluyendo el impacto de las especies exóticas introducidas por el hombre, especialmente sobre las faunas insulares.

Algunas especies son más propensas a degradarse y extinguirse que otras. Tal es el caso de las especies raras, especialmente las de distribución geográfica o ecológica muy restringida (las endémicas y las especialistas de hábitat), mientras que las de baja densidad natural, pero ampliamente distribuidas parecen menos sensibles (Rabinowitz et al. 1986). Por otra parte, especies otrora muy abundantes, tales como la vicuña, la tortuga *Podocnemis expansa* o el bisonte norteamericano, tampoco están exentos de riesgos. Las especies corpulentas, especialistas y de baja capacidad reproductiva son más susceptibles, en un término medio, que las menores, generalistas y prolíficas. Asimismo, las faunas insulares son menos resistentes que las continentales y las especies gregarias suelen enfrentar riesgos mayores que las solitarias. También se sabe que los carnívoros tope son sensibles a cualquier alteración porque dependen de todo lo que acontece a lo largo de la trama trófica.

El proceso de extinción implica un período de reducción continua hasta que la población deja de existir como tal y sus últimos individuos mueren sin reproducirse. Como cualquier proceso poblacional, depende ante todo de los valores de  $r$  y  $N$ . En un reciente ensayo, Caughley

(1994) discute esta temática desglosándola en el paradigma de la reducción poblacional y el de las poblaciones pequeñas.

**A. Paradigma de reducción poblacional.** La esencia de este caso radica en la disminución de abundancia en el tiempo ( $r$  negativo), ocasionada por uno o más factores externos e independientes del tamaño poblacional. En aras de rescatar tales poblaciones, se debe detectar la merma poblacional, identificar sus causas, implementar medidas para anular los agentes causales y así revertir la tendencia poblacional. Esta operación debe realizarse con la mayor objetividad incluyendo la comprobación experimental de la recuperación poblacional después de controlar el o los presuntos obstáculos de su crecimiento, a fin de evitar pérdidas por diagnósticos errados. A menudo resulta fácil identificar las causas del deterioro, pero es muy difícil mitigarlas por factores de orden político y económico (Caughley 1977). De esta manera, el paradigma de la reducción poblacional plantea soluciones prácticas, caso por caso, aunque no genera un marco teórico común.

**B. Paradigma de las poblaciones pequeñas.** El desarrollo teórico de la biología de la conservación se concentra en los efectos intrínsecos de un tamaño poblacional  $N$  muy pequeño sobre la viabilidad de la población. Estos efectos resultan de la acción conjunta de una serie de eventos demográficos y genéticos, cuyo efecto nocivo es inversamente proporcional a  $N$ , relación que predice una degradación creciente a medida que pasa el tiempo.

Las poblaciones pequeñas son demográficamente inestables, porque la varianza de su tasa intrínseca de crecimiento,  $r$ , es inversamente proporcional a  $N$ . Las poblaciones grandes amortiguan la aleatoriedad demográfica por los nacimientos y muertes individuales. En las pequeñas, en cambio, estos eventos pueden resultar, simplemente por azar, en una estructura de sexo y edad no viable. La variabilidad ambiental, que impone ciclos estacionales de abundancia y escasez y ocasionalmente episodios catastróficos, es en sí independiente de  $N$ , pero puede amplificar los altibajos de la aleatoriedad demográfica. También el éxito reproductivo individual suele decaer en poblaciones muy diluidas, donde las probabilidades de apareamiento son bajas (Watt, 1968,

Lande 1988, Caughley 1994).

En materia de genética poblacional, los cruzamientos entre parientes aumentan al reducirse  $N$ . A la par de la consanguineidad aumenta la homocigosidad de los alelos recesivos letales o subletales, que deprime la viabilidad poblacional. Además, en poblaciones pequeñas, la variación aleatoria de las frecuencias de genes incrementa la homocigosidad y reduce la variabilidad genética. Este proceso, denominado deriva genética, reduce la adaptabilidad y capacidad evolutiva de la población. En ambos casos, el aumento de los alelos homocigotos es acumulativo de una generación a otra (Franklin 1980, Lande 1988). Sin embargo, se estima que la extinción de las poblaciones naturales obedece usualmente a factores demográficos (Lande 1988, Caughley 1994)

Muchas poblaciones pequeñas resultan de la fragmentación de hábitats por actividades humanas. La teoría de la biogeografía de islas explora las implicaciones comunitarias de este proceso. Predice, entre otras implicaciones, que el número de equilibrio de las especies presentes es proporcional al tamaño de la isla e inversamente proporcional a la distancia entre la isla y el continente (MacArthur y Wilson 1967). Extendiendo la teoría a islas ecológicas, se espera que la tasa de extinción en los parches boscosos recién separados de la selva primaria o en áreas silvestres protegidas aisladas por paisajes alterados sea proporcional a su superficie. La teoría de metapoblaciones aclara los efectos de la fragmentación a nivel poblacional enfatizando la importancia de dispersión, que resulta en la recolonización de las poblaciones locales extintas (Hanski y Gilpin 1991). La dispersión hacia un entorno desfavorable, en cambio, constituye una pérdida neta para la población (Lande 1988). Por lo tanto, los posibles corredores ecológicos entre las poblaciones locales son vitales para la preservación de la población total.

Una pregunta inherente a las poblaciones pequeñas es ¿de qué tamaño poblacional estamos hablando? Según las conjeturas de Franklin (1980), basadas en la genética de animales domésticos, la viabilidad poblacional a corto plazo -para obviar el efecto deletéreo de consanguineidad- requiere una población efectiva al menos de 50 individuos, mientras que la mínima a largo plazo -sin mayor erosión

genética- se ubicaría en 500. Empero, el tamaño poblacional requerido para la viabilidad demográfica, puede exceder lo estipulado con fundamentos genéticos. La noción de población mínima viable (PMV), definida como la población aislada más pequeña de una especie en un hábitat dado que cuenta con una probabilidad de permanencia del 99% por mil años (Shaffer 1981), ofrece un criterio clave para la planificación de áreas protegidas o cría en cautiverio. Lamentablemente no existe una cifra de aplicación universal para la PMV, sino que su valor varía según la especie o población.

La PMV se refiere además al tamaño de población efectiva,  $N_e$ , definido como “el número de individuos de una población ideal que generan la misma tasa de deriva genética que la población bajo estudio” (Lande 1988). La población ideal es un término de genética poblacional que denota el número de reproductores cuando la relación sexual es de 1 a 1, el apareamiento es aleatorio y el tamaño de la familia y su varianza son iguales. Pocas poblaciones reales se ajustan a este perfil, así que casi siempre  $N > N_e$ .

La viabilidad poblacional, a su vez, es un atributo que se mide en el tiempo probable de persistencia de una población o la probabilidad de su extinción dentro de un lapso definido. El análisis de viabilidad poblacional (AVP) permite explorar la interacción de las variables asociadas con la suerte de las poblaciones amenazadas y estimar su viabilidad y el valor de PMV de las mismas utilizando modelos estocásticos de simulación, por ejemplo VORTEX (Lacy 1993). Tales modelos constituyen valiosas herramientas para evaluar diferentes opciones de la conservación y el manejo de poblaciones reales, siempre y cuando se disponga de estimadores confiables de sus parámetros clave. Este punto resulta a menudo limitante, ya que la rareza misma de las especies amenazadas dificulta grandemente su estudio empírico. Tanto es así que a veces se recurre a la teoría y modelaje para remendar la falta de datos (Doak y Mills 1994).

### 7.2.2 Criterios del grado de amenaza

La asignación de prioridades de conservación requiere criterios sobre el grado de amenaza o urgencia que plantean

las diversas poblaciones o taxa. Para tal efecto, las nuevas categorías de la UICN (1994b) son de gran utilidad. Esta clasificación atiende la necesidad de evaluar objetivamente el grado de amenaza que enfrentan las especies de la fauna y flora mundiales, información que se difunde en los “Libros Rojos” (IUCN 1996).

La base conceptual de esta clasificación es la probabilidad de extinción del taxón (especie o subespecie), evaluada por medio de criterios cuantitativos incluyendo la tasa actual de reducción poblacional, la extensión y fragmentación de la distribución geográfica, el tamaño de la población, diferentes combinaciones de estos criterios y un análisis cuantitativo de la viabilidad poblacional (AVP). Por razones precautelativas, la ubicación de un taxón en esta clasificación la decide el estimador que resulta más crítico.

- **Extinto (EX)** y extinto en estado silvestre (**EW**) son las primeras categorías de clasificación del UICN, seguidas por tres casos que en su conjunto conforman las especies amenazadas:
- **Peligro Crítico (CR)** “cuando un taxón enfrenta un riesgo extremadamente alto de extinción en estado silvestre en el futuro inmediato” (probabilidad de extinción  $\geq 50\%$  dentro de 10 años o 3 generaciones, según AVP).
- **En Peligro (EN)** “cuando un taxón no está en peligro crítico, pero enfrenta un alto riesgo de extinción en estado silvestre en el futuro cercano” (probabilidad de extinción  $\geq 20\%$  dentro de 20 años o 5 generaciones, según AVP).
- **Vulnerable (VU)** “cuando no está en peligro crítico o en peligro, pero está enfrentando un alto riesgo de extinción en estado silvestre en el futuro a término medio” (probabilidad de extinción  $\geq 10\%$  dentro de 100 años, según AVP).
- **Riesgo Menor (LR)** reúne los taxa no calificados como amenazados, que pueden ser: 1) **Dependientes de Conservación (dc)**, es decir, sometidos a manejo cuya suspensión puede reducirlos a amenazados, 2) **Casi Amenazados (ca)** que se aproximan a la condición de vulnerable, y 3) de **Preocupación Menor (pm)** que no



son dependientes de conservación ni casi amenazados, es decir, aquellos que no parecen presentar problemas inmediatas de conservación según la evaluación realizada.

- **Datos Insuficientes (DD)**, cuando la condición del taxón no se puede evaluar por falta de datos. Empero, al sospecharse que la permanencia de un taxón poco conocido esté seriamente comprometida, se recomienda ubicarlo en una categoría amenazada.
- **No Evaluado (NE)**: El estatus conservacionista del taxón no se ha evaluado aún.

La validez de estas categorías depende de la información poblacional disponible, que suele ser deficiente en el caso de la fauna neotropical. También se dan sesgos en contra de la inclusión de especies pequeñas, poco llamativas e invertebrados en general. Las categorías de UICN no poseen vigencia legal, pero son de uso universal y se aplican también a evaluaciones de carácter nacional (Glade 1988, Pulido 1991, Rodríguez y Rojas Suárez, 1995, Ergueta y Morales 1996, entre otros). Sin embargo, la situación de un taxón en un país puede resultar más o menos grave que el estatus mundial fijado por la UICN.

Entre los taxa amenazados merecen atención prioritaria las especies muy peculiares por ser los únicos integrantes de un taxón monotípico superior, porque su desaparición equivaldría al mismo tiempo a la extinción del género o familia respectivos (Mares 1992, Mittermeier et al. 1986).

Dinerstein et al. (1995) aplicaron recientemente las categorías de UICN para indicar el grado de amenaza que encaran diversas áreas geográficas y macrohábitas del Neotrópico.

### **7.2.3 Estrategias y medidas de protección**

La conservación de la diversidad biológica demanda tanto la reorientación y consolidación de las políticas nacionales, a fin de afrontar las causas de fondo del deterioro ambiental, como medidas técnicas inmediatas para atender las emergencias más apremiantes.

**A. Actualización de políticas.** El avance de la protección del ambiente y la diversidad biológica depende en gran medida de las políticas oficiales pertinentes. Tales políticas y su base legal son a menudo contradictorias, inoperantes, obsoletas y enfocadas sólo a los síntomas de la problemática ambiental. Es urgente revisar, sincerar y reorientar el marco de referencia político partiendo del principio que la conservación y el desarrollo deben integrarse para el bien perdurable de la humanidad (Naciones Unidas 1992b). El doble propósito de desarrollo y conservación se puede adelantar por medio de la justa valoración del ambiente y sus recursos, ordenamiento territorial, desarrollo rural sostenible, actualización de la legislación y penalización efectiva de los delitos ambientales, concientización ambiental, amplia participación ciudadana (incluyendo toda la sociedad y las ONGs, terratenientes, comunidades rurales e indígenas en particular), moderación de la extracción de recursos, distribución equitativa de los beneficios, investigación científica aplicable a la conservación y cooperación internacional, entre otros (McNeely et al. 1990, Naciones Unidas 1992b, Salwasser 1995, TCA 1995).

Esta nueva orientación enfatiza la participación ciudadana, ataca las raíces de la pérdida de la biodiversidad y, por tanto, ejerce un efecto más global y preventivo. Sin embargo, la integración de la conservación y el desarrollo no es fácil ni exento de riesgos. Uno de los más inminentes son las posiciones políticas muy complacientes ante el desarrollo inmediato o a las demandas populares, a expensas de conservación y beneficios a largo plazo. Un justo balance entre conservación y desarrollo requiere una cuidadosa planificación, normas técnicas y legales muy claras y un compromiso político de alto nivel con el principio de sostenibilidad. Este panorama es también un gran reto para el manejador de fauna, porque demanda investigación de alta calidad que resuelva problemas, decisiones y normas acertadas y gran capacidad de gestión.

**B. Protección legal.** Las vedas totales de poblaciones amenazadas por la caza excesiva figuran entre las medidas proteccionistas más antiguas (Beltrán 1966, Leopold 1933, Smith 1976). Son medidas rápidas y de bajo costo que expresan la voluntad del estado de proteger

determinados animales. Pueden ser también muy acertadas, porque la alta mortalidad adulta ocasionada por la caza es la causa principal de degradación de numerosas poblaciones. Sin embargo, la crítica situación de muchos recursos faunísticos no obedece a la falta de leyes sino a fallas de su cumplimiento, que implica programas de extensión, guardería y participación ciudadana.

**C. Áreas silvestres protegidas.** La herramienta principal de la conservación es la creación y funcionamiento de áreas naturales protegidas. La premisa clave de esta estrategia, la conservación *in situ* que ejemplifican los parques nacionales, es que la protección de la integridad natural de un área conserva sus ecosistemas y especies presentes. De esta manera resguardan colectivamente innumerables especies aún no descritas o poco conocidas, amenazadas por el deterioro de los hábitats, y al mismo tiempo amparan a las especies más perseguidas por la caza. Para lograr sus objetivos, el sistema de áreas protegidas en su conjunto debe representar bien la diversidad biótica del país o región y contar con la capacidad de conservarla a largo plazo. Muchas otras razones han impulsado la creación de áreas protegidas: la conservación de aguas y cuencas hidrográficas, bellezas escénicas o valores históricos, el resguardo de las culturas indígenas, la disponibilidad de tierras vírgenes de dominio público, demandas de esparcimiento así como convicciones personales de los pioneros del movimiento conservacionista. Por otra parte, la opción que ofrecen las áreas silvestres protegidas es un tanto rígida, porque su fuerza radica en el resguardo permanente de determinadas áreas.

Todas estas razones aconsejan prestar la máxima atención a la planificación de los sistemas de áreas protegidas, incluyendo la selección de las áreas y sus respectivas categorías de manejo. Más aún, esta labor debería formar parte del ordenamiento territorial general que asigna para cada área el uso más indicado, teniendo en cuenta su vocación natural y las demandas de la sociedad. La integración de las áreas protegidas a los marcos más amplios de la planificación constituye, de hecho, el primer objetivo del plan de acción trazada en el IV Congreso Mundial de Parques Nacionales (1992). Varias publicaciones recientes plantean los pormenores

de la planificación y el manejo de sistemas de áreas protegidas (Moore y Ormazábal 1988, Barzetti 1993, Castaño Ubibe 1993, entre otras).

En aras de optimizar la aptitud de las áreas protegidas para conservar la diversidad animal, el sistema que aquellas conforman debería representar todos los biomas, tipos de hábitats y las distintas unidades biogeográficas del país, con sus respectivos centros de endemismo y de alta diversidad -los llamados refugios pleistocénicos-. A este respecto cabe destacar la utilidad de los inventarios de fauna para conocer el potencial conservacionista de las áreas silvestres protegidas. Asimismo, el sistema debería proveer resguardo a las especies más amenazadas y las áreas que lo conforman deberían cubrir una extensión suficiente para sustentar sus respectivas poblaciones mínimas viables. El área para el mantenimiento de la PMV de una especie clave, usualmente tope de cadena trófica, ofrece un importante criterio para estimar el tamaño mínimo de una unidad de conservación (Thiollay 1989b, Yerena 1994). Un sistema en forma de red o corredor, en lugar de un archipiélago de áreas protegidas, facilita la dispersión de individuos y material genético entre diferentes unidades conformando una metapoblación más persistente que las poblaciones locales de cada área por separado (Vega 1994, Yerena 1994).

En adición a los parques nacionales y otras áreas de protección global existen categorías de manejo orientadas explícitamente al resguardo de la fauna amenazada y su hábitat de reproducción, alimentación y descanso, así como a la protección de sitios clave para especies migratorias. Tales áreas, aún las de limitada extensión, son esenciales para el mantenimiento de muchas especies gregarias asociadas con áreas costeras. El enfoque ecosistémico no debería restringirse al manejo de las áreas protegidas sino extenderse al todo el territorio y a los humedales en particular.

**D. Rescate y fomento de poblaciones silvestres.** Esta estrategia concierne principalmente a las poblaciones relictas de especies grandes y llamativas o “especies emblema” de la conservación: primates y carnívoros grandes, ungulados, aves rapaces, loros y guacamayas, caimanes y tortugas grandes (ver 10.2). En primera instancia se evalúa la distribución, abundancia y estatus

actual de la población, y se identifican las causas de su escasez por medio de encuestas y levantamientos de campo. Luego se diseña un plan de acción para recuperar y fomentar la población por medio de 1) Manejo directo: control de causas de la mortalidad juvenil y adulta, creación de nuevas poblaciones por reintroducción, seguimiento periódico de la abundancia, estructura y distribución poblacional, 2) Conservación y mejoramiento del hábitat de la población natural remanente, y 3) Concientización de la población local sobre el significado y valor de la especie, a fin de lograr su apoyo y participación. La promoción de una especie como símbolo de la identidad regional o nacional puede ser una idea acertada en este sentido.

El rescate de poblaciones naturales puede realizarse dentro o fuera de las áreas silvestres protegidas, incluyendo tierras privadas. En tales casos es vital la cooperación de los respectivos propietarios. Puede complementarse también con la cría en cautiverio. De hecho, los planes de rescate y restauración emplean las mismas herramientas que el manejo para uso sostenible. La restauración de poblaciones deterioradas es a menudo la primera etapa del manejo para su eventual aprovechamiento. La recuperación de poblaciones es una función del tiempo y demanda trabajo y financiamiento continuos, especialmente en el caso de las especies de ciclo largo. La mayoría de los avances dentro de este sector son producto de esfuerzos mancomunados de los servicios de fauna, ONGs conservacionistas, apoyo del sector privado, comunidades locales y financiamiento internacional.

**E. Cría en cautiverio.** Esta opción, denominada también conservación *ex situ*, involucra el mantenimiento de una especie muy amenazada, a veces extinta en estado silvestre, en cautiverio, o bien la cría en cautiverio como una herramienta para fundar o fortalecer las poblaciones naturales (ver 10.3). Nogueira Neto (1973) documenta ampliamente las experiencias brasileñas en materia de cría de la fauna nativa. El mantenimiento de especies amenazadas en cautiverio no resuelve el problema de fondo, pero puede postergar su consecuencia más irreversible. Son programas de rescate de los últimos remanentes de una especie y muy afectados por el

síndrome de las poblaciones pequeñas. La degradación genética acumulativa amenaza la viabilidad del plantel de cría o resulta con el tiempo en cepas domesticadas, distintas de la especie silvestre ancestral (Conway 1980, McNeely et al. 1990). La labor que desarrolla el Centro de Primatología de Rio do Janeiro en el rescate de los primates amenazadas de la Floresta Atlántica es un ejemplo de esta opción (Coimbra Filho 1986). Los zoológicos han avanzado mucho en el mantenimiento y propagación de múltiples especies. Sin embargo, mantener poblaciones viables de animales grandes y de manejo complicado es muy costoso, lo cual restringe esta opción a pocas especies.

La cría en confinamiento se utiliza también para la restauración de poblaciones naturales. Por ejemplo, el levante de crías obtenidas en cautiverio o de nidos naturales forma parte de los planes de conservación de crocodílidos y tortugas acuáticas (IBAMA 1989, Ramo et al. 1992; Seijas y Chávez 1994, ver 10.2). En estos casos es importante tanto un manejo exitoso en cautiverio como la readaptación de las crías a su ambiente natural (Soini 1997). Esta última suele ser poco conocida y requiere del seguimiento de los individuos liberados, en atención al objetivo primordial: la recuperación de las poblaciones naturales. Las razones que apoyan esta opción, en vez del resguardo de poblaciones cautivas, incluyen el mantenimiento de la variabilidad genética y de la capacidad evolutiva de la especie, así como la realización de sus funciones ecológicas y valor escénico (Conway 1980, Lande 1988, McNeely et al. 1990, UNEP 1993, Caughley 1994, Snyder 1994, Magnusson 1995). Además, el manejo de poblaciones naturales es menos costoso, en términos de fondos y tecnología, y por eso es más accesible a los países latinoamericanos.

### 7.3 UTILIZACIÓN SOSTENIBLE

Un recurso cualquiera se comporta como tal cuando es debidamente utilizado. El aprovechamiento del recurso fauna produce beneficios para diferentes sectores y controla la abundancia de algunas especies silvestres, pero al mismo tiempo puede convertirse en una grave amenaza para el recurso. Por eso, la regulación de la intensidad de caza constituye la esencia del manejo de poblaciones

sometidas al aprovechamiento directo. Las siguientes preguntas reflejan la amplitud y la complejidad de esta tarea: 1) ¿Qué especies y poblaciones son realmente aprovechables, cuáles son los criterios que permiten determinarlo? 2) ¿Cuáles son las finalidades del aprovechamiento y expectativas de los usuarios? 3) ¿Cuándo conviene más efectuar la extracción? 4) ¿Qué cantidad de individuos se pueden extraer? 5) ¿Qué tipo de individuos? 6) ¿Cómo conservar o maximizar la productividad de las poblaciones explotadas? 7) ¿Cómo repartir la cosecha entre diversos usuarios o sectores interesados? 8) ¿Qué otros factores, además del valor como un recurso, deben contemplar los planes de aprovechamiento? 9) ¿Cómo implementar administrativamente la cosecha de fauna silvestre?

### 7.3.1. ¿Qué, por qué y cuándo cosechar?

Estas tres interrogantes están arraigados en los patrones tradicionales de utilización de fauna, pero al mismo tiempo involucran criterios biológicos dignos de atención.

**A. Especies o poblaciones aprovechables.** El valor tangible como recurso (alimento, recreación, pieles, cueros, mascotas, trofeos etc.), según las costumbres locales, define en primer lugar, el conjunto de especies que una sociedad conceptúa como caza. Tales conjuntos de especies varían según el tipo de usuario (Sección 3), de una región a otra y en tiempo. Por ejemplo, los lagartos del género *Tupinambis* son objeto de cacería comercial importante en América austral (Fitzgerald et al. 1991, Norman 1987), pero en Venezuela son poco utilizados. Las poblaciones de caimán no llegaron a constituir un recurso importante sino después del agotamiento de los crocodílidos más grandes y valiosos (Carvalho 1967, Medem 1983).

Aparte de los criterios de uso tradicional y valor establecido deben considerarse también la estrategia demográfica y el estado actual de las poblaciones. La baja capacidad de renovación de algunas especies neotropicales más cotizadas (los cébidos de mayor porte, manatíes, dantas, paujíes y guacamayas, entre otros) es incompatible con un aprovechamiento extractivo a mayor escala. Este tipo de especies, independientemente del

manejo que se les aplique, nunca podrán constituir un recurso cinegético importante, sino que su manejo debe apuntar ante todo hacia la conservación y usos no consuntivos. Por otra parte, muchas poblaciones locales de especies más productivas (pecaríes, venado cola blanca, agutíes, capibara, coipo, patos, etc.) son tan castigadas por una explotación irracional continuada que no son aprovechables de inmediato sino después de un largo período de recuperación.

**B. Finalidad del aprovechamiento.** Un objetivo fundamental de la regulación de cacería es la repartición equitativa de los beneficios que genere la fauna silvestre entre los ciudadanos y diferentes tipos de usuarios, siempre y cuando el aprovechamiento sea sostenible y técnicamente viable. También conviene tomar en cuenta la finalidad principal del aprovechamiento y la cantidad, distribución, costumbres, expectativas e impactos de sus usuarios. El aprovechamiento de especies de vocación comercial (por ejemplo, capibara, coipo, paca, caimán, vicuña) presupone poblaciones abundantes, y los objetivos principales del manejo suelen ser estabilizar y, en lo posible, maximizar el valor (número, biomasa, calidad) de la cosecha sostenible y la justa repartición de la misma. Conviene enfocar el manejo a microescala, establecer cuotas consonas con la producción poblacional en cada unidad de manejo y combatir la comercialización de productos de cacería ilegal mediante una fiscalización efectiva.

Por otra parte, el manejo de la avifauna para la caza deportiva se realiza a macroescala y con el objeto de maximizar la calidad y cantidad de recreación (días/ cazador) dentro de límites sostenibles. El seguimiento de las tendencias poblacionales en grandes áreas permite ajustar su intensidad mediante calendarios cinegéticos anuales. A menudo, todas las modalidades de utilización inciden (legal o ilegalmente) sobre un mismo recurso (por ejemplo, patos, pecaríes, venados, grandes felinos), lo cual demanda una clara definición del uso y usuario más indicado y las medidas administrativas y de guardería pertinentes.

**C. Temporadas de caza.** La fauna silvestre no se puede “almacenar” sino hasta el límite que permita la capacidad

de carga del hábitat porque la dispersión y mortalidad natural eliminan los excedentes. Por eso conviene cosechar un recurso productivo anualmente, con la posible excepción de especies de ciclo muy largo. La temporada de caza debería ubicarse en la época cuando las especies cinegéticas han completado su ciclo reproductivo, han maximizado su reclutamiento anual, las especies migratorias están presentes, y antes del período crítico anual, para ajustar la población a la menguante capacidad de carga. Además debería coincidir con la adquisición del pelaje de invierno de las especies peleteras y con el período en el cual los cérvidos portan caramas pulidas. La temporada otoñal de cacería en latitudes templadas satisface estos criterios y es congruente con la normativa vigente en México y América austral.

Las temporadas abiertas en América tropical empiezan, por lo general, simultáneamente con el período seco, que es crítico para muchas poblaciones y reduce su actividad reproductiva. Sin embargo, algunas especies se reproducen precisamente en esta época y varios animales de caza pueden reproducirse durante todo el año, lo que resulta en un reclutamiento más continuo, en lugar de cohortes sincronizadas. En tales casos, no existe una temporada de caza ideal para una especie y mucho menos una temporada única y biológicamente acertada para las especies cinegéticas en su conjunto. La programación de las temporadas de caza en el trópico es, por lo tanto, más complicada. Demanda un buen conocimiento de la estacionalidad de las poblaciones, del hábitat y su variación espacial - información aún no disponible en muchos casos - así como la programación de temporadas por especie, escalonadas en el tiempo y el espacio, aunque esto resulte en mayor carga administrativa.

Las condiciones del período seco facilitan el acceso de cazadores y la extracción comercial de la fauna en regiones poco transitables en otras épocas. Esto, conjuntamente con la reducción de la cobertura visual y la concentración de muchas poblaciones en la cercanía de las aguadas que quedan, aumenta la ventaja del cazador frente a las presas y puede propiciar un aprovechamiento destructivo.

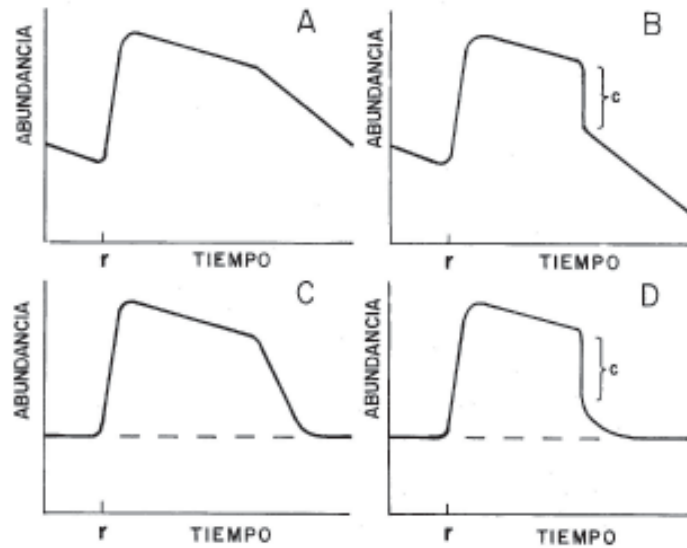
Por otra parte, la caza de subsistencia puede ser tan continua como la demanda del alimento proteico del

campesino. La industrialización de la carne de animales silvestres demanda también una extracción continua. Es posible que una cosecha continua sea, en algunos casos, un aprovechamiento biológicamente idóneo, aunque más difícil de controlar. De hecho, la duración de la temporada abierta es precisamente una herramienta fundamental para regular la extracción, porque el número de animales abatidos es proporcional al esfuerzo (tiempo) de cacería. Imponer vedas estacionales a la caza de subsistencia puede resultar una medida drástica, pero probablemente necesaria, para evitar el agotamiento del recurso.

### ***7.3.2 Bases conceptuales de la cosecha sostenible***

Partiendo del principio de que la fauna silvestre es un recurso natural renovable, la cosecha sostenible se define como la cantidad y tipo de individuos que se puede extraer de una población por unidad de tiempo sin deteriorar su productividad, es decir manteniendo  $\sum_x m_x \geq 1$  (ver 1.3.3). Este principio combina la utilización con la conservación pero no es la única estrategia concebible. Desde el punto de vista económico es plausible procurar una cosecha, sostenida o no, que maximice los ingresos por unidad de costo. Según las reglas de la economía de mercado, un ingreso actual es más rentable que el mismo ingreso en una fecha posterior, por lo cual puede resultar más rentable sobreexplotar y hasta rematar un recurso de una sola vez e invertir los ingresos de tal manera que produzcan una renta superior a la productividad de la población explotada (McNeely 1988, Clark 1989). Esta estrategia fatal para el recurso y contraria al interés colectivo a largo plazo matiza la mentalidad de muchos usuarios de fauna, quienes prefieren explotar al máximo ahora, pensando que el recurso se agotará de todas maneras o que de pronto el Estado prohibirá su aprovechamiento. Por consiguiente, es mandatorio difundir y aplicar el principio de la cosecha sostenible tanto en la comunicación con los usuarios como en el manejo práctico, con miras a maximizar los beneficios a largo plazo.

Es axiomático que cualquier extracción de una población animal disminuye momentáneamente su abundancia. La idea de una cosecha sostenible radica en el principio de que la productividad poblacional



**Figura 7.1.** Mortalidad aditiva o compensatoria. Esquema del ciclo anual de una población: A con mortalidad aditiva sin cosecha, y B con cosecha, y de una población C con mortalidad compensatoria sin cosecha, y D con cosecha;  $r$  = período de nacimientos,  $c$  = cosecha, sector por debajo de la línea interrumpida = capacidad de carga del período crítico.

compensará con el tiempo el efecto de la extracción. Las respuestas poblacionales a la caza son variables y se ordenan en tres casos principales.

**A. Mortalidad aditiva.** En este caso, la mortalidad por cacería se agrega a la mortalidad natural sin una compensación posterior (Fig. 7.1, A, B). La magnitud de la mortalidad natural y la ocasionada por la cacería son totalmente independientes, pero existe una regresión positiva entre la mortalidad total y la cosecha extraída (Watt 1968, Burnham et al. 1984, Clark 1987). Este tipo de respuesta se puede esperar de poblaciones regidas principalmente por mecanismos densoindependientes. En ausencia de procesos compensatorios, cualquier extracción disminuye la productividad y el principio de cosecha sostenible no es directamente aplicable. Sin embargo, cuando la población animal presenta fuertes variaciones de abundancia de un año a otro -lo que sucede a menudo con poblaciones carentes de mecanismos de autorregulación- una estrategia prudente puede ser aprovechar la población solamente cuando es abundante (ver 7.3.3, D). De todas maneras, las tendencias

poblacionales se deben principalmente a efectos ambientales fuera del control del hombre.

**B. Compensación total.** Este modelo estipula que la mortalidad natural es inversamente proporcional a la ocasionada por cacería, compensando enteramente su efecto, siempre y cuando la cosecha no exceda un cierto valor umbral (Fig. 7.1, C, D). Está inspirada en la idea clásica del “excedente poblacional” (Leopold 1933, Errington 1945): Solamente un número fijo de la población de otoño puede sobrevivir el período crítico de invierno. Los animales que exceden la capacidad de carga del invierno pueden ser aprovechados como caza porque de todas maneras serán eliminados por la mortalidad natural. Un corolario de este razonamiento es que la tasa de sobrevivencia anual (producto de la tasa de sobrevivencia de la temporada de cacería y la del resto del año) es constante e independiente de la magnitud de la cosecha (Burnham et al. 1984, Bergerud 1985, Caughley 1985), siempre y cuando ésta no sobrepase el “excedente” (= población otoñal - la capacidad de carga del invierno), que establece así el límite superior de la cosecha

sostenible. En algunos casos este excedente es incluso un ente natural, constituido por individuos errantes sin territorio que son los más susceptibles a la mortalidad natural (Errington 1956, Smythe 1978). A escala local, la inmigración hacia áreas de baja densidad a consecuencia de la alta presión de caza puede crear la falsa impresión de una compensación total por un aumento de las tasas de sobrevivencia y fecundidad. Además, el modelo es aplicable solamente cuando la estacionalidad del hábitat es muy contrastante y la abundancia relativamente elevada. Si la densidad inicial -de otoño- es inferior a la capacidad de carga, la mortalidad por caza es aditiva y no puede ser compensada sino con un aumento densodependiente de la fecundidad.

**C. Compensación parcial.** Según este modelo, que presupone una densodependencia absoluta, la capacidad de una población para compensar la mortalidad por cacería es condicional y depende del número de animales cosechados, así como de la densidad poblacional que determina la producción poblacional (Fig. 6.3). La cosecha es sostenible cuando su magnitud es igual a la producción

poblacional, de tal manera que existe un gradiente de cosechas sostenidas posibles según la densidad poblacional. Más específicamente, si consideramos la cosecha como producto de abundancia  $N$  y una tasa instantánea de cosecha  $H$  y la producción poblacional como producto de  $N$  y una tasa instantánea de crecimiento sin cosechar  $r_p$ , las cosechas recurrentes son sostenidas y la abundancia se mantiene constante cuando  $H = r_p$ . Si  $H > r_p$ , la densidad y su  $r_p$  cambian hasta que se estabilizan en una densidad donde se cumple la equidad  $H = r_p$ , porque la tasa de crecimiento poblacional no es constante sino que cambia con la densidad.

Aunque una cosecha continua puede considerarse como la forma primaria de aprovechamiento de la fauna tropical, el manejo de fauna, en su afán de racionar el aprovechamiento, suele concentrar la cosecha en una temporada de caza, generalmente corta, que reduce la densidad e implica la aplicación de la tasa aislada de cosecha  $h$  (Caughley 1977):

$$h = 1 - e^{-H} \quad (7.1)$$

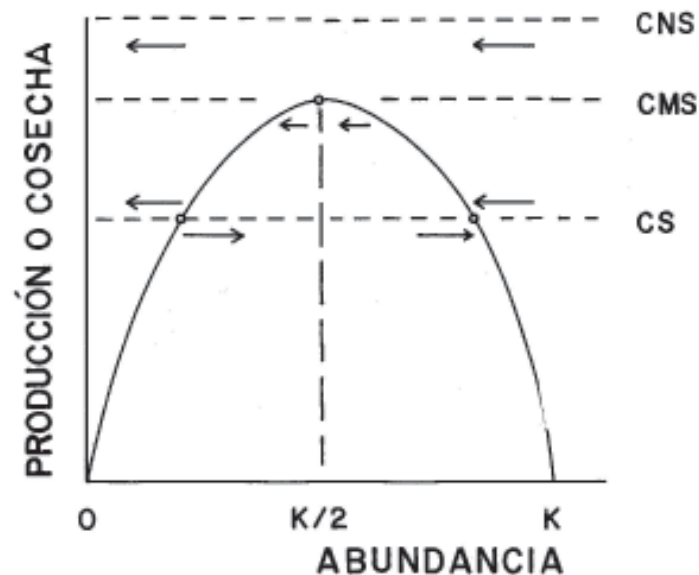


Figura 7.2. Relación entre la abundancia  $N$  y la cosecha sostenible según la ecuación logística. CNS = cosecha no sostenible, CS = cosechas sostenibles de una población de baja y de alta densidad, CMS = cosecha máxima sostenible. Redibujado de Begon et al. (1990).

Si la reducción de densidad por la cosecha es igual a la producción poblacional en la nueva densidad, la población debería retornar a su condición anterior para la temporada siguiente y la cosecha sería repetible y constante, siempre y cuando  $r_p$  sea más o menos constante. Sin embargo, en poblaciones densodependientes, el valor de la tasa instantánea de crecimiento  $r$  varía según la abundancia y resulta en una infinidad de cosechas sostenibles potenciales.

El crecimiento es vigoroso en bajas densidades, donde  $r$  se aproxima a  $r_m$  y la población aumenta al incrementarse la abundancia, hasta alcanzar su máximo crecimiento en una densidad intermedia (Fig. 7.2). En densidades mayores  $r$  y el producto  $rN$  decrecen por la competencia en una población cada vez más saturada, hasta reducirse en 0 cuando  $N = K$ . Por lo tanto, **la programación de cosechas sostenibles debe contemplar al mismo tiempo la densidad poblacional deseable y la magnitud de la cosecha a extraer**, teniendo presente que cualquier cosecha reduce  $N$  (desplazándola a la izquierda en la Fig. 7.2), lo cual cambia también su producción. A este respecto se presentan cuanto casos principales:

- Si se cosecha lo máximo posible rebasando la capacidad productiva poblacional, la población disminuye (caso CNS); si esto se repite la población desaparece.
- La cosecha de poblaciones de **baja densidad** ( $N < K/2$ ) puede ser sostenible, pero presenta un equilibrio inestable porque la disminución de  $N$  por efectos de la cosecha reduce su crecimiento  $rN$ , de tal forma que la sobreestimación de cosechas sucesivas acarrea el agotamiento del recurso. Si la cosecha es menor que la producción, la población aumentará hasta el nivel de máxima producción.
- La **cosecha máxima sostenible** (CMS) se obtiene en una densidad poblacional intermedia (a nivel  $K/2$  si la densodependencia se ajusta al modelo logístico, ecuación 6.7). CMS es deseable porque maximiza tanto el beneficio para el hombre como la capacidad productiva del recurso (Watt 1968, Caughley 1977, Fowler 1981). Sin embargo, mantener la población justamente en el punto de CMS es

difícil, porque representa un equilibrio inestable sobre el cúspide de la curva de producción. Cualquier cosecha en exceso desplaza  $N$  a la mitad izquierda de la curva donde la cosecha reduce la capacidad productiva. Para evitar este riesgo, Caughley y Sinclair (1994) recomiendan emplear CMS calculada ante todo como una guía teórica y aplicar una extracción real algo menor.

- A **altas densidades** poblacionales (la mitad derecha de la curva), la producción es inversamente proporcional a la densidad presentando un equilibrio estable: una cosecha mayor a la producción, pero moderada, reduce  $N$ , pero al mismo tiempo alivia la competencia estimulando así la producción, que compensa la extracción en exceso, hasta estabilizarse en una densidad donde  $H = r_p$ . Si se cosecha menos que la producción, la abundancia y su efecto depresivo sobre el crecimiento poblacional aumentan, resultando en una población saturada e improductiva.

El modelo más sencillo para estimar la CMS es el derivado del crecimiento logístico que implica el conocimiento de la variable  $N$ , la constante  $K$  y el coeficiente  $r$ , y predice una CMS de  $r_m K/4$  para una densidad  $K/2$  (Beddington y May 1977). En biología pesquera, donde la maximización de las capturas sostenidas cuenta con una larga tradición, se han postulado familias de curvas de reclutamiento más flexibles y asimétricas para estimar la CMS (Beverton y Holt 1957, Ricker 1958, 1975), que se ajustan mediante técnicas regresionales a partir de estadísticas de la población reproductora y del reclutamiento. McCullough (1979) y Downing y Guynn (1985) estimaron la CMS del venado cola blanca en Estados Unidos tabulando las estadísticas vitales por clases de sexo y edad en un gradiente de ocupación de la capacidad de carga. Todos estos modelos predicen mayor producción en densidades intermedias, por lo cual no es posible maximizar al mismo tiempo la abundancia y la cosecha sostenible.

Diversos modelos de simulación que integran los efectos de abundancia y factores ambientales claves (precipitación, sucesión, tipo de vegetación, producción y calidad de forrajes, etc.) ofrecen una herramienta más versátil para dilucidar las opciones de cosecha sostenible en casos específicos, por ejemplo patos (Anderson 1975),



capibaras (Rabinovich y Alió 1978), vicuñas (Rabinovich et al. 1985), venados cola blanca (Walters y Bunnell 1971, Underwood y Porter 1985) y gorzos (Bobek 1980).

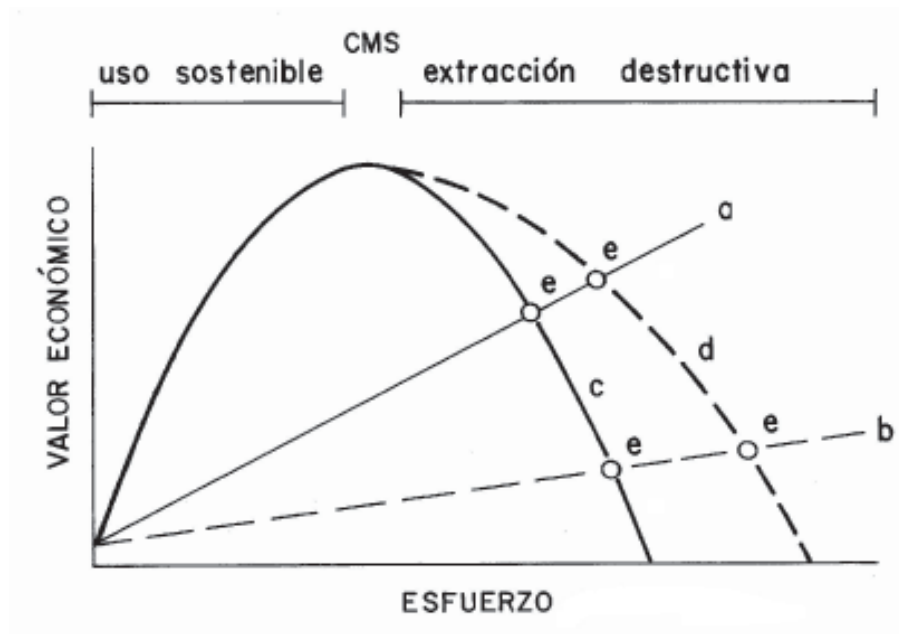
El manejo para la CMS puede ser la opción acertada cuando el éxito se mide por el número, biomasa o valor de la extracción. Este enfoque contrasta con la idea de **cosecha óptima**, que se define como el nivel de aprovechamiento que maximiza el beneficio colectivo y duradero en un contexto socio-económico particular. Debe presentar un consenso balanceado entre diversos sectores e intereses de la sociedad. De esta manera, cuando una población constituye un recurso escénico de alta estima, conviene mantenerla por encima de la densidad de máxima producción; si, en cambio, se comporta como plaga, riesgo sanitario o causa de serios accidentes viales, lo indicado es una abundancia menor que la deseable desde el punto de vista cinegético. En el ámbito rural latinoamericano predomina aún el valor alimentario y económico de la fauna silvestre. Sin embargo, la tendencia general se inclina hacia esquemas más diversificados, incluyendo los usos no consuntivos donde la cosecha óptima se presenta como una opción acertada.

Los modelos de mortalidad aditiva y de compensación parcial y total ilustran los escenarios posibles cuando una población natural es cosechada por el hombre. Predicen las consecuencias probables de diferentes alternativas, ofrecen hipótesis susceptibles a pruebas de rigor y aportan criterios de decisión para la programación de cosechas sostenidas. Aunque se vislumbran como mutuamente excluyentes, sus predicciones pueden ser parecidas en algunos casos. Por ejemplo, la caza en exceso a la producción de poblaciones de baja densidad se porta siempre como mortalidad aditiva. Hay que tener presente, sin embargo, que los modelos son abstracciones simplificadas de una realidad muy compleja. Los modelos poblacionales en particular representan el funcionamiento de una sola población, generalmente sin considerar el efecto de las demás que comparten su espacio vital. La verdad de un modelo coincide rara vez con la verdad del campo, pero puede predecir tendencias generales si la dinámica de una población se ajusta a un modelo particular. Gran parte de la teoría de la cosecha sostenida gira en torno al modelo de compensación parcial, que concuerda relativamente bien con las respuestas demográficas de

varias poblaciones explotadas (Anderson y Burnham 1976, Caughley 1977, 1985, Fowler 1981, Burnham et al. 1984, Clark 1987, Gómez-Dallmeier y Cringan 1989). Esto corrobora la generalidad del modelo, pero su capacidad de resolución tiende a ser menor que la de los modelos diseñados para una población particular, considerando los efectos sinérgicos entre la abundancia, estructura poblacional, comportamiento social y/o variables ambientales aleatorias y económicas.

**D. Manejo con control espacial.** Los modelos de cosecha convencionales implican estimadores de abundancia y cuotas de extracción. Una opción alterna es la rotación de las áreas de caza o bien sistemas de refugios que conservan la fauna y emiten dispersión hacia las zonas vecinas, conocida también como modelo fuente-sumidero e implícito en el manejo de fauna por medio de áreas protegidas (Hames 1980, Herrera 1986, Novaro 1995, Anónimo 1996, Ulloa et al. 1996). Este modelo postula que la dispersión procedente de los parches favorables, donde la natalidad excede la mortalidad, permite la persistencia de población en parches marginales, donde predomina mortalidad (Pulliam 1988). Recientemente McCullough (1996) concretó estas ideas en un modelo que puede permitir un uso sostenible de la fauna, sin evaluaciones previas de abundancia:

- Una población continua que habita un área extensa se divide en un conjunto de cuadrados.
- Una parte de los cuadrados son habilitados para la caza mientras que otros quedan vedados.
- La población de los cuadrados afectados por la caza se recupera por la inmigración de animales de los cuadrados protegidos.
- La cosecha global del área incrementa a medida que aumenta el número de cuadrados cosechados, hasta un valor tope determinado por la capacidad de las subunidades protegidas para recompensar lo extraído de los cuadrados abiertos para la caza. A partir de este punto, el aumento de las unidades habilitadas reduce la cosecha y la población disminuye de una manera análoga a la vertiente izquierda de la parábola abundancia-cosecha (Fig. 7.2).



**Figura 7.3.** Esquema de la relación entre beneficio/costo en la extracción de un recurso: a = función del costo de la extracción, b = función del costo de la caza de subsistencia, c = curva de beneficios suponiendo un precio constante del producto, d = curva de beneficios si el precio aumenta al escasear el recurso, y e = posibles puntos de equilibrio donde el beneficio es igual al costo.

El funcionamiento del modelo presupone la libre dispersión entre los cuadrados y un tamaño de cuadrícula que permite tanto una población viable en cada subunidad como una rápida recolonización de los cuadrados afectados por la caza. Queda por constatar la viabilidad práctica de este modelo, que ofrece una opción digna de atención, especialmente en el ámbito latinoamericano donde se cuentan con pocos estimadores poblacionales y donde prevalece la caza de subsistencia continua.

### 7.3.3 Programación de cosecha sostenible

La esencia de la práctica de la cosecha sostenible se condensa en la sencilla pregunta ¿Cuánto cosechar sin deteriorar el recurso?, que el manejador de fauna en un país latinoamericano tiene que resolver ateniéndose a los siguientes elementos de juicio:

- La base legal y la política del Estado en materia de fauna.

- Las expectativas de la ciudadanía, a menudo contradictorias, excesivas y reforzadas por presiones de diversa índole.
- La experiencia previa sobre el aprovechamiento del recurso; ésta se reduce a menudo a las resoluciones anteriores, cuyo grado de cumplimiento y repercusiones son poco conocidas.
- Un marco de referencia teórico de la dinámica de las poblaciones explotadas.
- Documentación biológica, variable en calidad y cantidad según la especie y área, pero limitada a menudo a las nociones básicas de historia natural.
- Herramientas administrativas disponibles para regular la cosecha (ver 7.2.5).

Después de sopesar estos criterios, la persona o ente administrativo a cargo del manejo debe tomar una decisión,

justificarla con argumentos técnicos y responder por sus consecuencias. La idoneidad de tal decisión depende de muchas circunstancias, pero, ante todo, de la información cuantitativa sobre el recurso a manejar y del perfil del usuario. Por lo general, la base de datos disponible para un manejador de fauna latinoamericano es escueta, lo cual repercute sobre las decisiones. Usualmente la decisión más fácil, pero no necesariamente la mejor, es continuar aplicando la normativa preestablecida. Otra decisión frecuente es la de no autorizar la cacería hasta que se tenga información biológica “suficiente” para emprender el manejo.

¿Cuáles son los datos mínimos para tal efecto? De la teoría de la cosecha sostenida se desprende que lo prioritario es la abundancia, productividad y capacidad de carga. En el caso más sencillo, la extracción que mantiene la abundancia más o menos constante puede indicar una cosecha sostenible e implica solamente los índices de abundancia y la magnitud del esfuerzo o de la cosecha. Un conocimiento biológico exhaustivo así como el diseño y simulación de modelos matemáticos son indudablemente de gran utilidad en la programación de cosechas. Sin embargo, el caballo de batalla en esta tarea es la técnica de aproximaciones sucesivas (Caughley 1977), llamada también manejo adaptativo: se aplica un tratamiento (por ejemplo una cosecha arbitraria pero conocida), se cuantifica su impacto sobre la población, se reajusta la cosecha siguiente a fin de estabilizar la población al nivel deseado y se repite el ciclo hasta alcanzar este objetivo. La magnitud de la cosecha se ajusta regulando el esfuerzo de caza o la fracción o el número de animales abatidos.

**A. Regulación del esfuerzo.** Casi todos los países emplean normas para regular la intensidad del aprovechamiento de la fauna. Sin embargo, la mera existencia de normas no significa manejo. La cosecha sostenida no se puede lograr sino aplicando normas que dosifiquen la caza de tal forma que las poblaciones cinegéticas se mantengan estables y productivas, como sucede en los países que cuentan con una larga trayectoria en esta materia. Un mecanismo regulador frecuente es controlar el esfuerzo de caza.

En el plano conceptual la cosecha puede considerarse como producto de la abundancia de la presa,  $N$ , el esfuerzo

de caza,  $E$ , (por ejemplo, días/cazador) y un coeficiente constante de eficiencia de cacería,  $f$  (ver ecuación 6.23). Cualquier cambio en  $N$  afecta el producto  $NEf$ , aumentando la extracción cuando  $N$  es grande y vice versa, lo que resulta en un efecto estabilizador en comparación con una cuota fija de cosecha (Beddington y May 1977, Begon et al. 1990, Caughley y Sinclair 1994). Un seguimiento de  $N$  permite ajustar  $E$  según las tendencias poblacionales a fin de estabilizar aún más el recurso. Estas simples reglas de dosificación del esfuerzo, producto de ensayo y error, reajuste y experiencia acumulada durante décadas, constituyen la columna vertebral del aprovechamiento sostenible de la fauna menor por la caza deportiva.

**B. Beneficio/costo.** Tratándose de la caza deportiva, el esfuerzo  $E$  es proporcional a la magnitud de la experiencia recreacional (días/hombre), que constituye un valor positivo para el cazador. En cambio, si la cacería persigue fines utilitarios, el esfuerzo representa una medida de costo. La relación beneficio/costo de la explotación de un recurso biótico compartido pero finito se ilustra a menudo en un esquema econométrico de uso frecuente en la biología pesquera (Gordon 1954). El costo monetario aumenta linealmente con el esfuerzo, mientras que el beneficio (biomasa capturada multiplicada por el precio unitario) depende del esfuerzo y abundancia de la presa (Fig. 7.3). En un principio, el beneficio aumenta con el esfuerzo; cuando el esfuerzo sigue creciendo, el beneficio también sube, pero en menor proporción, porque la extracción disminuye la abundancia. Después de alcanzar su valor máximo, que representa la cosecha máxima sostenible, el beneficio absoluto y el beneficio por unidad de esfuerzo disminuyen a medida que el esfuerzo aumenta, hasta que el costo iguala al beneficio. A partir de este punto, la extracción se torna antieconómica y debería cesar, permitiendo la recuperación del recurso.

La aplicación directa de este esquema en la programación de cosechas de la fauna silvestre es limitada. En primer lugar, existen datos sobre las cosechas de poblaciones silvestres, pero al no conocerse los respectivos esfuerzos tampoco se puede trazar la curva de beneficios. Sin embargo, ilustra algunos hechos dignos de atención: 1) la cosecha es sostenible en el intervalo donde el beneficio aumenta con el esfuerzo, 2) el beneficio

neto y el beneficio por unidad de costo son mayores cuando el esfuerzo es bajo, 3) nunca se debería incrementar el esfuerzo si esto resulta en capturas decrecientes, 4) existe un conflicto de intereses en la vertiente derecha de la curva, hasta el punto de equilibrio costo = beneficio, porque la extracción es, al mismo tiempo, rentable y destructiva. Es en esta vertiente donde la explotación comercial arrasa el recurso. Asimismo, es frecuente que al escasear el recurso aumente el precio unitario, haciendo rentable la extracción aún en densidades muy bajas.

Este esquema puede ilustrar también las tendencias generales de la caza de subsistencia. En este caso, el aprovechamiento es a menudo continuo y su esfuerzo es proporcional a la densidad de la población campesina. Cuando ésta aumenta, la extracción puede pasar a la vertiente destructiva, la cual conduce al nefasto equilibrio (beneficio = costo) donde la población animal deja de ser un recurso.

**C. Tasas fijas de cosecha.** Según el modelo de compensación parcial, la cosecha es sostenible cuando es igual o menor que la producción poblacional. Este principio se aplica, ante todo, a la caza mayor y/o al manejo a microescala que facilita la estimación de la abundancia. La cosecha o cuota de extracción es el producto de abundancia  $N$  por la tasa aislada de cosecha  $h$  (ver 7.3.2, C), si la caza se concentra en una temporada, o la tasa instantánea de cosecha  $H$  cuando se trata de un aprovechamiento continuo.

La abundancia se estima empleando los métodos esbozados en la Sección 5. La imprecisión de los estimadores inevitablemente distorsiona el número de animales a cosechar, pero ya que la mayoría de los métodos tienden a subestimar, es lo más probable que esto resulte en una cuota conservadora. A menudo, la tasa tentativa de cosecha se estima del reclutamiento actual (Pimlott 1959, Ojasti 1973, 1991). Riney (1982) recomienda empezar con una tasa tentativa del 10% en el caso de poblaciones de ungulados africanos. La reiteración de la cosecha y el seguimiento de la abundancia (absoluta o relativa) permite afinar la tasa hasta que la población se estabiliza. De esta manera se han fijado tasas para el manejo rutinario del pecarí de collar en Arizona (20%,

Brown y Ockenfels 1986), del venado cola blanca en Norteamérica (28%, densidad equivalente a 0,6K; Downing y Guynn 1985) y del capibara en Apure, Venezuela (30%, Ojasti 1973). Riney (1982) recomienda acompañar la cosecha experimental con un seguimiento simultáneo de la población y la calidad de su hábitat durante el período crítico. La programación de cosechas con tasas fijas es sencilla:

- 1) Se estima el tamaño  $\hat{N}$  o  $\hat{D}$  la densidad, antes de cosechar.
- 2) Aplicando la tasa de cosecha se calcula la cuota para la población ( $\hat{N} h$  o  $\hat{N} H$ ) o por unidad de superficie ( $\hat{D} h$  o  $\hat{D} H$ ).
- 3) Se realiza la extracción conforme a la cuota establecida; al cabo de un año se repite el ciclo, empezando con la estimación de la abundancia.

Esta técnica es procedente para poblaciones “normales” en una región relativamente uniforme en cuanto al tipo de hábitats y densidad poblacional y cuando la productividad es semejante en años consecutivos. Si no están dadas estas condiciones, las técnicas que siguen pueden ser más indicadas.

**D. Regla de escapes fijos.** La esencia de esta técnica de cosecha sostenida reside en un valor umbral fijo, llamado densidad de escape  $D_e$ , que se considera idónea para la producción de la fauna. Antes de cada período de cosecha, se estima la densidad actual, y se la compara con la densidad de escape. Si la densidad actual resulta superior, se cosecha la diferencia ( $\hat{D} - D_e$ ); si  $\hat{D} \leq D_e$ , no se cosecha (Rabinovich et al. 1985). Este enfoque se parece al modelo de compensación total al enfatizar un plantel de cría fijo y un excedente cosechable, pero se aplica también a poblaciones muy fluctuantes que se aproximan al caso de la mortalidad aditiva. Ofrece un criterio de decisión más estabilizador para el recurso, aunque más cambiante para el usuario, que las técnicas precedentes.

Las implicaciones de esta técnica en un caso particular dependen en gran medida del valor de la densidad

de escape. Este debe guardar una relación con la calidad del hábitat y su capacidad de carga pero sin llegar a la saturación. La experiencia prolongada en el manejo de un recurso en una región puede permitir el ajuste de un  $D_e$  empírico para el manejo rutinario. La simulación de los efectos de diferentes  $D_e$  posibles sobre los parámetros poblacionales, condiciones del hábitat e intereses humanos ofrece una alternativa más objetiva para fijar este valor umbral. Si éste concuerda con la densidad de máxima producción, la técnica se presta para programar la cosecha máxima sostenida, incluso en ambientes bastante aleatorios. La aplicación práctica de la regla de escapes fijos es aún incipiente en América Latina, a pesar del desarrollo de modelos de simulación, por ejemplo, para el manejo de capibaras (Rabinovich y Alió 1978) y vicuñas (Rabinovich et al. 1985).

**E. Manejo experimental.** Este enfoque puede resolver los conflictos que se generan entre el afán de los usuarios de la fauna de sacarle el mayor provecho y los administradores del recurso quienes no permiten ningún uso por no contar con una base de datos suficiente que garantice su uso sostenible. Atender con celeridad estos casos es importante porque una ausencia prolongada de respuestas por parte del servicio de fauna puede propiciar una cacería furtiva fuera de todo control.

Iniciar el uso de un recurso o aumentar su extracción es siempre arriesgado. Sus consecuencias son poco predecibles, aún cuando se disponga de los modelos más avanzados y de copiosa documentación biológica. En particular, no es posible predecir el rendimiento de una población no explotada, controlada por procesos naturales (Caughley 1977, Walters y Holling 1990). En tales casos, es aconsejable un manejo experimental a pequeña escala, que permite un mejor control y seguimiento, sin exponer poblaciones extensas a los riesgos que implica la experimentación.

En el manejo experimental se aplican medidas tentativas y se cuantifican sus impactos poblacionales con la finalidad de desarrollar pautas de manejo más permanentes y aplicables en grandes áreas. La experimentación puede seguir la técnica de aproximaciones sucesivas. Es probable, sin embargo, que

un plan experimental fundamentado en un desarrollo teórico razonable resulte más eficiente para alcanzar un determinado objetivo. En este orden de ideas, Caughley (1977) propone secuencias experimentales para estimar la CMS, suponiendo el modelo de compensación parcial ajustada a la ecuación logística. Dos escenarios son de interés particular en nuestro medio:

**1) Población explotada.** La población está sometida a una extracción de magnitud desconocida y se ignoran los parámetros esenciales para su manejo. La siguiente secuencia es una opción posible para estimar la cosecha sostenida:

- Se estima la abundancia inicial  $N_t$ .
- Se protege la población contra la cacería; si  $N_t < K$ , la población debería crecer.
- Se estima la abundancia en la misma época durante años consecutivos (mínimo 3). El área y la intensidad de conteo deben ser constantes de un año a otro. En la práctica sucede a menudo que ambos tienden a aumentar a medida que avanza el proyecto, lo cual resulta en sobreestimación del  $r_m$ . El cambio numérico en cada intervalo,  $\ln(N_{t+m}/N_t)$ , es un estimador de la tasa instantánea de crecimiento sin cosecha  $r_p$  equivalente a la tasa instantánea de cosecha sostenible  $H$  en esta densidad.
- Suponiendo densodependencia, la tasa de crecimiento debería disminuir a medida que  $N$  se acerca a  $K$ ; si esto es cierto, los estimadores de  $r_m$  y  $K$  se pueden despejar de la regresión lineal

$$(N_{t+1} - N_t)/N_t = a - bN_{t+1}, \quad (7.2)$$

donde  $N_t$  y  $N_{t+1}$  son las abundancias iniciales y finales en cada intervalo,  $a = e^{r_p} - 1$  y  $b = a/K$  (Caughley 1977, p. 181).

- Si la densodependencia se ajusta a la ecuación logística, la CMS se alcanza en  $K/2$  y su magnitud es  $r_m K/4$ , que son los valores iniciales a someter al análisis empírico para aproximar la CMS.

**2) Población no explotada.** Se desea iniciar el aprovechamiento racional de una población no cosechada en tiempos recientes; se estima que está regulada a la capacidad de carga por procesos naturales y que su productividad actual es cero. El siguiente manejo experimental puede conducir a la CMS:

- Se estima la abundancia inicial  $N_i$ ; ésta es el estimador de  $K$ , ya que la población está saturada.
- Se aplica una cosecha arbitraria, pero de magnitud conocida  $C$  que desplaza la abundancia de  $K$  a una densidad menor donde la productividad es positiva. La extracción debe ser moderada pero lo suficientemente grande para generar un efecto detectable.
- Al cabo de un tiempo (generalmente un año) se estima la abundancia de nuevo y se vuelve a aplicar la cosecha fija  $C$ ; el ciclo se repite por lo menos tres veces. Si la respuesta poblacional es parcialmente compensatoria y si  $CMS > C > r_p N$ , la población debería disminuir hasta estabilizarse en la densidad donde la producción poblacional es igual a  $C$ , que representa una cosecha sostenida a esta densidad.
- Para estimar la CMS se despeja  $r_m$  de la regresión

$$\ln\left(\frac{N_{t+1}}{N_t - C}\right) = r_m - bN_t \quad (7.3)$$

si, suponiendo un ajuste a la ecuación logística, se calcula la  $CMS = r_m K/4$  y la densidad correspondiente,  $K/2$ . Estos valores se aplican al manejo experimental, y se les reajusta si la experiencia lo aconseja. Luego se pueden extender estas normas a mayor escala, pero siempre con un seguimiento, porque la variabilidad aleatoria de la población y de su productividad aumentan conjuntamente con la magnitud de la cosecha (Beddington y May 1977). En la práctica, esta técnica puede converger con la regla de escapes fijos.

### 7.3.4 Cosecha selectiva

La caza es casi siempre selectiva por especie, edad o sexo de la presa. Los indígenas cazan una amplia gama

de especies (ver 3.5.2), pero prefieren las que aportan más y mejor alimento, de tal suerte que su estrategia de caza se ajusta a la teoría del consumidor óptimo (Alvard 1995). La cacería deportiva y la comercial suelen concentrarse en pocas especies, en adultos y un cierto tipo de individuos. La cosecha selectiva es posible cuando el cazador puede distinguir a distancia los diferentes tipos de individuos. En consecuencia, se acentúa más en el caso de la caza mayor y de las especies con un marcado dimorfismo sexual. La abundancia y variedad de las presas presentes afectan también la selectividad. El cazador puede escoger según sus preferencias cuando las presas son abundantes, pero tiene que conformarse con lo que consigue cuando son escasas, según la teoría del consumidor óptimo (ver 8.4.3). El cazador selecciona guiándose por criterios como el tamaño o el valor material de la presa o su calidad como trofeo, prestigio y satisfacción personal, aspectos éticos, mágico-religiosos, legales, etc. Asimismo, las diferencias en el comportamiento de las presas afectan las probabilidades de captura, aumentándolas a medida que un sector poblacional sea más detectable o más fácil de capturar. El cazador campesino prefiere a menudo las presas que se puedan capturar a mano, con perro o con implementos sencillos, en lugar de armas de fuego. También la técnica de cacería puede condicionar la selectividad. Collett (1981), por ejemplo, detectó una edad promedio mayor en un lote de pacas cazadas con perros, en comparación con muestras cazadas de noche con linternas.

**A. Cosecha selectiva por edad.** En términos poblacionales, la caza selectiva implica que la probabilidad de captura depende del sexo, tamaño, edad o estatus social del individuo, que a su vez afecta la estructura poblacional. Según la regla general, el cazador prefiere presas grandes, es decir, adultas, que resultan así las más afectadas por la mortalidad por caza. Reduciendo la abundancia de las clases de edad adultas y favoreciendo la sobrevivencia de las subadultas, la extracción de adultos disminuye la edad promedio de la población y acelera su tasa de renovación. Estrategias que combinan la extracción selectiva de subadultos y adultos se emplean por ejemplo en el manejo de alces (Stewart 1985, Nygren y Pesonen 1989). Empero, Caughley (1977) concluye que en la práctica no se puede aumentar la magnitud de la

cosecha (número de presas) mediante una extracción diferencial por clases de edad. Resulta que la estructura etaria en un momento dado integra los efectos de la mortalidad pasada y presente de cada cohorte y ejerce un efecto compensatorio sobre la mortalidad diferencial. Si en una temporada se cosechan más subadultos, a fin de afectar menos el plantel reproductivo, para el año siguiente se cuenta con un menor reclutamiento de hembras primíparas. En cambio, cuando se quiere maximizar la biomasa o el valor de la cosecha sostenida, la extracción selectiva de adultos es lo más recomendable, porque el aporte unitario de éstos es más alto. Por lo tanto, la cosecha selectiva tradicional de adultos parece ser la estrategia más ventajosa, a excepción de contados casos cuando una clase de edad más joven representa un mayor valor unitario, como los chulengos de guanacos (Cabrera y Yépez 1960, Franklin y Fritz 1991). La captura viva para mascotas, criaderos o reintroducciones a menudo afecta selectivamente a las clases de corta edad, que son las más fáciles de capturar, transportar o amansar.

**B. Cosecha selectiva por sexo.** La extracción selectiva de machos es una práctica clásica en el manejo de los cérvidos polígamos, sustentada en una sólida tradición y base legal. Según Leopold (1933), este principio ya figuraba en el código de caza de Inglaterra en 1406. Los machos adultos constituyen las piezas más cotizadas por su mayor tamaño y por las caramas que se aprecian como trofeos. Este dimorfismo sexual facilita la caza selectiva, que permite mantener un plantel de cría con predominio de hembras y aumentar así la cosecha sostenible de una población de tamaño fijo  $N$  según la ecuación de Caughley (1977):

$$\text{Cosecha sostenible} = (2Npm)P_f - N(1 - p) \quad (7.4)$$

donde  $N$  es el tamaño poblacional,  $p$  la tasa promedio de sobrevivencia natural,  $m$  la tasa de fecundidad por hembra, y  $P_f$  la fracción de hembras; la ecuación presupone que la proporción de sexos al nacer es de 1 a 1. Si  $N$ ,  $p$  y  $m$  se mantienen constantes, la cosecha aumenta línealmente con la fracción de hembras. Las opciones para aumentar  $P_f$  son cosechar únicamente machos o cosechar más machos que hembras.

La cosecha exclusiva de machos puede ser una estrategia idónea cuando se desea aumentar una población de baja densidad simultáneamente con una cosecha. La población seguirá creciendo a pesar de la caza porque el incremento de las hembras no se aprovecha sino que se agrega al plantel de cría. Por otra parte, la cosecha sostenida nunca se puede maximizar extrayendo sólo un sexo (McCullough 1979). Al repetirse la cosecha de machos por varios años, éstos se hacen cada vez más escasos, con predominio de aquéllos que acaban de ingresar a la clase cosechable. Por otra parte, la escasez de machos puede llegar a ser un factor limitante para la fecundidad de las hembras e interferir con la estructura social, por lo cual la cosecha exclusiva de machos es útil solo bajo ciertas circunstancias y debe aplicarse con cautela y sentido común (Ginsberg y Milner-Guilland 1994).

En América del Norte, el manejo del venado cola blanca para la cacería deportiva se sustenta en una fuerte extracción de machos adultos, aunada a cuotas más conservadoras de hembras. La fracción de hembras en la cosecha se ajusta según la abundancia, la producción poblacional y los objetivos del manejo, aumentándola a medida que crece la abundancia (Downing y Guynn 1985, Underwood y Porter 1985). A altas densidades, el efecto de la capacidad de carga predomina sobre las ventajas de la cacería selectiva, por lo cual la extracción equitativa de ambos sexos optimiza la cosecha sostenible. La productividad no resulta muy afectada por la caza de machos cuando los dos sexos utilizan hábitats distintos durante el período crítico (McCullough 1979, Riney 1982).

Haciendo eco a las experiencias foráneas, el principio de cacería selectiva de cérvidos machos aparece en la legislación cinegética latinoamericana. Ante la escasez de estos ungulados en nuestro medio, las normas que protegen a las hembras parecen procedentes, aún cuando la respuesta de los cérvidos neotropicales a este régimen es poco predecible. El grado de incertidumbre es mayor en el caso de los venados solitarios del género *Mazama* porque se sabe muy poco de su sociobiología. Lamentablemente, la misma escasez de cérvidos que sugiere la conveniencia de su caza selectiva resulta en un efecto opuesto. Ya que las presas escasean, el cazador no selecciona sino abate la primera que encuentra.

**Tabla 7.1.** Resumen de aplicación de las opciones señaladas de cosecha sostenible: el tratamiento bajo control del manejador, de magnitud conocida, y el seguimiento de la respuesta poblacional (variable dependiente) que debe estimarse en el campo para ajustar la cosecha siguiente.

Opción	Tratamiento	Seguimiento
A	Esfuerzo	Abundancia
B	Esfuerzo	Captura/esfuerzo
C	Cuota de cosecha	Abundancia
D	Población en exceso a la densidad de escape	Abundancia
E	Cuota experimental	Captura/esfuerzo

Aparte de los cérvidos, la cosecha sostenida de machos puede ayudar a maximizar la producción de otras especies polígamas, tales como los camélidos suramericanos (Hofmann et al. 1983, Franklin y Fritz 1991). Asimismo, el aprovechamiento comercial del caimán en Venezuela afecta solamente a la clase de edad IV que consta de machos adultos (Velasco y Ayarzagüena 1995). En presencia de dimorfismo sexual en tamaño, la tendencia general es optar por la presa más grande, pero es obvio que el cazador no puede seleccionar cuando ambos sexos son externamente semejantes.

**C. Cosecha de grupos sociales.** El efecto compensatorio de la caza presupone una captura más o menos uniforme en el área que ocupa la población, pero en la práctica a menudo acontece lo contrario. El esfuerzo se concentra en las áreas más cercanas y accesibles, resultando en una extracción excesiva, mientras que la fauna de los sectores más alejados o poco penetrables puede permanecer intacta, saturada y por lo tanto improductiva (Cordero y Ojasti 1981).

La dispersión neutraliza estos contrastes pero su efecto puede ser limitado, especialmente cuando se trata de especies territoriales con una rígida organización social. Además, la estabilidad poblacional de tales especies depende mucho de su estructura social, por lo cual la cosecha de grupos sociales amerita una atención particular. La regla principal es cosechar algunos grupos enteros y dejar intactos los demás cuando tales unidades sociales son móviles, sin territorio, o extraer unos pocos individuos

de cada grupo territorial, porque la eliminación de grupos enteros dejaría su territorio vacante por un tiempo prolongado (Caughley 1977). Esta última estrategia se recomienda por ejemplo para el pecarí de collar (McCoy et al. 1990, Sows 1984), donde los individuos dominantes ocupan una posición clave en los grupos de organización jerárquica y no deberían ser eliminados.

Las poblaciones de guanacos y vicuñas están repartidas entre grupos familiares territoriales encabezados por un macho dominante, grupos de machos solteros y machos viejos dispersos. Es obvio que en este caso conviene explotar en primer lugar los grupos de machos (Franklin 1982, Hofmann et al. 1983, Rabinovich et al. 1985, Franklin y Fritz 1991). Para la vicuña está planteada también su captura viva para esquila su lana. Algunas poblaciones toleran una saca indiscriminada a pesar de una estructura social complicada. Por ejemplo, la explotación comercial de capibaras en Llanos venezolanos puede arrasarse casi la mitad de la población adulta año tras año, pero aparentemente sin deteriorar su productividad.

### **7.3.5 Seguimiento de sostenibilidad**

Tan importante como la programación de utilización extractiva de la fauna silvestre esbozada en las páginas anteriores, es el seguimiento para verificar la sostenibilidad o no de tales usos. Los síntomas de la sobreexplotación de recursos faunísticos abarcan la disminución de la abundancia, de la captura por unidad de esfuerzo y en



relación a otras especies, de la fracción de clases de edad avanzada y de las hembras maduras gestantes (Watt 1968). A estos se agrega la reducción y la fragmentación de la distribución geográfica.

Las dramáticas caídas en la abundancia de las poblaciones de los grandes reptiles y mamíferos fluviales amazónicos, y de vicuñas, guanacos y chinchillas en los Andes y América Austral comprueban el uso desmedido de estos recursos, a veces por siglos. Asimismo, las comparaciones entre lugares de baja y alta intensidad de caza revelan la escasez de fauna en las áreas más frecuentadas por los cazadores (Freese et al. 1982, Emmons 1984, Johns 1986, Peres 1990, Glanz 1991, Martins 1992, Bodmer et al. 1997). No toda reducción de abundancia es evidencia de un uso excesivo. Sin embargo, un uso sostenible debe resultar, por definición, en una abundancia relativamente estable del recurso año tras año, que se puede constatar por medio del **seguimiento de la densidad poblacional** o de índices relativos, incluyendo la captura por unidad de esfuerzo.

Además de la abundancia, la caza afecta la estructura etaria por la extracción selectiva de individuos de mayor talla y edad. Un uso sostenible debería mantener una **estructura etaria estable** mientras que la caza no sostenible reduce la fracción de clases de edad más avanzada (Leeuwenberg 1995, Velasco y Ayarzagüena 1995, Bodmer et al. 1997). Un tercer criterio de sostenibilidad es la **relación entre la utilización y producción** de la fauna por unidad de área (Robinson y Redford 1991). La utilización se estima de los registros de caza y la producción se calcula de los valores promedios de  $r_m$  y de la densidad poblacional de cada especie (Martins 1992, Leeuwenberg 1995, Townsend 1995). Tales estudios sugieren que el uso de pecaríes, agutíes, pacas, capibaras, armadillos y venados del género *Mazama* en la Amazonia es sostenible en la mayoría de los casos, mientras que la extracción del tapir, los primates y crácidos grandes y el oso hormiguero suele sobrepasar este límite. Sin embargo, el aumento de la densidad poblacional humana y sus demandas tiende a reducir la sostenibilidad.

Diversas técnicas para la cosecha sostenible conforman un solo patrón (Tabla 7.1): se fijan normas

para racionar el aprovechamiento, se realiza la extracción y se evalúa su impacto sobre la abundancia, que constituye a la vez la condición inicial para el próximo ciclo. La operación de este sistema requiere, en esencia, 1) los servicios de fauna con recursos, voluntad y capacidad para el seguimiento anual de las tendencias poblacionales, 2) una colectividad que acata a las normas establecidas, y 3) estadísticas confiables de la magnitud de la cosecha, que son de gran utilidad incluso para estimar la abundancia (Roseberry y Woolf 1991).

A medida que se den estas condiciones, el manejo de la fauna neotropical avanzará mucho en las décadas venideras. Por otra parte, es técnica y económicamente imposible resolver la compleja problemática de la caza de subsistencia a corto plazo aplicando las herramientas de uso sostenible. Es obvio que la vía más promisoría para solventar esta problemática la ofrecen los planes pilotos con la participación de la población local, a manera de obtener registros confiables sobre el esfuerzo, rendimiento y consumo de caza de los mismos lugareños (Martins 1992, Townsend 1995, Bodmer et al. 1997). Estos datos revelan la magnitud de la extracción y el estado del recurso. Las posibles medidas restrictivas que pueda aconsejar este seguimiento, a fin de asegurar un uso sostenible, deberían ser acordadas por las mismas comunidades. Pueden consistir en vedas de las especies muy sobre-explotadas, una extracción preferencial de machos, cuotas mensuales de caza mayor por familia y limitación de usos comerciales (Bodmer et al. 1997). También pueden abarcar la rotación de los territorios de caza o sistemas de áreas de caza y de áreas protegidas, tal como sugiere McCullough (1996), restricciones voluntarias del esfuerzo de caza y cría de animales domésticos para completar la demanda doméstica de proteínas (Martins 1992, Ojasti 1993, Gorzula 1995).

### 7.3.6 Implementación administrativa

Según la regla general, la legislación cinegética ampara a todas las especies de la fauna silvestre, las cuales pueden ser cazadas únicamente si la especie o población está debidamente habilitada mediante un instrumento legal que establece normas para ajustar la extracción a una cosecha programada. Cada cazador debe portar una licencia que lo autorice a cazar y que puede incluir las pautas que el

interesado se compromete a respetar. Además de la licencia general para la caza menor, disponible para todos los que la solicitan y cumplen los requisitos legales, se pueden expedir licencias especiales, válidas para un número fijo de presas específicas (especie, sexo, edad, región, método). La magnitud de la cosecha se regula de varias maneras.

**A. Cuotas por unidad de manejo.** En el caso de la caza mayor a microescala se pueden fijar a menudo cuotas de cosecha en cada unidad de manejo. Tratándose de cacería comercial, se asigna usualmente la cuota global correspondiente a cada unidad de manejo a la persona, comunidad o empresa autorizada. Para la caza deportiva, la cuota se reparte equitativamente entre muchos cazadores mediante licencias especiales. Si el número de interesados excede la cuota, las licencias se asignan por medio de un sistema de lotería. Incluso el número de licencias puede exceder la cuota si la experiencia demuestra que solamente una fracción constante de los cazadores logra abatir las piezas permitidas. Además de la licencia para un número fijo de presas, el cazador puede recibir una cantidad equivalente de precintos o marcas no reusables, que se fijan a cada presa o su producto (canal, cuero, salón etc.), a fin de constatar su procedencia legal.

**B. Duración de la temporada.** Trabajando a macroescala no es posible regular la extracción directamente por cuotas sino mediante una combinación de normas para generar una intensidad de cacería cónsona con la cosecha programada. Una de las medidas clásicas es limitar el tiempo.

La duración de la temporada abierta regula el esfuerzo de cacería, que es teóricamente proporcional al número de días-cazador. Si el contingente de cazadores es relativamente constante, la duración de la temporada debería regular la extracción. En este caso es difícil limitar el número de cazadores; para mantener un esfuerzo constante habrá que ajustar la duración de la temporada según la cantidad de cazadores. Sin embargo, este razonamiento presupone un esfuerzo constante durante toda la temporada. En realidad, la incidencia de los cazadores y la cantidad de piezas recobradas son a menudo

mayores en los primeros días de la temporada (Giles 1978, Márquez 1984). En consecuencia, la capacidad de la duración de la temporada en controlar la captura es un tanto relativa.

La temporada para la caza de una especie puede ser continua o intermitente (fines de semana, por ejemplo) y su duración total suele variar en los países latinoamericanos entre 1 y 4 meses. Es oportuno señalar que la cacería mayor en Norteamérica puede concentrarse en una temporada muy corta (10 días o menos) que permite una numerosa participación, facilita la fiscalización e implica una perturbación corta aunque intensa para el recurso. En cambio, para la caza de subsistencia convendría una temporada larga pero de baja intensidad. Una temporada anual única para toda la caza facilita la fiscalización, pero los argumentos biológicos suelen respaldar temporadas escalonadas por especie o región. Este es uno de los dilemas del manejo de la fauna tropical sin una solución ideal. Sin embargo, ya que la conservación de la fauna en nuestro medio requiere una guardería permanente, el seguimiento de las temporadas escalonadas no debería ser un reto imposible.

**C. Límites de piezas.** El número máximo de piezas de diferentes especies por cazador (por día, en posesión o por temporada) complementa el efecto regulador de la duración de temporada. Un racionamiento del número de piezas combate el despilfarro y el acaparamiento y brinda recreación para un plantel más numeroso de usuarios, por lo cual esta medida está bien establecida en la normativa cinegética. Variar el límite de piezas según las tendencias poblacionales de una temporada a otra contribuye también a estabilizar el recurso.

**D. Áreas protegidas.** La cacería es legal en las entidades políticas (país, estado, provincia, distrito, etc.) debidamente habilitadas. Así se puede permitir la cacería donde la abundancia del recurso la justifica y vedarla donde impera la escasez. Además, la caza está expresamente prohibida en los parques nacionales y muchas otras áreas protegidas, que sirven de resguardo a las poblaciones cinegéticas. Esta opción es congruente con la idea de control espacial propuesto por McCullough (1996). Sin embargo, la cacería furtiva contrarresta a menudo la función de las áreas

silvestres protegidas (Galiano y Molleapaza 1986, Johns 1986, Silva y Strahl 1996). En tierras de propiedad privada, la cacería requiere usualmente el permiso explícito del propietario, por lo cual su actitud condiciona en alto grado la intensidad de cacería. De hecho, es frecuente que un terrateniente provea un resguardo más efectivo a la fauna que las áreas oficialmente protegidas.

**E. Tipo de animal.** La legislación suele proteger los nidos, huevos, crías y animales jóvenes, limitando la cacería a los animales de aspecto adulto. La cosecha selectiva se implementa indicando expresamente el sexo, edad o tamaño mínimo de la presa legal. Restringiendo la caza en un sector poblacional, esta extracción no sobrepasa la fracción de la clase afectada. Este régimen, empero, puede propiciar un despilfarro si las presas que no se ajustan en la especificación, abatidas por descuido, se quedan en el campo sin ser aprovechadas.

**F. Métodos.** La cacería se controla también proscribiendo las prácticas muy eficientes o indiscriminadas y, por lo tanto, destructivas, tales como la cacería nocturna con linternas o incendios de vegetación a fin de facilitar la caza. También son ilegales los métodos, armas o implementos que ocasionen sufrimientos innecesarios a los animales, aumenten la fracción de presas heridas no recuperadas, sean incompatibles con la ética y el deporte o peligrosos para las personas. Los métodos ilegales están muy difundidos en América Latina, por lo cual su erradicación es un reto fundamental hacia un manejo de fauna más sostenible y humano. Esta tarea implica un gran esfuerzo, tanto en la guardería como en la concientización de los cazadores.

**G. Finalidad.** Aunque el impacto de la caza sobre la población presa es teóricamente independiente de su propósito o legalidad, es prudente la norma legal de limitar la finalidad de la cacería al autoconsumo y práctica recreacional. La caza comercial es una opción indicada en casos muy contados y requiere un plan de manejo incluyendo la estimación de cosechas, seguimiento y control.

Las medidas administrativas señaladas se pueden reforzar mediante la prohibición de portar armas de caza

fuera de la temporada y la fiscalización del transporte, procesamiento, comercio y exportación de los productos de cacería. Asimismo, un mejor registro y control de las armas y las restricciones de venta de municiones durante la temporada de veda pueden contribuir al cumplimiento de las normas legales. Lo básico, sin embargo, es la guardería, informativa y coercitiva, para canalizar la caza dentro de las pautas legales, y para promover un aprovechamiento ordenado, sostenible y equitativo del recurso.

## 7.4 CONTROL

### 7.4.1 Nociones básicas

Un vertebrado plaga es cualquier individuo o población, nativo o introducido, silvestre o doméstico, que entra en conflicto con los intereses humanos como un peligro para la salud, destructor de alimentos o de los recursos naturales deseables (Elías y Valencia 1984, Howard 1983). De ésta manera, ninguna especie es dañina en sí pero puede llegar a serlo bajo ciertas circunstancias - especialmente en agroecosistemas y otros ambientes alterados- según el criterio de algunos sectores de la sociedad. La vocación de una especie para convertirse en plaga depende de su nicho ecológico, preferencias de hábitat, estrategia demográfica, abundancia en un momento dado, así como de la tolerancia de su entorno ecológico y socio-económico.

La presencia de una especie puede ser completamente inofensiva para un cultivo; sin embargo, cuando su abundancia excede un cierto valor umbral a consecuencia de una explosión demográfica o invasión masiva, se generan pérdidas crecientes. Puede suceder que una población se comporte como un recurso y una plaga al mismo tiempo, por ejemplo, los patos silbadores (*Dendrocygna* spp.) en arrozales o las liebres (*Lepus europaeus*) en América austral (Bonino 1986a, 1986b, Dallmeier 1991). Hasta especies amenazadas, tales como el jaguar y el oso frontino, pueden ser dañinos (Crawshaw y Quigley 1984, Swank y Teer 1989). En ecosistemas insulares los animales domésticos “alzados” son perjudiciales porque erradican la biota nativa (Black 1986). El tema de los animales plaga y su control es, por lo tanto,

complejo y controversial, implica argumentos económicos, sociales, éticos y legales y requiere esfuerzos mancomunados del sector agropecuario, servicios de salud y de fauna silvestre, grupos conservacionistas, agencias técnicas y de extensión.

La gente de campo sospecha a menudo que casi cualquier especie silvestre que frecuenta los cultivos es perjudicial; se les mata simplemente o se solicita autorización para su erradicación. En tales casos, la primera acción debería ser la verificación de la denuncia, la cuantificación de los daños (el tipo o fase de cultivo, la superficie afectada, tipo e intensidad del daño, porcentaje o valor de la pérdida de cosecha) y la identificación del agente causal. Esta información ayuda a decidir si se deben adoptar medidas de control. El control es procedente cuando las pérdidas sobrepasan el nivel umbral del daño económico; por debajo de tal nivel, los beneficios adicionales que pueden lograrse con medidas de control no recompensan el costo del mismo. El reconocimiento de campo debería realizarse siempre, porque cada caso puede plantear una problemática diferente.

Es importante tener presente que el objetivo del control no es erradicar a los animales plaga sino prevenir o minimizar los daños (Berryman 1972). Cualquier acción de control es apenas una de las medidas para lograr el objetivo verdadero, por ejemplo, una cosecha abundante, y no siempre implica la matanza de los animales que están ocasionando daños.

#### 7.4.2 Vertebrados plaga de América Latina

La mayoría de los vertebrados terrestres citados como dañinos, y que pueden demandar control, se agrupan en las plagas agropecuarias, los de importancia sanitaria y los depredadores.

**A. Plagas agropecuarias.** En este grupo predominan vertebrados pequeños pero prolíficos, granívoros, herbívoros u omnívoros de ambientes abiertos y alterados. Entre los mamíferos se destacan los roedores y lepóridos. La mayoría de los roedores citados como plagas de cultivos en América Latina son ratones de campo de la familia Cricetidae, incluyendo los géneros *Sigmodon*,

*Zygodontomys*, *Oryzomys*, *Akodon* y, especialmente en los arrozales, *Holochilus*. En algunas localidades abundan los múridos cosmopolitas (géneros *Mus* y *Rattus*) y los roedores subterráneos: las taltuzas de la familia Geomyidae en México y América Central y los tucu-tucos (Ctenomyidae) de América austral. Las ardillas (*Sciurus* spp.) pueden presentarse como plagas del cacao y del coco y los grandes roedores, tales como los agutíes y capibara, pueden devorar cultivos de subsistencia en medio de áreas silvestres (Ramírez-Pulido y López-Forment 1976, Valencia y Ortiz de Finke 1991, Elías y Valencia 1984, Cartaya y Aguilera 1985). Las liebres y conejos suelen atacar diversos cultivos incluyendo plantíos forestales en su etapa inicial y degradar pastizales, a veces conjuntamente con los roedores pastadores como la viscacha (*Lagostomus maximus*), el capibara y el coipo (*Myocastor coypus*). El impacto de los lepóridos se acentúa en el Cono Sur donde abundan los conejos y liebres introducidos hace un siglo desde Europa (Bonino 1986b, Jackson 1986b).

Los murciélagos frugívoros pueden ocasionar daños a los cultivos de frutales. Los monos del género *Cebus* pueden saquear cultivos próximos a su área de vivienda. Algunos ungulados, en particular, el pecarí menor, venado cola blanca, taruga (*Hippocamelus antisensis*) y el guanaco completan el cuadro de mamíferos que pueden ocasionar daños a los cultivos y competir por forrajes con los ungulados domésticos. Además de su acción directa sobre los cultivos, los roedores fosoriales como taltuzas, tucu-tucos, coipos y viscachas pueden ocasionar daños por sus excavaciones.

Entre las aves que se alimentan de cultivos se incluyen pericos, cotorras y loros (*Forpus*, *Aratinga*, *Pionius*, *Amazona*, *Myiopsitta*), palomas, en particular, *Zenaida auriculata*, *Z. asiatica*, *Columba maculosa* y *C. picazuro* y varias aves passeriformes granívoras (*Molothrus*, *Cassidix*, *Agelaius*, *Leistes*, *Dolichonyx*, *Spiza*, *Sporophila*, *Passer*) según Dyer y Ward (1977), Bucher (1983) y Elías y Valencia (1984). La incidencia masiva de patos silbadores en los arrozales puede generar pérdidas sustanciales y las avutardas (*Chloephaga*) del Cono Sur se consideran dañinas para pastos y cultivos (Bourne y Osborne 1978, Gómez-Dallmeier y Cringan

1989). El impacto de las aves sobre los cultivos suele ser más dramático que el de los mamíferos por su mayor movilidad y hábitos gregarios. La iguana verde es probablemente el único reptil citado como plaga agrícola, específicamente de los cultivos de ajonjolí en Venezuela. Según Bucher (1983), las pérdidas ocasionadas por plagas agrícolas suelen ser más severas en cultivos pequeños y de baja tecnología, lo cual pondera su impacto a nivel del campesino.

**B. Especies de importancia sanitaria.** Muchos vertebrados terrestres pueden constituir riesgos sanitarios por ser portadores de enfermedades transmisibles al hombre y a los animales domésticos. Tales enzootias incluyen en América Latina a la encefalitis equina, la fiebre hemorrágica, la fiebre amarilla, la rabia, la brucelosis, la peste bubónica, el mal de Chagas, la tripanosomiasis y la leishmaniasis, entre otras. Los vertebrados reservorios o vectores de estas dolencias abarcan gran variedad de mamíferos pequeños entre roedores, murciélagos y marsupiales, aves silvestres y, especialmente en el caso de la rabia, carnívoros silvestres y domésticos (WHO 1974, Duno 1996). La transmisión de la rabia paralítica del ganado por murciélagos hematófagos es uno de los casos más conocidos por su gran repercusión económica en América Latina (Lord 1983). Los ofidios ponzoñosos conforman otro grupo de animales perjudiciales para la salud pública.

**C. Depredadores.** América Latina cuenta con 65 mamíferos carnívoros nativos (excluyendo las focas y leones marinos), gran variedad de aves de rapiña y reptiles gigantes como los crocodílicos. La mayor parte de esta fauna cumple con sus funciones ecológicas sin interferir con los intereses del hombre. Las especies de mayor porte suelen alcanzar un alto valor escénico, cinegético o comercial y varias están amenazadas y legalmente protegidas (Bisbal 1989, Hernández Huerta 1992). Sin embargo, se sigue matando por costumbre e ignorancia diversos animales simplemente por ser depredadores. Por otra parte, no se puede negar que algunos depredadores ocasionan graves daños puntuales, especialmente para la ganadería, detacándose en particular el impacto del coyote (*Canis latrans*) sobre el ganado menor en México y América Central y de los felinos grandes sobre la

producción extensiva de bovinos (Morales 1970, Vaughan 1983a, Hoogesteijn y Mondolfi 1992). En el caso del jaguar, parece que la mayoría de los individuos se alimenta de presas naturales, pero los llamados “tigres cebados” atacan a los animales domésticos causando pérdidas a sus propietarios, quienes claman por medidas de control. La depredación sobre la fauna nativa es igualmente importante para su manejo (Connolly 1978), pero hasta ahora ha recibido poca atención en América Latina. Según este autor, el control de los depredadores de ungulados nativos puede justificarse solamente cuando 1) la densidad poblacional de la presa se encuentra por debajo de la capacidad de carga, 2) la condición del hábitat es buena, 3) el valor del aumento de producción de la presa es superior al costo de control de su depredador, y 4) este aumento de producción es efectivamente cosechada por los cazadores. Gran parte de la depredación es poco llamativa porque afecta ante todo a individuos muy jóvenes. Los perros realengos figuran entre los depredadores más frecuentes y dañinos para la fauna silvestre y doméstica, especialmente en los ecosistemas abiertos (Ojasti 1973, Hofmann et al. 1983, Molina 1996).

### 7.4.3 Opciones de control

El manejo de plagas potenciales debe abarcar su seguimiento, prevención y control. Cuando se comprueba la necesidad real de controlar los daños causados por una especie silvestre hay que decidir cómo. Una medida ideal es eficiente y selectiva, es decir, neutraliza el daño a bajo costo y esfuerzo afectando solamente su agente causal, sin interferir con otros animales ni el ambiente (Berryman 1972). Para diseñar estrategias de control cónsonas con estos principios se requiere información biológica detallada sobre la especie a controlar y sus relaciones con el recurso a proteger. La escasez de tal documentación propicia campañas poco eficientes y de alto costo económico y ecológico. El costo del control nunca debería exceder el beneficio que genere la represión del daño; sin embargo, a veces los beneficios no son monetarios, como en el caso de la salud pública o el resguardo de especies amenazadas. Es importante tener presente que el costo del control por individuo eliminado aumenta a medida que crece el esfuerzo y disminuye la densidad poblacional de la plaga, al igual que en el caso de la explotación comercial

(7.2.3, B). Finalmente, también en el caso del control se debería minimizar en lo posible el sufrimiento de los animales afectados.

El control de vertebrados plaga es una tarea importante, difícil y delicada. Requiere personal especializado y una cuidadosa planificación, reglamentación, capacitación y supervisión por parte del Estado. El manejo de especies dañinas y de los depredadores en particular es usualmente competencia de los servicios de fauna pero los despachos de agricultura y de sanidad suelen ocuparse del control de plagas agrícolas y de las especies de interés epidemiológico, respectivamente. Dada la gran diversidad de los daños, sus agentes, escenarios y políticas institucionales se han desarrollado muchas técnicas de combate.

**A. Manipulación del hábitat.** La agricultura y otras alteraciones ambientales actúan como manejo de hábitat favoreciendo ciertas especies hasta convertirlas en plagas. La presente opción de control intenta revertir el proceso, siempre que sea posible. Por ejemplo, un arrozal puede ofrecer un hábitat óptimo durante su fase vegetativa y de fructificación, pero malo durante la labranza del terreno. En esta época, la plaga depende de las zonas adyacentes que les sirven de refugio. De esta manera, minimizando los bordes de los cultivos y su calidad como hábitat se reduce la población que invadirá los cultivos en el próximo ciclo. La rotación de los cultivos, el aislamiento espacial o temporal de los cultivos objetos del ataque de la plaga, o bien, la eliminación de algún componente clave del hábitat pueden tener un efecto similar. El buen acabado de las construcciones, así como el almacenamiento de los desperdicios en lugares inaccesibles limita la proliferación de vertebrados indeseables en centros poblados. A la inversa, el impacto de los depredadores sobre la fauna deseable se puede mitigar incrementando la cobertura vegetal. Esta opción requiere estudio y experimentación, pero al mismo tiempo es versátil, aceptable ante la opinión pública y previene daños a largo plazo, en combinación con otras técnicas (WHO 1974, Myllymäki 1975, Lord 1983).

**B. Exclusión con barreras o repelentes.** A semejanza del caso anterior, esta opción pretende bloquear la utilización o el acceso de la plaga a un recurso pero por medio de

diversos dispositivos. Se utilizan cercas, mallas y otras barreras para excluir a los animales de cultivos, almacenes, viviendas, etc. El éxito de estas medidas es variable y el costo de las barreras limita u aplicación. Además, esta técnica suele ser poco efectiva para las aves. En este último caso se recurre a vigilantes que patrullan los cultivos espantando a los animales. También se utilizan diversos dispositivos, visuales o sonoros, para espantar a los animales o bien se aplican productos químicos que pueden actuar como repelentes.

**C. Caza y captura.** El control físico de los depredadores y otras plagas de mayor porte se ejerce ante todo mediante la caza con armas de fuego, trampas, redes, etc. A menudo esta modalidad actúa como control desde el punto de vista agropecuario y como caza deportiva o comercial para los cazadores. Berryman (1972) recomienda aplicar la cosecha por caza siempre y cuando se pueda. Empero, al igual que en el caso de la cosecha sostenida, en las poblaciones densodependientes -tal como parecen ser los carnívoros en general- la caza suprime el crecimiento en bajas densidades poblacionales, pero lo estimula en altas densidades. De esta manera es probable que una reducción moderada de una población depredadora de alta densidad causa apenas una baja momentánea seguida por un aumento compensatorio. También importa la escala espacial del control porque el impacto de una medida local puede resultar muy transitorio por efectos de la inmigración.

El trampeo se presta para el seguimiento de vertebrados plaga. Puede controlar más a los roedores subterráneos de ciclo largo que a los cricétidos, que suelen ser típicas estrategias  $r$  y alcanzan abundancias tan elevadas que su captura uno por uno carece de efecto. La captura viva para la posterior translocación de los animales a un área donde no ocasionen daños se postula para combatir a los jaguares cebados (Rabinowitz 1986, Hoogesteijn y Mondolfi 1992). La extracción selectiva de individuos problema -como en este caso- es deseable, pero raras veces aplicable por su costo y la dificultad de dar con los individuos "culpables" (Berryman 1972).

**D. Envenenamiento.** El control químico mediante la aplicación masiva de compuestos tóxicos es la medida principal a la hora de combatir brotes de plagas agrícolas

y epidemiológicas. Los venenos agudos o de dosis única incluyen el monofluoroacetato de sodio (1080), fluoruro de zinc, fosfuro de zinc, cianuro, estriquina y sulfato de talio, entre otros. Los productos de efecto crónico que requieren dosis recurrentes son usualmente de acción anticoagulante y más selectivos que los venenos agudos (Morales 1970, Myllymäki 1975, Valencia y Ortiz de Finke 1991). En América tropical se dan casos frecuentes de envenenamiento de vertebrados plaga con cualquier biocida disponible. Los compuestos tóxicos se aplican generalmente en forma de cebos envenenados y a veces fumigando lugares frecuentados por los animales. La poca aceptación de los cebos, el costo de la distribución manual de los mismos y la resistencia observada, por ejemplo en el caso de los anticoagulantes, son dificultades asociadas con esta técnica. A éstas se agrega el riesgo de la intoxicación para los humanos, animales domésticos y silvestres no dañinos (por la limitada especificidad de los productos) así como la contaminación ambiental. Estas desventajas se pueden mitigar parcialmente mediante planificación, seguimiento y supervisión de programas de

control, la capacitación del personal técnico y el desarrollo de productos y procesos más selectivos.

Además de las alternativas señaladas, se ha experimentado con control biológico, incluyendo quimioesterilizantes, agentes patógenos y depredadores, pero el control químico sigue siendo el arma principal, a pesar de sus efectos secundarios. En términos generales, parece que el control de plagas nunca alcanza un éxito total, ni existe un método único e ideal para lograrlo.

La esperanza principal radica en el control integrado como parte de los planes de producción o resguardo sanitario, asentado en conocimientos ecológicos que facilite las acciones preventivas. También permite enfrentar los brotes en el instante más sensible para la plaga, aplicando medidas secuenciales o simultáneas y cónsonas con la biología de la especie y su entorno. Se espera que una mayor inversión en investigación permitirá un control más efectivo a menor costo ambiental (WHO 1974, Howard 1983, Lord 1983).





## 8

# ENERGÉTICA Y ALIMENTACIÓN

## 8.1 INTRODUCCIÓN

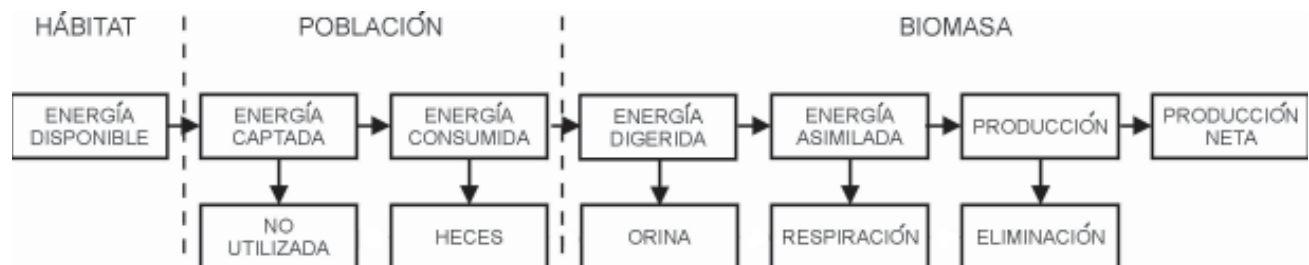
El manejo de fauna es un uso de la tierra destinado a producir animales silvestres (Leopold 1933), es decir, intenta canalizar los recursos del hábitat hacia la producción de fauna. El proceso principal que enlaza los recursos del hábitat con la dinámica poblacional es la alimentación. El conocimiento de la demanda energética y nutricional de los animales en calidad y cantidad es, por lo tanto, un factor clave en el manejo de hábitat a fin de satisfacer tales demandas en la mejor medida posible.

La utilidad práctica de este enfoque es probablemente mayor en el manejo avanzado de la fauna y su hábitat, casi inexistente aún en América Latina. Sin embargo, una documentación confiable de la biología energética y nutricional es también de gran utilidad en nuestro medio para: 1) dilucidar y mitigar los impactos de diversas alteraciones de hábitats sobre los alimentos requeridos por la fauna silvestre, 2) comprender las relaciones tróficas en las comunidades bióticas, 3) evaluar objetivamente los daños que se atribuyen a determinadas especies silvestres (ver 7.4), 4) fundamentar la operación de zoológicos, 5) conocer la variación estacional de la dieta y su relación con

la calidad y cantidad de los alimentos disponibles, 6) orientar las prácticas agropecuarias y forestales a favor de la fauna nativa deseable, y 7) hacer inferencias sobre la capacidad de carga nutricional de diversos hábitats para distintas especies.

Esta sección busca respuestas a ciertas preguntas clave: ¿Cómo utilizan los animales silvestres los insumos disponibles para su mantenimiento, crecimiento y reproducción?, ¿Cuáles son los factores internos y externos que rigen estos procesos?, ¿Cómo pueden ser manejados? El desarrollo de la ecología energética, impulsado mundialmente por el Programa Biológico Internacional (Petrušewicz 1967, Golley y Buechner 1969, Grodzinski et al. 1975), y por las ideas inspiradas en la teoría del consumidor óptimo (MacArthur y Pianka 1966, Schoener 1971, Charnov 1976, Pyke et al. 1977, entre otros) han estimulado el estudio nutricional y ecología alimentaria de la fauna silvestre. Sin embargo, su basamento conceptual y metodológico radica en la clásica bioenergética aplicada a la producción animal (Brody 1945, Kleiber 1932, 1961).

El diagrama de flujo de energía, materia y nutrientes a través de un individuo o población animal (Fig. 8.1) engloba



**Figura 8.1.** Esquema del flujo de energía de una población animal según Petrušewicz (1967).

los elementos básicos de la bioenergética animal, y arranca de la energía potencial (alimento) disponible en el hábitat. El consumidor capta una porción de esta energía utilizándola por completo o dejando un remanente. De la energía consumida se digiere una parte y el resto retorna al ambiente en forma de heces; de la energía digerida se pierde una parte en la orina y el resto constituye la energía asimilada y disponible para las actividades vitales (energía metabolizable en términos de producción animal). La asimilación se reparte entre el metabolismo de mantenimiento (calor), que se mide usualmente como respiración, y la producción (energía neta o retenida). Una fracción de esta energía, llamada eliminación, restituye las mudas de plumaje, pelaje, carameras y otras estructuras perecederas; el resto conforma la producción neta que se reparte a su vez entre el crecimiento individual y la reproducción. Estos últimos son de interés particular en el manejo de fauna.

## 8.2 COSTO ENERGÉTICO DE MANTENIMIENTO

Para poder crecer y reproducirse el animal debe satisfacer en primer lugar sus propias necesidades, catabolizando compuestos orgánicos (respiración en Fig. 8.1). Esto consume oxígeno y genera dióxido carbónico y calor. Los intentos pioneros para cuantificar el gasto energético de mantenimiento consistían en mediciones del calor. Hoy en día casi todos los estudios se fundamentan en registros del intercambio gaseoso en cámaras respiratorias. Se mide el volumen de  $O_2$  consumido durante el ensayo y se calcula su equivalente energético. Éste varía entre 21,117 kJ/litro para los carbohidratos, y 19,606 kJ/litro para las grasas. El tipo de alimento oxidado se deduce del cociente respiratorio ( $CO_2/O_2$ ) que es 1 para los carbohidratos y 0,7 para las grasas (Moen 1973, Hudson y Christopherson 1985). La tasa metabólica se expresa en la cantidad de energía que consume el animal experimental por unidad de tiempo. Ésta se calcula por unidad de biomasa, por ejemplo,  $kJ \cdot g^{-1} \cdot día^{-1}$  ó, en el caso de energética poblacional, por unidad de superficie ( $kJ \cdot m^{-2} \cdot año^{-1}$ ) multiplicando la tasa individual por la densidad poblacional. Gran parte de la información bioenergética se reporta en calorías (1 cal = 4,186 Joules).

Se distinguen dos tipos contrastantes de organismos en cuanto a su costo energético de mantenimiento: los **ectotermos** cuyo calor corporal proviene del ambiente; su temperatura corporal suele ser variable según las condiciones del medio, es decir, son poiquilotermos y, los **endotermos** que generan el calor corporal en su metabolismo y conservan una temperatura constante (homeotermos). La primera categoría comprende todos los animales a excepción de aves y mamíferos que constituyen la segunda. Los procesos que conforman el costo energético de mantenimiento pueden desglosarse en metabolismo basal, termorregulación y actividad.

### 8.2.1 Metabolismo basal

El metabolismo basal es el consumo de energía de un animal en reposo (pero despierto), en un ambiente termoneutral y estado postabsortivo (Brody 1945, Moen 1973). La definición estandariza las condiciones para medir el costo energético mínimo de los procesos vitales básicos -el mantenimiento del tono muscular y de los gradientes electroquímicos, respiración, circulación y síntesis macromolecular- excluyendo los efectos de digestión, termorregulación y actividad, que aumentan el metabolismo y su variabilidad en tiempo. La tasa de metabolismo basal así obtenida no es una constante fisiológica propia de cada especie, pero ofrece, no obstante, una línea base para comparaciones entre diferentes tipos de animales.

El requisito de la condición postabsortiva permite obviar el aumento transitorio del gasto energético por digestión. Esto se logra manteniendo el animal en ayuno algunas horas o días antes del experimento, según el tamaño y la estrategia digestiva del animal (Robbins 1983). La termoneutralidad se establece regulando la temperatura de la cámara respiratoria de tal forma que el animal no requiere energía adicional para mantener su temperatura constante. Lo más difícil a satisfacer en animales silvestres es el reposo. Además del efecto del ambiente reducido en la cámara respiratoria, los animales pueden estar más inquietos de lo normal por efectos del ayuno. Cuando no se cumple la premisa de reposo se está midiendo la tasa metabólica en ayuno; en el caso de aves, esta medida se denomina tasa metabólica estándar. Otra medida parecida es el

metabolismo en descanso que se registra estando el animal en reposo, sin ayuno y en una temperatura conocida (Lasiewski y Dawson 1967, Robbins 1983).

El estudio comparativo de los registros de metabolismo reveló una regla fundamental: que casi todos los procesos bioenergéticos son funciones alométricas del peso corporal de tipo  $M = aW^b$  donde  $M$  es la tasa metabólica,  $W$  el peso corporal,  $a$  el punto de intersección del eje X, proporcional a las unidades de  $M$ , y  $b$  el coeficiente de regresión exponencial, menor a uno. Al principio se postuló que el metabolismo basal era proporcional a la superficie del animal, es decir al peso<sup>2/3</sup>, pero la ecuación de mayor aceptación para los endotermos en la actualidad es de Kleiber (1932):

$$\text{Tasa de metabolismo basal (kJ/día)} = 293 \text{ peso}^{0.75}, \quad (8.1)$$

formulada originalmente en Kcal/día que resulta en un punto de intersección de 70. Según la pendiente de esta regresión exponencial, el metabolismo por individuo es proporcional al peso<sup>0.75</sup>, llamado a menudo el **peso metabólico**. En consecuencia, el consumo de energía por unidad de biomasa disminuye al aumentar el peso corporal: Un gramo de elefante gasta apenas unos 0,1% de la energía que requiere un gramo de musaraña (Phillipson 1981). La pendiente de regresión peso-metabolismo basal de los ectotermos es esencialmente el mismo de la ecuación de Kleiber, pero el punto de intersección es más bajo. De esta manera, el metabolismo basal de un ectotermo es usualmente 10 a 30 veces menor que el de un endotermo del mismo tamaño (Nagy 1982, 1987, Coulson 1984). Una cantidad dada de recursos puede sostener así una biomasa mayor de ectotermos, los cuales toleran también ayunos más prolongados que los endotermos.

El metabolismo basal puede variar algo según el sexo, la edad o época para una misma especie. Además varios grupos taxonómicos o ecológicos se apartan de la ecuación global de los endotermos. En el caso de la fauna neotropical, los marsupiales, edentados (armadillos, perezosos y osos hormigueros), los folívoros arborícolas en general, los roedores subterráneos, las hutias y los manatíes presentan tasas muy por debajo de las predicciones de la ecuación de

Kleiber, mientras que las aves paseriformes las exceden (Lasiewski y Dowson 1967, McNab 1982). Por lo tanto, presiones ecológicas y evolutivas tienden a moldear a los patrones fisiológicos del metabolismo basal, que están sometidas al efecto alométrico del peso corporal.

### 8.2.2 Termorregulación

La temperatura corporal de un organismo en un momento dado depende del balance entre las ganancias y pérdidas de calor. El calor corporal de los ectotermos proviene mayormente de su ambiente y su temperatura interna asemeja a la de su entorno, si bien algunos animales pueden mantener temporalmente temperaturas más o menos estables utilizando microhábitats idóneos. Solamente aves y mamíferos controlan la generación de su calor metabólico y regulan la pérdida del mismo mediante estructuras termoaislantes, lo cual resulta en una temperatura corporal constante y usualmente mayor que la ambiental.

En temperaturas benignas, el metabolismo basal provee suficiente calor para mantener la temperatura constante. Este intervalo de temperaturas ambientales se conoce como la **zona termoneutral**. Su límite inferior para mamíferos neotropicales es usualmente entre 25 y 37°C (McNab 1982). En ambientes más fríos, los animales reponen las crecientes pérdidas de calor aumentando su metabolismo por encima del nivel basal. En ambientes muy calurosos deben disipar el calor excedente, lo cual puede aumentar también el costo de mantenimiento.

Los organismos intercambian calor con su ambiente por medio de radiación, convección, conducción y evaporación. Estas tasas de entrada y salida se expresan en la cantidad de energía por unidad de superficie y de tiempo.

**Radiación** es un flujo de energía en el espacio en forma de ondas electromagnéticas. Es bien conocido que algunos animales, especialmente reptiles, aumentan su temperatura corporal asoleándose, es decir absorbiendo la radiación solar. Asimismo, los animales pueden radiar calor a su ambiente. La radiación es proporcional a la extensión de superficie, emisividad, temperatura absoluta del organismo, y temperatura ambiental. **Convección** consiste

en el transporte de calor por flujos del medio (aire o agua) desde la superficie del organismo. Su magnitud depende del área del objeto, de la diferencia térmica entre este y su medio y de un coeficiente de convección que varía según el tamaño, forma y tipo de superficie del objeto, la velocidad y turbulencia del movimiento del medio, etc. La **conducción** implica la transferencia de energía por contacto entre dos superficies, generalmente sólidas, tal como el caso de un animal acostado sobre el suelo. El calor movilizado es proporcional al área de contacto, a la diferencia térmica, distancia entre las dos superficies y eficiencia de transferencia entre las mismas.

La radiación, convección y conducción movilizan calor de un elemento de mayor temperatura a un ambiente de menor temperatura, constituyendo así la vía de salida principal del calor en los ambientes fríos y moderados. El mecanismo que permite disipar el calor en un ambiente caluroso (temperatura ambiental > temperatura corporal) es la **evaporación**. Este proceso consume calor latente de evaporación (unos 580 cal/g de agua en 30°C), en función directa con la cantidad de agua evaporada, que a su vez depende de la extensión de la superficie emisora, la humedad atmosférica, velocidad del viento y la disponibilidad de agua para evaporar. Moen (1973), McNab (1980a), Robbins (1983) y Peterson et al. (1993), entre otros, presentan la ecofisiología de la termorregulación con mayor detalle.

Muchos procesos y variables intervienen en la transferencia de calor entre los organismos y sus ambientes, pero la siguiente ecuación permite reducir el proceso en sus factores más esenciales:

$$Q = C(T_b - T_a) + LE, \quad (8.2)$$

donde  $Q$  es la tasa metabólica (producción de calor),  $C$  la conductancia térmica expresada en las mismas unidades de  $Q$ ,  $T_b$  y  $T_a$  la temperatura corporal y ambiental, respectivamente,  $L$  el calor latente de evaporación y  $E$  la cantidad de agua evaporada, de tal forma que la parte derecha de la ecuación engloba las pérdidas de calor. La ecuación presupone que el animal ni gana ni pierde calor, es decir, mantiene una temperatura constante. La conductancia térmica depende del desarrollo de capas termoaislantes (pelaje, plumaje, grasa subcutánea) y puede

ser estimada estadísticamente como la pendiente de la regresión negativa entre la temperatura ambiental y la tasa metabólica (McNab 1980b). Además de la regulación fisiológica, los animales suelen evitar temperaturas extremas seleccionando microclimas favorables y adoptando posiciones que regulan la superficie expuesta al ambiente.

El costo energético de la termorregulación adquiere gran importancia práctica en latitudes templadas donde el frío más intenso coincide con la escasez de alimentos, lo cual constituye el período crítico anual para la fauna. La expresión  $T_b - T_a$  resalta el efecto clave del clima sobre la termorregulación. El valor  $T_b - T_a$  es grande en los climas fríos. Para satisfacer la igualdad entre la producción y la disipación de calor en tales condiciones el animal debe aumentar su metabolismo, reducir la conductancia térmica y/o evaporación. En climas tropicales sucede lo contrario, ya que al reducirse el valor  $T_b - T_a$  puede ser ventajoso contar con una alta conductividad térmica y evaporación para poder disipar los excedentes de calor. En efecto, la evaporación es despreciable a bajas temperaturas, pero es el canal principal de salida de calor en los ambientes calurosos. Asimismo, la conductancia térmica de los mamíferos neotropicales es generalmente alta. Incluso los hábitos semiacuáticos de algunos mamíferos corpulentos (tapir, capibara) pueden relacionarse con la disipación del calor (McNab 1980a, 1982).

Aún se sabe muy poco sobre la termorregulación de la fauna neotropical. No obstante cabe esperar que su gasto energético sea menor en el trópico ya que la mayoría de las especies viven en temperaturas más o menos benignas. La misma condición favorece también a los ectotermos que constituyen un grupo mucho más numeroso y variado en el trópico que en las latitudes templadas.

### 8.2.3 Actividad

El costo energético de la actividad se agrega al metabolismo basal y al posible costo adicional de la termorregulación. El metabolismo de un animal activo se puede cuantificar por respirometría con máscaras o cámaras diseñadas para tal fin, registros de la tasa cardíaca o respiratoria por

biotelemetría, marcadores radiactivos o estimando la asimilación diaria de los animales en cautiverio (Gessaman 1973, Fancy y White 1985, Nagy 1987).

El aumento del metabolismo por actividad móvil varía según su intensidad. La posición parada sube el metabolismo entre 10 y 35% en los mamíferos silvestres, en comparación con estar acostado. El costo de la locomoción terrestre en el tiempo ( $J \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ ) aumenta linealmente con la velocidad, pero respecto a la distancia ( $J \cdot g^{-1} \cdot km^{-1}$ ) es independiente de la velocidad. El costo aditivo de la locomoción por individuo aumenta aproximadamente en función del peso<sup>2/3</sup>, así que su magnitud por unidad de biomasa es inversamente proporcional al peso del animal ( $peso^{-1/3}$ ). El desplazamiento cuesta arriba y sobre sustratos blandos (arena, pantano, nieve) aumenta el gasto de la locomoción terrestre que, como máximo, puede alcanzar 8 veces el metabolismo basal (Moen 1973). El costo energético del vuelo por unidad de tiempo es aún mayor, hasta 12 veces el metabolismo basal, pero mucho menor en relación a la distancia cubierta. Esta eficiencia varía según las adaptaciones y técnicas de vuelo y es inversamente proporcional al tamaño del animal. El costo energético de natación a mediana velocidad es bajo, pero crece en función del cuadrado de la velocidad por la fricción entre el animal y el agua (Robbins 1983, Fancy y White 1985).

A pesar de la alta demanda energética de algunas actividades, su incidencia sobre el gasto total de mantenimiento puede ser moderada en virtud de su corta duración. Esto es particularmente cierto en el caso de los reptiles que difícilmente pueden extender la máxima movilidad por más de 2 minutos (Coulson 1984). De esta manera, el metabolismo diario se puede calcular como la suma de la inversión de energía en diferentes actividades multiplicada por la duración de las mismas (Mautz 1978). El costo de mantenimiento bajo condiciones naturales depende de la estación y de las condiciones de hábitat. Por ejemplo, largas caminatas entre aguadas, áreas de alimentación y de descanso, aumentan el costo de mantenimiento y dejan menos para la producción. Como un estimador aproximado del costo de mantenimiento de un mamífero silvestre activo se postula 2 ó 3 veces el metabolismo basal (Gessaman 1973, Anway 1978, Robbins 1983). La tasa metabólica de campo (*field metabolic rate*) de las aves encaja en el mismo intervalo (Nagy 1987).

## 8.3 PRODUCCIÓN

Una vez satisfecha la demanda de mantenimiento, la energía asimilada remanente se invierte en la producción. La tasa de producción es el cambio de biomasa de un ente viviente (individuo, población, nivel trófico, etc.) en el tiempo; puede ser positiva, negativa o cero. Tal como indica la Fig. 8.1, la producción neta se obtiene restando de la producción total la energía y la materia incorporada en la restitución de ciertas estructuras. Este último renglón puede alcanzar magnitudes apreciables, por ejemplo, en el caso de las mudas de plumaje o carameras, pero según la regla general, la producción neta suele ser la ruta principal en las poblaciones de vertebrados.

A menudo el manejo de fauna pretende maximizar la producción. Para una población animal, en cambio, producir biomasa a beneficio de otros integrantes del ecosistema no constituye una finalidad, sino vivir y multiplicarse. No obstante, es razonable suponer que la selección natural debería favorecer a los genotipos que maximizan su biomasa y el esfuerzo reproductivo. Una parte de la producción se almacena en la biomasa individual, la otra se invierte en la prole. El balance oportuno entre las dos opciones depende de numerosos factores incluyendo las estrategias demográficas (ver 6.3.1).

### 8.3.1 Crecimiento

El crecimiento se expresa en el cambio de peso, talla, o cantidad de energía de individuos en el tiempo. Se conceptúa intuitivamente como un aumento, pero pueden darse excepciones, tales como un incremento lineal simultáneo con la pérdida de peso. El crecimiento depende de los factores genéticos propios de cada especie e individuo que rigen la cronología, alometría, tasa de crecimiento y desarrollo así como el tamaño adulto tope, y de las entradas de energía y nutrientes con que cuenta el individuo para su crecimiento. Tan es así que la ganancia de peso observada se utiliza como criterio para comparar la calidad de los hábitats o de las dietas y los efectos de la carga animal en la zootecnia y el manejo de fauna (Stobbs 1970, Moen 1973, Parra et al. 1978).

El crecimiento empieza al iniciarse el desarrollo embrionario pero aquí consideramos la fase anterior al

nacimiento como aporte reproductivo de la hembra. El crecimiento se estudia mediante registros consecutivos de peso o talla de animales marcados en el campo o en cautiverio y se expresa usualmente en g/día ó mm/día. La curva de crecimiento de vertebrados terrestres presenta a menudo la forma de S: bajo crecimiento en los primeros días después de nacer, luego un acelerado aumento, impulsado a menudo por la lactación u otras formas de cuidado por parte de uno o ambos progenitores, seguido por un período más largo de crecimiento lento hasta alcanzar la talla adulta. Las aves alcanzan el tamaño definitivo más rápidamente que los mamíferos, que a menudo siguen creciendo aún después de alcanzar la madurez sexual.

Durante la fase acelerada la tasa de crecimiento ( $y$ , g/día) se comporta como una función exponencial del peso adulto ( $x$ , gramos), por ejemplo, en el caso de los mamíferos placentados,  $y = 0,0326W^{0.75}$  (Case 1978). Maximizar el crecimiento inicial es ventajoso porque el riesgo de la depredación suele ser inversamente proporcional al tamaño. Durante la siguiente etapa pueden alternar períodos de mayor y de menor crecimiento o pérdida de peso, según la disponibilidad estacional de la energía y los nutrientes, lo cual retrasa el alcance del peso adulto normal. La forma general de la curva de crecimiento es similar para los mamíferos, pero los detalles varían mucho según el grupo o la especie, de tal forma que no hay una ecuación única para predecir el peso del animal en función del tiempo o peso adulto (Zullinger et al. 1984).

Además del aumento de talla y peso, el crecimiento implica cambios en la composición corporal: disminución de la fracción de agua, aumento de la grasa y, en muchos casos, de proteína. Los cambios de peso en la edad adulta resultan principalmente del almacenamiento de grasa durante los períodos favorables y su movilización en las épocas de escasez o de alta demanda energética, como en la reproducción, hibernación o migraciones de largo alcance (Robbins 1983). De esta manera, el aporte energético del crecimiento por unidad de peso ganado suele ser mayor en la edad adulta que durante la etapa juvenil.

### **8.3.2 Indicadores de la condición física**

La condición física de los animales es una medida de su bienestar y de la calidad de su hábitat, conjuntamente con

los criterios poblacionales como la abundancia y la tasa reproductiva o de crecimiento. Un ganadero o manejador de fauna experto puede evaluar visualmente la condición de los animales en términos cualitativos. La estandarización de la condición (buena, regular, mala) mediante rasgos externos clave, aumenta la objetividad del procedimiento (Riney 1982). Un animal presenta malas condiciones a medida que adelgaza, por lo cual el peso adulto promedio, corporal o en canal, es el criterio cuantitativo más sencillo de la condición física. Si el tamaño individual es variable, el peso dividido entre una medida independiente de la condición (longitud del cuerpo, ala o alguna estructura ósea) ofrece un mejor índice de la condición (Bailey 1968, Kie et al. 1983, Johnson et al. 1985, Ramo et al. 1992). Santos et al. (1994) utilizaron para el caimán un índice de condición = peso  $\times$  longitud<sup>- $b$</sup> , donde  $b$  es el coeficiente de regresión empírico.

Un análisis de la composición corporal aporta información más detallada sobre la condición. Los constituyentes principales del cuerpo de vertebrados son proteína, grasa, agua y minerales que se miden como ceniza. La fracción de estos componentes del total varía conforme a la especie y la edad, el sexo y la condición física del animal. La fracción de grasa es la más cambiante y constituye la base de muchos indicadores de condición.

La determinación directa de la fracción de grasa o del valor calórico corporal puede ser lo más indicado para los vertebrados pequeños, pero es poco práctico en el caso de la caza mayor e implica siempre la muerte del animal. La relación inversa entre la fracción de grasa y de agua propicia la estimación indirecta de la primera midiendo la segunda valiéndose de marcadores radiactivos, registros de la conductividad eléctrica corporal o la relación peso seco/peso vivo (Johnson et al. 1985, Walsberg 1988).

Los índices de condición más utilizados para ungulados son los de la grasa subcutánea, de médula ósea y la perirenal. La forma de medir el espesor de la grasa subcutánea depende de su ubicación corporal en diversas especies. La concentración de grasa en el sector central de la médula del fémur es más sensible a bajos niveles de grasa corporal. Puede ser medido incluso en despojos de animales encontrados en el campo. El índice de grasa perirenal se obtiene recortando y eliminando la grasa que excede la

longitud del riñón (ver Riney 1955, 1982), pesando el riñón con y sin la grasa perirenal y dividiendo luego el peso del riñón recubierta por la grasa entre el peso del riñón limpio. Estos índices se utilizan ampliamente para comparar la condición física, especialmente de ungulados, entre áreas y épocas (Raedeke 1978, Finger et al. 1981, Kie et al. 1983, Daniels 1987, entre otros). Sin embargo, tal como señala Robbins (1983), la relación entre estos índices y la fracción de grasa corporal es poco conocida y probablemente curvilínea. Además, la pérdida de proteínas puede ser tan o más dramática para el animal que la de lípidos, por lo cual los índices antes señalados no son tan confiables como sería lo deseable.

### 8.3.3 Reproducción

Reproducción es la inversión de energía y materia en la generación de nuevos individuos y enlaza así la energética con la dinámica poblacional. Abarca la energía que la hembra canaliza en la biomasa de sus crías y huevos, en el crecimiento de sus estructuras reproductivas, en la alimentación y cuidado de su prole y en el aumento de su propio metabolismo en cumplimiento de sus funciones maternas. La inversión reproductiva del macho puede consistir en la búsqueda y defensa de territorio o pareja ante los machos rivales y diversas formas de cuidado de los huevos o crías. Sin embargo, la información cuantitativa sobre estos aspectos es escasa, por lo cual la documentación de la energética de reproducción se restringe al sector de hembras maduras.

Es difícil medir directamente la energía global que un individuo invierte a diario en la reproducción. La magnitud de esta energía se calcula usualmente como la suma de los diversos aportes que implica la procreación. En primer lugar, se destaca la inversión de energía y nutrientes en la biomasa de las crías y huevos.

La relación global entre el peso del ave ( $B$ ; g) y el de su huevo ( $W$ ; g), basada en datos de 809 especies, resulta en  $W = 0,277B^{0,77}$ , pero en este respecto hay diferencias apreciables entre órdenes y familias (Rahn et al. 1975). Una tendencia alométrica semejante prevalece también entre el peso de la hembra y el número de huevos o la biomasa total de huevos por nidada. Los coeficientes  $a$  y  $b$  varían según el grupo, pero la regla general es que las

especies de menor porte invierten proporcionalmente más en su nidada, hasta más que su peso corporal (Rahn et al. 1975). Según Robbins (1983) la postura de huevos aumenta el metabolismo diario entre 29 y 130% por encima del basal y la demanda de proteína entre 86 y 230%. A este esfuerzo se agrega la energía invertida en la incubación de los huevos y la alimentación de los pichones. Estas actividades suelen interferir además con la alimentación de los adultos, especialmente en las especies altriciales.

En cuanto a los mamíferos, la inversión de energía y materia en el crecimiento fetal es despreciable al principio, pero aumenta exponencialmente hacia el final de la gestación (Huggett y Widdas 1951). El peso del neonato se porta como una función alométrica del peso adulto (exponente promedio 0,76), por lo cual el costo de gestación resulta proporcionalmente mayor para los mamíferos pequeños. La demanda diaria adicional de energía al final de la gestación en ungulados puede llegar al 44% del metabolismo basal y se gasta principalmente en el metabolismo del útero grávido (Robbins 1983). La energía global de la gestación comprende apenas entre 1,2 y 5,7% del presupuesto energético anual para un conjunto de mamíferos entre 22 g y 200 kg de peso corporal (Grodzinski y Weiner 1984). En cambio, la inversión maternal en la lactación, reseñada en este mismo estudio, varía entre 17,2 y 27,0% del gasto anual.

Efectivamente, la información disponible demuestra que la lactación conforma la demanda principal de nutrientes y energía en la reproducción de mamíferos. La energía invertida en la lactación en función del tiempo presenta una curva en forma de U invertida: rápido aumento al principio hasta un valor tope, seguido por una disminución gradual a medida que las crías empiezan a ingerir alimentos que ofrece su hábitat, hasta el destete que marca el punto final de la lactación. La concentración y composición química de la leche varía ampliamente de una especie o grupo a otro (Robbins 1983). La fracción de grasa de la leche puede provenir de los lípidos corporales de la hembra. El aporte energético máximo de la lactación ( $L_m$ , kJ/día) es una función alométrica del peso de la madre ( $W$ , kg) y resulta en  $L_m = 733W^{0,81}$  para los mamíferos de camada grande y  $L_m = 435W^{0,70}$  para los ungulados (Oftedal 1984, 1985), alcanza de 1,5 a 2,5 veces el metabolismo basal y es proporcionalmente mayor para

los mamíferos pequeños. Sin embargo, la lactación más prolongada de los animales grandes recompensa en parte su menor producción diaria de leche. La eficiencia de la producción de leche (energía contenida en la leche/metabolismo adicional de la hembra lactante) es alta, un 65% para los ungulados (Oftedal 1985).

Los datos reseñados aquí resaltan el alto costo energético y nutricional de la reproducción. Por consiguiente, la reproducción puede ser exitosa solamente cuando se cuenta con alimentos abundantes y de alta calidad.

## 8.4 ALIMENTACIÓN

Los animales satisfacen sus necesidades energéticas y nutricionales ingiriendo y asimilando biomasa vegetal y/o animal disponible en su hábitat. La alimentación une así la bioenergética animal con el hábitat y plantea una serie de interrogantes fundamentales para el manejo de fauna ¿Cuáles son los alimentos disponibles, qué determina su calidad nutricional? ¿Qué come cada especie y en qué cantidad? ¿Cómo se realiza la búsqueda y captura del alimento? ¿Qué fracción del alimento es finalmente digerido o asimilado y cuáles mecanismos lo determinan?

### 8.4.1 Alimentos: *calidad y componentes*

Alimento puede definirse como materia que los animales ingieren, digieren y utilizan en su metabolismo. Los estudios de la alimentación de la fauna silvestre suelen centrarse en los tipos de alimentos (especies y partes de organismos) consumidos por los animales. De esta manera, se establecen categorías como los herbívoros pastadores, ramoneadores o folívoros, los frugívoros, granívoros, nectarívoros, carnívoros, piscívoros, insectívoros y diferentes tipos de dietas mixtas (Eisenberg 1980, Robinson y Redford 1986b). Los resultados de tales estudios permiten conocer y comparar las dietas por especie, localidad y estación y compararlas con la oferta en el hábitat. Otro enfoque igualmente útil es indagar sobre el valor energético y nutricional de los alimentos.

El **valor calórico** es una medida global de la calidad del alimento. Se obtiene determinando el calor de combustión de muestras secas en una bomba calorimétrica (Paine

1971). Sin embargo, es apenas una primera aproximación porque todas las sustancias combustibles no son aprovechables como alimento. Otro criterio de calidad lo constituye la composición química. La ciencia de producción animal agrupa la inmensa variedad de compuestos presentes en los alimentos en pocos renglones básicos: agua, carbohidratos, grasas, proteínas, vitaminas y minerales.

La fracción de la mayoría de estos componentes en un alimento se determina mediante el análisis próximo: agua o humedad por la diferencia entre el peso fresco y el peso seco, el extracto etéreo o grasa disolviéndola en etér, la proteína cruda estimada de la concentración de nitrógeno por el método de Kjeldahl y multiplicándola por 6,25, la fibra cruda como el residuo de una digestión ácida y alcalina, la ceniza o contenido mineral por incineración a 550°C, y el extracto libre de nitrógeno -mayormente carbohidratos solubles- por diferencia entre el peso de materia seca y la cantidad de grasa, proteína, fibra y ceniza (Tejada de Hernández 1985). La fracción porcentual de estos renglones varía ampliamente según el tipo de alimento.

El **agua** no aporta calorías pero es esencial para la vida y constituye siempre más de la mitad de la biomasa animal. Su cantidad en el alimento es variable. En ambientes áridos los alimentos ricos en agua alcanzan una importancia singular. Además del agua contenida en el alimento, los animales obtienen este recurso como subproducto de la oxidación de los alimentos (agua metabólica) y tomando agua líquida.

El **extracto etéreo** consta de compuestos solubles en disolventes orgánicos e insolubles en el agua, tales como ésteres simples o compuestos de ácidos grasos (grasas y aceites orgánicos), pigmentos, vitaminas, ceras, etc. Las grasas forman parte de ciertas estructuras vivas y por su alto valor calórico (39,71 Kj/g en promedio) sirven como reservorios corporales de energía. La grasa suele ser un componente escaso en la biomasa vegetal pero a veces es abundante en alimentos de origen animal.

El renglón **proteína cruda** contiene aminoácidos, aminos, glicolípidos, nitratos, etc., pero ante todo proteínas. Estas son macromoléculas orgánicas compuestas de unos 23 aminoácidos. Las proteínas son esenciales para todos



los procesos y estructuras vitales, constituyen la mayor parte de la biomasa animal (base seca) y poseen un valor calórico moderado (22,65 Kj/g). Al ser digeridas por un animal, las proteínas son hidrolizadas en aminoácidos, absorbidos como tales por la mucosa intestinal y utilizados en la síntesis de diversas proteínas propias del animal. La calidad alimentaria de las proteínas depende así de la variedad y balance de los aminoácidos, y especialmente de los 10 esenciales que el animal no puede sintetizar. Las proteínas suelen ser relativamente escasas en las plantas, por lo cual su fracción es un importante criterio de calidad de alimentos de origen vegetal.

La **fibra cruda** se compone de los carbohidratos estructurales de la pared celular de las plantas (celulosa, hemicelulosa, lignina, etc.). Son los compuestos orgánicos más abundantes sobre la tierra pero virtualmente indigeribles por los animales monogástricos. Los herbívoros que poseen un tracto digestivo con cámaras de fermentación bacteriana son capaces de digerir parte de este componente. Por lo tanto, el valor alimentario de un forraje suele ser inversamente proporcional a la fracción fibra.

El **extracto libre de nitrógeno** es un rubro heterogéneo que engloba principalmente los carbohidratos solubles del contenido celular de las plantas (diversos azúcares y almidones) y además pectinas, ácidos orgánicos, residuos de los carbohidratos estructurales y otros compuestos orgánicos. Conforman un alimento digerible importante en insumos de origen vegetal. Los animales utilizan los carbohidratos solubles como fuente de energía (entre 15,69 y 17,71 Kj/g) en su metabolismo diario, o los transforman y almacenan como grasas. La fracción del extracto libre de nitrógeno en biomasa animal (ante todo glucógeno) es despreciable.

El contenido de **ceniza** expresa la fracción inorgánica del alimento. Ésta suele ser mayor en las muestras de origen animal por la presencia de endo o exoesqueletos. No aporta energía pero contiene minerales. El calcio, potasio, sodio, magnesio, fósforo, azufre, cloro son minerales esenciales que los animales requieren en mayor cantidad, mientras que el hierro, manganeso, cobre, zinc, cobalto, cromo, molibdeno, selenio y yodo son requeridos en menor cantidad. Además de los minerales incorporados en el alimento

orgánico, los animales pueden completar sus requerimientos lamiendo o ingiriendo tierra con alto contenido de elementos esenciales (Emmons y Stark 1979).

Las **vitaminas** son compuestos orgánicos indispensables, aunque a veces en cantidades mínimas, para el metabolismo normal. Son de estructura química muy variada y se dividen a menudo en vitaminas solubles en grasas (A, D, K, E) y en agua (C, complejo B). Los animales silvestres reciben normalmente las vitaminas en su dieta natural. Además, pueden sintetizar algunas vitaminas, y los herbívoros pueden obtener otras de las bacterias ruminales o del ciego. En cambio, animales de criaderos mantenidos con dietas artificiales son susceptibles a desórdenes fisiológicos por la deficiencia de ciertas vitaminas. La determinación de las vitaminas en los alimentos es laboriosa y se realiza mediante bioensayos y cromatografía (Tejada de Hernández 1985).

Gracias al análisis próximo se han acumulado gran cantidad de datos sobre la composición de diferentes alimentos. Sin embargo, el valor de un alimento para un consumidor depende también de su ingestión voluntaria y digestión, así como de la velocidad de paso. Las cualidades claves del alimento vegetal son la **proteína y energía digeribles** (Swartz y Hobbs 1985). La digestibilidad de estos rubros se estima mediante ensayos con animales en cautiverio, incubando muestras en el líquido ruminal (ver 8.3.4) o calculando la digestibilidad de la composición química del forraje. En el análisis químico de forrajes fibrosos se utiliza cada vez más el método de fibra neutro detergente que discrimina mejor entre la pared y el contenido celular, en comparación con el análisis próximo (Van Soest 1967, Moen 1973, Tejada de Hernández 1985).

Un determinante adicional de la calidad del alimento vegetal son los **compuestos secundarios**, que condicionan la digestibilidad y la **palatabilidad** del alimento, es decir, la preferencia por un rubro en relación a otros igualmente disponibles (Heady 1975). Algunos compuestos secundarios obstaculizan la digestión, mientras que otros, por ejemplo, varios alcaloides, son tóxicos para el consumidor. Tal como postulan Swartz y Hobbs (1985), evitar los renglones perjudiciales puede ser más determinante en la selección de alimentos que la preferencia por los de alta calidad.

### 8.4.2 Estudio de alimentación

**A. Observaciones de campo.** El registro visual de los renglones que los animales consumen en su hábitat normal es el más directo y «simple» entre los métodos para estudiar la alimentación. Es aplicable cuando hay buena visibilidad y cuando los renglones son discretos, de tal forma que se puede identificar lo que se está consumiendo. La cantidad de consumo se puede estimar registrando el tiempo dedicado a la ubicación y consumo de diferentes renglones o bien contando los mordiscos o ítems consumidos de cada clase de alimento (Altman 1974). La utilización de animales silvestres mansos facilita esta labor, pero puede arrojar resultados sesgados (Mautz 1978, Nudds 1980). Observaciones de plantas parcialmente comidas o sus restos en comederos ayudan a la identificación de las plantas y partes consumidas. Comparaciones entre la vegetación del hábitat accesible al herbívoro y de parches cercados o «exclusiones» aportan información sobre la cantidad e impacto del consumo (Ojasti 1973, McNaughton 1979).

**B. Experimentos en confinamiento.** Este enfoque, propio de la zootecnia, permite dilucidar la selectividad para diferentes alimentos, cuantificar el consumo, estimar la digestibilidad y asimilación, la velocidad de paso de la digesta (= contenido del tracto digestivo) e incluso la ganancia de peso que se logra con diferentes raciones. La selectividad se estudia con experimentos tipo cafetería, ofreciendo a los animales lotes previamente pesados de diferentes alimentos y pesando los restos el día siguiente. De manera similar se estima el consumo, la digestibilidad y asimilación ofreciendo al animal el alimento experimental *ad libitum*, registrando su consumo diario y cuantificando el material fecal y orina. Estos ensayos presuponen un estado estable nutricional, es decir, que el animal mantiene un balance normal entre la entrada y salida de alimento. Esto se puede lograr mediante un período de adaptación antes de iniciar el lapso experimental (Swartz y Hobbs 1985).

La velocidad de paso de la digesta se puede determinar agregando en la comida un marcador inerte y registrando su eliminación en la materia fecal. Los problemas en el estudio de la alimentación de los animales silvestres mantenidos en cautiverio pueden incluir la dificultad de coleccionar los alimentos naturales en cantidades suficientes

para los ensayos y el sub o sobreconsumo del alimento por efectos del cautiverio (Mautz 1978).

**C. Análisis del contenido gástrico o de heces.** Lo que se sabe de los hábitos alimentarios de los animales silvestres proviene mayormente del análisis de contenidos del tracto digestivo. Las muestras para tales estudios se coleccionan en los puntos de control de cazadores, de los animales arrollados en las carreteras o cazados a propósito. En este último caso conviene muestrear al final del período de alimentación del animal. Es posible también obtener muestras de animales vivos por lavado estomacal (Legler 1977, Fitzgerald 1989). Las muestras más aptas para análisis son los contenidos de buche y de molleja en aves, los de estómago en la mayoría de mamíferos y reptiles, y el contenido del rumen en el caso de cérvidos y otros rumiantes. El análisis en sí consiste en la división de la muestra en renglones según grupos taxonómicos, partes de plantas o categorías de tamaño, manualmente o valiéndose de tamizado, sedimentación o decantado. Luego se cuantifican e identifican los renglones y se procesan los resultados, generalmente en términos de la frecuencia de aparición y abundancia (peso seco, volumen, contenido de energía o número) de cada tipo de ítem (Korschgen 1980). El método funciona mejor para los animales que ingieren su alimento sin desmenuzarlo, tal como ocurre en muchos reptiles y aves. Permite medir la cantidad del contenido en el momento del muestreo aunque no estima el consumo diario. Los datos de abundancia por renglón resultan sesgados también por la digestibilidad diferencial de distintos alimentos.

El análisis de la dieta a partir de muestras fecales o de pelotas regurgitadas por aves de rapiña o egagrópilas semeja el examen de contenidos del tracto digestivo. Esta técnica presupone que se puede identificar con certeza la especie de la cual proceden las heces y permite la obtención de muchas muestras de un mismo individuo sin sacrificarlo. Es particularmente viable en el caso de carnívoros cuyas presas son identificables a partir de restos óseos o pelos (Jaksic et al. 1980, Emmons 1987, Aranda 1994), y es aplicable también a pecaríes (Barreto y Hernández 1988) y aves gallináceas (Korschgen 1980). Sin embargo, los componentes de las heces de herbívoros especializados están a menudo tan fragmentados que su identificación macroscópica resulta imposible.

**D. Técnicas microhistológicas.** El epitelio vegetal, recubierto por una cutícula resistente a la digestión, presenta a menudo una estructura singular y propia para cada especie o grupo. Esto permite identificar las plantas consumidas y ofrece así un método de gran utilidad en el estudio de dietas de herbívoros, a partir de muestras fecales.

Para empezar, se colectan muestras de todas las plantas forrajeras potenciales de la región y se preparan muestras de los epitelios identificados mediante la técnica de impresión en esmalte o extracción mecánica (Sinclair 1961, Suárez 1986). Las muestras secas de heces se hidratan, aclaran en cloro o solución de Hoyer, se colorean con safranina y se preparan láminas para su estudio microscópico. De cada muestra se examinan usualmente 20 campos de 5 láminas a 100 aumentos, identificando las partículas que aparecen en cada campo. Los datos primarios de frecuencia de aparición se calculan a densidades relativas (Fracker y Brischle 1944), que son proporcionales al peso seco de las especies presentes (Sparks y Malechek 1968). De esta manera, en América Latina se ha dilucidado la dieta del conejo (*Sylvilagus floridanus*), venado cola blanca, capibara y guanaco, entre otros (Escobar y González Jiménez 1976, Gallina et al. 1981, Bahamonde et al. 1986, Suárez 1986). Según Lewis (1994), el análisis histológico fecal detecta mejor la variación temporal de la dieta que el análisis del contenido ruminal.

### 8.4.3 Alimentación y selectividad

La alimentación es importante para cualquier animal, tanto en el tiempo fisiológico como evolutivo. Es razonable esperar que la selección natural premie todo lo relacionado con una alimentación exitosa, tal como sugiere la inmensa variedad de adaptaciones de orden anatómico, fisiológico y conductual al respecto. Como ejemplos contrastantes de la alimentación de la fauna silvestre podemos examinar los casos de un pastador y un depredador. Un pastador típico puede vivir literalmente sobre su alimento, que suele ser abundante, continuo, de fácil acceso, pero variable en calidad y que demanda gran esfuerzo de ingestión y digestión. El alimento de un depredador (de animales, frutos, semillas etc.), en cambio, se presenta en unidades discretas, de calidad más o menos constante y usualmente alta, pero variable en cantidad y espacialmente dispersa, implicando un apreciable esfuerzo de búsqueda y captura.

Varios conceptos y teorías ecológicas se desprenden de la ecología alimentaria. Los conceptos de nicho ecológico, gremio, exclusión competitiva, empaquetamiento de especies y cocientes morfológicos exploran e interpretan las implicaciones comunitarias de la alimentación (Hutchinson 1957, 1959, Root 1967, May 1972, Schoener 1974, entre otros), mientras que la teoría del consumidor óptimo explora el comportamiento alimentario desde el punto de vista evolutivo e individual (MacArthur y Pianka 1966, Pyke et al. 1977, Green 1990).

La **teoría del consumidor óptimo** plantea cómo y dónde los animales deberían buscar y capturar alimento a fin de maximizar su aptitud aumentando la tasa neta de ingestión de energía. En términos simplificados, la teoría predice que el animal debería alimentarse en el parche donde esta actividad resulte de mayor provecho, y abandonarlo cuando el rendimiento de la alimentación decaiga por debajo del promedio general del hábitat (teorema del valor marginal de Charnov 1976).

En cuanto a qué comer, el animal en busca de presas debería consumir el renglón más provechoso, es decir aquél que ofrece la máxima ganancia de energía por tiempo invertido, e ignorar los ítems de menor calidad, independientemente de su abundancia. Sin embargo, al escasear el alimento de primera, el animal optará por el más provechoso de los renglones restantes y así sucesivamente. De esta manera, la teoría predice que el animal se comporta como un **especialista** cuando el alimento de primera es abundante, pero al escasear tal recurso se convierte en **generalista**. Un especialista selecciona ciertos alimentos y rechaza otros, mientras que un generalista come lo que encuentra en proporción directa con la disponibilidad. El **oportunista** es una especie que explota gran variedad de recursos procurando escoger lo mejor de lo disponible en cada lugar e instante, por ejemplo, el caimán (Ayarzagüena 1988) y el venado cola blanca (Daniels 1987).

Para el especialista resulta ventajoso seleccionar por la alta calidad, rubros menos consumidos por posibles competidores y aquellos utilizables con la máxima eficiencia (debido al tamaño y adaptaciones del animal); el generalista, en cambio, cuenta con mayor disponibilidad global y es menos afectado por los cambios espaciales y temporales

de cualquier rubro. De esta manera, se puede esperar un predominio de especialistas en los ecosistemas primarios y estables, y mayor incidencia de generalistas en los ambientes alterados y estocásticos. Sin embargo, ambas estrategias pueden coexistir, como lo comprueban los casos del oso hormiguero, especialista por excelencia, y el marsupial generalista *Didelphis marsupialis* en los bosques neotropicales (Cordero y Nicolás 1987, Montgomery 1985).

El conocimiento de la selectividad alimentaria es de gran interés en el manejo de fauna. El grado de selectividad o preferencia por un rubro se calcula por la relación: % del rubro del total ingerido/% del rubro del total disponible. Una regresión positiva entre la disponibilidad y consumo de los renglones alimentarios indica una estrategia generalista, mientras que una regresión negativa revela selectividad (Nudds 1980). Esta información permite indagar sobre la disponibilidad de diversos rubros y la demanda por parte de las especies, domésticas o silvestres, que comparten el hábitat. Sin embargo, el nicho trófico de un animal abarca, además de su dieta, la técnica, el tiempo y lugar específicos de captura de su alimento.

#### 8.4.4 Digestión y asimilación

El material ingerido y almacenado en el tracto digestivo no forma parte de la biomasa del animal, sino que constituye una parte del ambiente en su interior. El metabolismo y el bienestar del animal dependen, por lo tanto, de la energía y de los nutrientes digeridos y asimilados por unidad de tiempo (Fig. 8.1). La eficiencia de la digestión se mide como la **digestibilidad aparente**: energía y nutrientes consumidos menos su cantidad en las heces, dividido entre el consumo. Para conocer la **digestibilidad real** (D.R.) se resta del contenido de nutrientes en las heces el nitrógeno endógeno fecal (NEF) que el mismo tracto digestivo invierte en el proceso:

$$\text{D.R.} = [\text{proteína consumida} - (\text{proteína en heces} - \text{NEF})] / \text{proteína consumida}$$

La asimilación es igual a la energía o materia digerida menos las pérdidas en la orina dividida entre la digerida. Su valor para la energía suele ser relativamente constante, alrededor de 80% (Swartz y Hobbs 1985).

La digestión puede incluir el desmenuzamiento mecánico del alimento, su procesamiento enzimático o fermentación bacteriana, la absorción de los nutrientes y la eliminación del material no digerido. Los carnívoros y omnívoros suelen presentar una digestión enzimática localizada en el estómago, es decir, son **monogástricos**. Los herbívoros especializados poseen además una cámara de fermentación bacteriana anterior (**pregástrica**) o posterior (**postgástrica**) al estómago. Los herbívoros pregástricos del Neotrópico incluyen a los venados, pecaríes, camélidos y perezosos, mientras que tapires, capibaras, iguanas, conejos, manatíes y la tortuga verde son postgástricos (Parra 1978, Langer 1985).

La función principal de la fermentación para el herbívoro es la hidrólisis microbiana de la pared celular que resulta en ácidos grasos volátiles, biomasa microbiana, desechos gaseosos y calor. Es un proceso lento y requiere una voluminosa cámara de fermentación. Parra (1978) expresa el peso de la digesta en fermentación ( $Y$ , kg) como una función del peso corporal ( $W$ , kg) mediante la ecuación  $Y = 0,076W^{1,096}$  que predice un volumen proporcionalmente mayor para los animales de gran porte. En efecto, el contenido de la cámara de fermentación de estos animales representa a menudo entre el 10 y 15% del peso corporal. De esta manera, los herbívoros grandes, que no logran seleccionar efectivamente su voluminosa ración diaria, cuentan con más tiempo para digerir mejor alimentos de baja calidad. Los herbívoros menores, en cambio, deben optimizar su menor cámara de fermentación recortando la duración del proceso mediante una mejor selección del alimento.

La digestibilidad de materia vegetal varía ampliamente (de 23 a 85%) según el tipo de forraje y herbívoro, ubicándose alrededor del 50 y 60% en el caso de los pastadores y ramoneadores en dietas naturales. La digestibilidad de la biomasa animal es usualmente un 80 a 90% y los frugívoros y granívoros presentan valores intermedios (Mautz 1978, Swartz y Hobbs 1985). La digestibilidad de forrajes es un factor clave para la producción de animales silvestres en cautiverio (González Jiménez 1977, Staton et al. 1990).

La tasa de digestión, es decir la cantidad de energía o materia digerida por unidad de tiempo, depende también de

la velocidad de paso (tiempo promedio entre la ingestión y la defecación de un lote de alimento). Esta a su vez depende de la calidad de alimento, del sistema digestivo y del tamaño del animal, siendo mayor para los rumiantes con dietas ricas en fibra -hasta 5 días- y menor -12 horas o menos- en carnívoros (Parra 1978). Tal como señala Robbins (1983), la digestibilidad y la velocidad de paso son antagónicas: la digestibilidad disminuye a medida que aumenta la velocidad de paso y viceversa. Sin embargo, una baja calidad del forraje reduce a ambos, lo cual puede resultar en un balance nutricional negativo en herbívoros abarrotados de alimento de baja calidad, lo cual reduce la velocidad de paso y la digestibilidad y además requiere mayor inversión de energía y enzimas digestivas por parte del consumidor.

#### **8.4.5 Alimentación, producción y manejo**

La producción poblacional es el último eslabón del flujo de energía que inicia la alimentación (Fig. 8.1). Una fracción importante de la energía y materia ingeridas, a menudo más de la mitad, se pierde en heces, orina y gases, y el mantenimiento o la respiración consume la mayor parte de la energía asimilada. El resto se incorpora a la biomasa poblacional como producción. Sin embargo, el costo del mantenimiento puede sobrepasar la tasa de asimilación durante los períodos desfavorables, lo cual resulta en el catabolismo de la biomasa poblacional, es decir, en una producción negativa.

La eficiencia promedio de la producción sobre la asimilación  $P/A$  en poblaciones de aves y mamíferos es apenas entre un 0,9 y 3,1%, pero superior, entre 10 y 55%, en las poblaciones de invertebrados, según Humphreys (1979). La relación  $P/A$  de los vertebrados ectotermos se conoce poco ubicándose probablemente entre la de los invertebrados y los vertebrados endotermos. Phillipson (1981) postula que la eficiencia  $P/A$  en poblaciones de

vertebrados suele ubicarse entre 3 y 7%, sin una separación nítida entre los endo y ectotermos.

Es posible que los grandes reptiles tropicales ofrezcan ventajas bioenergéticas aún desconocidas, pero parece que no existe un tipo único de vertebrado que sea un productor mucho más eficiente que los demás. Los ectotermos (o los animales de gran talla) cuentan con la ventaja de un menor costo de mantenimiento por unidad de biomasa mientras que los endotermos (y animales de menor porte) crecen más rápidamente, tal como enseña el clásico ejemplo de Kleiber (1961): Una tonelada de heno mantiene un toro de 1300 libras por 120 días generando una producción neta de 240 libras. La misma cantidad de forraje abastece la misma biomasa de conejos (300 individuos) apenas por 30 días, pero en este corto tiempo se logra la misma producción de 240 libras.

Los preceptos bioenergéticos y nutricionales se aplican más directamente a la producción animal en confinamiento. La idea central es generalmente la optimización de la producción en relación con el gasto de mantenimiento para que los animales alcancen el tamaño deseado en el menor tiempo y al menor costo. Lograr lo mismo con las poblaciones naturales es más complicado. Concierno a dos aspectos, la población y su hábitat. En este orden de ideas, debería estabilizarse la densidad poblacional en un nivel que evite tanto la subutilización del alimento como la competencia. En algunos casos, se puede estimular la productividad manejando también la estructura poblacional, a fin de mantener una alta proporción de jóvenes y subadultos, que invierten una mayor fracción de consumo en producción que los animales maduros. Otra opción esencial es el manejo de hábitat, especialmente en lo concierne a alimento y agua, que se abordará en la sección siguiente.



## 9

## HÁBITAT

## 9.1 INTRODUCCIÓN

El hábitat es el lugar o tipo de ambiente donde vive un organismo, población o especie. La presencia del organismo en un ambiente dado sugiere que éste satisface sus requerimientos básicos y forma parte de su **hábitat efectivo**; si el organismo no se encuentra en un lugar aunque está normalmente presente en ambientes similares, tal sitio puede formar parte de su **hábitat potencial**. Cada hábitat se caracteriza por una combinación específica de múltiples factores físicoquímicos y bióticos que ejercen un efecto conjunto, variable en el tiempo y el espacio, de manera análoga a una pieza musical (hábitat), que se interpreta simultáneamente por varios instrumentos (factores) que constituyen la orquesta. Continuando la analogía, si uno de los músicos toca mal, deteriora toda la pieza. Asimismo, un determinado factor del hábitat puede ser limitante en un momento dado. Detectar ese factor y atenuar su efecto es fundamental en el estudio y manejo de hábitat (Leopold 1933).

La sobrevivencia, el bienestar y la productividad del organismo o población depende de su ambiente. Este hecho fundamental es la razón de ser de la ciencia de la ecología. Las especies y sus poblaciones locales se han adaptado a determinados tipos de hábitats en el transcurso de su historia evolutiva. Las más adaptables pueden ocupar varios tipos de hábitats, mientras que otras se restringen a un solo tipo de ambiente, pero todas exigen o prefieren aquéllos que cumplan con una serie de requerimientos básicos, propios de cada especie. En consecuencia, el estudio de las relaciones de hábitat radica, ante todo, en la dilucidación del grado de ajuste entre lo que los hábitats ofrecen y lo que los organismos requieren.

El conocimiento de la asociación entre determinados hábitats y los animales era vital para nuestros antepasados

cazadores y sigue siéndolo para las etnias contemporáneas que se abastecen mayormente de la caza. El concepto de hábitat ocupa una posición destacada también en el enfoque leopoldiano del manejo de fauna, que se visualiza en el triángulo básico, pues este recurso es, en esencia, un producto de la tierra que lo alberga y lo abastece. El estudio de las relaciones de hábitat comprende tanto la caracterización del hábitat y sus factores (casilla 3 de la Fig. 1.1), como el conocimiento de los efectos entre éste y las poblaciones de fauna silvestre, así como entre el hábitat y las actividades humanas. Estos efectos resultan a menudo en una drástica alteración de los hábitats naturales, en detrimento de su fauna nativa (ver 2.2). Por otra parte, el manejo de hábitats (9.8) pretende generar cambios planificados con miras a conservar y mejorar los hábitats para la fauna.

La meta del estudio y manejo de los hábitats es optimizar el uso de la tierra para la fauna silvestre y para la sociedad, en conformidad con el principio de uso múltiple de la tierra. Un uso compatible con la vocación de la tierra es de suma importancia, porque la restauración de un hábitat deteriorado requiere usualmente mucho más tiempo que la recuperación de una población sobreexplotada. Como todo empeño organizado, las actividades concernientes al hábitat deben sustentarse en objetivos claros y cada vez más concretos a medida que avanza el plan.

Cuando se emprende el manejo ordenado de fauna en un área (unidad de manejo) surge la pregunta inicial: ¿Cómo es el hábitat? El **análisis de hábitat**, o sea la descripción objetiva de los ambientes presentes y sus patrones espaciales, responde a esta pregunta y sugiere las siguientes: ¿Cuán adecuada es el área y sus hábitats para la fauna local? o ¿Cuál es la vocación natural del área para el manejo de fauna y cuáles son sus especies prioritarias?

La **evaluación de hábitat** busca respuestas a estos interrogantes relacionando los requisitos ecológicos de las especies presentes (o que habitan ambientes semejantes en áreas aledañas) con las condiciones de sus respectivos hábitats. Esta etapa arroja como resultado una lista de especies para las cuales el área ofrece las mejores opciones y la valoración de los hábitats respecto a esta gama de especies. El paso siguiente se inicia con la pregunta ¿Cuál sería el hábitat deseable u óptimo para las poblaciones escogidas y los objetivos de su manejo? El **diseño de hábitat** atiende a esta pregunta, postulando el escenario deseable y las medidas para ajustar los hábitats al diseño, o sea, el plan de **manejo de hábitat**. Esta actividad abarca la ejecución de las obras para mejorar y conservar los hábitats.

El análisis y la evaluación de hábitats no son fines en sí mismos sino que el valor de esta labor se mide de acuerdo a su utilidad para el manejo. Por eso, caracterizar el hábitat no es exactamente lo mismo que describir los ambientes en un área. Por su orientación aplicada, el análisis de hábitat no puede ni debe abordar toda la complejidad ambiental de vastas extensiones, sino que se parcializa por las necesidades más directas de la fauna. Éstas se agrupan tradicionalmente en **espacio, cobertura, alimento y agua** (Leopold 1933, Trefethen 1964, Giles 1978). Estos recursos ambientales básicos son también susceptibles al manejo. Un recurso puede definirse como un rubro requerido y utilizado por los organismos; puede variar en calidad y cantidad, escasear y aún agotarse. Muchas especies precisan recursos adicionales, tales como lugares específicos de nidificación, sales minerales, textura del suelo, profundidad o salinidad del agua y todas son afectadas por los demás animales que comparten su espacio vital.

Al caracterizar ambientes y áreas con un enfoque orientado a la fauna silvestre, conviene tomar en cuenta cómo diversos tipos de animales pueden percibir su entorno. Por ejemplo, un agutí, mono y gavián (patrullando en el aire) divisan seguramente un mismo bosque con ópticas muy diferentes. Es imposible saber cómo detectan los animales su entorno (Moen 1973), pero la manera de percibirlo debe estar vinculada con su estatura, estrato de ubicación, hábitos y capacidad sensorial. Es de esperarse

que un levantamiento de hábitat adaptado en lo posible a la perspectiva del animal sea más representativo.

Las relaciones de hábitat se estudian desde la escala intercontinental (por ejemplo, las aves migratorias) hasta situaciones puntuales (el microclima de los nidos de tortugas) y el enfoque varía según la escala. El análisis de hábitat a gran escala está centrado en el inventario de los hábitats en un país o región, y puede formar parte del inventario nacional de recursos naturales. Su punto de partida es una clasificación jerárquica de los tipos de hábitat. Después se determina la ubicación y la extensión de cada unidad valiéndose de instrumentos cartográficos, así como la aptitud de los tipos de hábitats para diferentes especies. Para almacenar y manejar la multitud de datos que se vienen acumulando se emplean sistemas de Información Geográfica (ver 9.3.3, E). El producto de este esfuerzo es una base de datos sobre la potencialidad del territorio para conservar y producir fauna silvestre (Méndez Arocha y Medina Padilla 1982, Velasco y Ayarzagüena 1995), que orienta los planes de ordenamiento tendientes a convertir esta capacidad en una realidad compatible con otros usos de la tierra.

El levantamiento a microescala concierne usualmente áreas muy específicas o **unidades de manejo** y tiene por objeto documentar las características más resaltaes del área desde el punto de vista del manejo de fauna. Esta tarea a menudo es la primera etapa de un plan de manejo o investigación y ofrece un marco de referencia oportuno para el análisis más detallado de los hábitats presentes.

## 9.2 CARACTERIZACIÓN DE LA UNIDAD DE MANEJO

Una unidad de manejo es un área finita (municipio, fundo, ejido, cuenca hidrográfica, refugio, reserva, parque nacional, coto de caza, etc.) que se maneja como una unidad y con objetivos propios. El tamaño de tales unidades es variable, expresándose usualmente en cientos o miles de hectáreas. Muchos conceptos y métodos de levantamiento de hábitats son aplicables a diversas escalas, pero esta sección enfatiza el nivel de la unidad de manejo. Si el área es muy grande (miles de km<sup>2</sup>), puede ser



recomendable subdividirla en unidades menores con objetivos específicos, cónsonos con sus aptitudes naturales. Si los predios existentes son pequeños, conviene estudiar la posibilidad de crear unidades funcionales juntando varios fundos colindantes a la manera de una cooperativa. Los aspectos a incluir en la caracterización de la unidad de manejo dependen del área y el objetivo de manejo, pero suelen ajustarse al siguiente perfil:

- **Ubicación.** Ubicación política y geográfica (coordenadas), contexto local, regional y nacional -ilustrado preferiblemente por un mapa- altitud sobre el nivel del mar, límites y áreas o vecinos colindantes.
- **Acceso y vialidad.** Comprende las vías de acceso a la unidad y su vialidad interna. La fauna es más accesible en la franja de influencia a ambos lados de las vías (Giles 1978). La vialidad de uso público (terrestre y fluvial) que atraviesa el área amerita una atención particular porque facilita al mismo tiempo el manejo del área y las incursiones de cazadores furtivos; puede propiciar la mortalidad por arrollamientos, ahuyentar a los animales o actuar como barrera.
- **Extensión.** Las dimensiones de la unidad de manejo guardan relación con el tamaño poblacional que ésta puede sustentar y deben ser compatibles también con la movilidad de los animales. La extensión de la unidad de manejo se obtiene de los documentos de catastro o cuantificando la superficie de un mapa confiable.
- **Clima.** La temperatura suele ser relativamente estable y benigna en los trópicos, mientras que la humedad (precipitación, evapotranspiración, inundación) actúa a menudo como limitante. Para documentar el clima se emplean los registros de la estación climatológica más cercana o representativa para la unidad. Los climadiagramas (Thornthwaite y Mather 1955, Walter 1960) visualizan la estacionalidad del clima y facilitan la ubicación de los posibles períodos críticos.
- **Relieve.** La pendiente del terreno es una de las bases de la clasificación ecológica de las tierras (Eichler 1966, Knuti et al. 1970) y condiciona otros factores: erosión, suelos, drenaje, humedad, acceso, cobertura vegetal. etc.

Diferencias mínimas del relieve pueden imponer hábitats muy contrastantes en planicies de inundación y humedales en general (Ramia 1967, Silva 1986). El relieve es un factor crítico en ciertos casos, por ejemplo, en las playas de desove de las tortugas acuáticas, porque las nidadas en zonas bajas son propensas a inundarse por la creciente del río o la marea (Ojasti 1971, IBAMA 1989, Cornelius et al. 1991). El relieve se caracteriza por medio de mapas o levantamientos topográficos.

- **Suelos.** La calidad física y química de los suelos determina en alto grado la dinámica y la productividad de los ecosistemas, expresándose en su vegetación y fauna. Por consiguiente, en el análisis de hábitat es pertinente un reconocimiento edafológico.
- **Vegetación.** Los tipos de vegetación principales del área, sus características más resaltantes, ubicación espacial y extensión, según la metodología esbozada en la sección 9.4, documentada preferiblemente por un mapa.
- **Fauna silvestre.** En esta etapa inicial, el conocimiento de la fauna del área suele limitarse a la información bibliográfica, encuestas y muestreos preliminares en el campo. Además de un inventario cualitativo es importante una estimación tentativa de la abundancia de las especies clave para el manejo en la unidad. Es importante asociar, cuanto antes, la lista faunal con los tipos de vegetación o de hábitats presentes.
- **Uso de la tierra.** Los tipos e intensidad del uso de la tierra, pasado y presente, inciden profundamente sobre el hábitat de la fauna nativa. Por lo general, las opciones para producir fauna silvestre en un área dada son inversamente proporcionales a la intensidad del uso de la tierra, pero tal como asevera Leopold (1959), un buen manejo de la tierra -que conserve su capacidad productiva- es la base de un buen manejo de fauna. En consecuencia, conviene documentar todas las actividades económicas en la unidad y su zonificación, cronograma e implementación (tipos de cultivos, períodos de labranza, siembra, cosecha y barbecho, carga y rotación de pastoreo, deforestación, quema de vegetación, etc.). Esta información converge a menudo con los levantamientos de cobertura y alimento. En la etapa de evaluación,

también conviene averiguar las coincidencias y conflictos de interés entre el manejo de fauna y los demás renglones productivos.

- **Tenencia de la tierra.** El uso de la tierra está concatenado con el régimen de propiedad, sea ésta nacional, comunitaria o privada. Las opciones para el manejo de fauna y su hábitat pueden ser amplias en áreas bajo la administración directa de los servicios de fauna (refugios, reservas, cotos, etc.), pero supeditadas a la actitud y cooperación del dueño u ocupante en tierras privadas o comunales.

La tenencia de tierra se comprueba con documentos de propiedad o catastros rurales. Según la experiencia venezolana en el manejo de capibaras y caimanes para la caza comercial, los documentos de propiedad son a veces obsoletos, confusos o contradictorios, y su interpretación requiere la participación de profesionales en derecho.

- **Población humana.** La ubicación de los asentamientos humanos en la unidad de manejo y áreas aledañas, el número de habitantes, sus actividades económicas y posibles implicaciones de diversos habitantes locales en los planes de manejo de fauna

### 9.3 ASPECTOS ESPACIALES

Las especies arborícolas y voladoras utilizan un espacio tridimensional, pero por lo general la extensión de hábitats se expresa en unidades de superficie. El espacio en sí es un recurso aunque no se consume directamente. Algunas especies recorren grandes áreas o ocupan territorios exclusivos. El espacio es un criterio clave para evaluar la capacidad de áreas protegidas para mantener poblaciones viables (Thiollay 1989b, Vaughan 1983b). Sin embargo, lo esencial en el análisis espacial de hábitats es cómo se distribuyen los diferentes tipos de hábitats en un área dada.

#### 9.3.1 Variación espacial del paisaje

Casi todos los hábitats de fauna silvestre presentan una variada mezcla de parches y gradientes. Esta heterogeneidad puede considerarse como resultado de la sobreposición de la variación espacial del relieve, suelos,

microclimas y cobertura vegetal. Diferentes usos de la tierra pueden fragmentar aún más el mosaico natural, generar estadios sucesionales o borrar a la fuerza parte de la variación espacial de grandes áreas. La heterogeneidad espacial es al mismo tiempo real y relativa. El mosaico ambiental funciona como de **grano grueso** para un tipo de organismo si éste discrimina entre diferentes parches, o de **grano fino** si la especie utiliza un ambiente en sí heterogéneo como un solo espacio. De esta manera, un pastizal puede ser un solo parche para un herbívoro grande, pero para un lagarto o insecto cada macolla puede ser un parche de grano grueso.

El efecto global del hábitat sobre los organismos integra el impacto de las características propias de los parches y sus arreglos espaciales. El análisis de hábitat enfrenta este complicado panorama por etapas: 1) identificación de los tipos de hábitats, 2) delimitación de los parches de hábitat de cada tipo, 3) caracterización de los tipos de hábitats, y 4) de sus arreglos espaciales. En todo este proceso hay que tener presente si se analiza el hábitat de la fauna silvestre en general o de un grupo o especie en particular.

#### 9.3.2 Identificación de los tipos de hábitat

Los parches similares de un mosaico ambiental se ordenan en unidades que denominamos genéricamente tipos de hábitat, definidos usualmente en función del relieve, fisionomía o especies dominantes de la vegetación, usos de la tierra o etapa sucesional. Los tipos de hábitat deben ser distinguibles en el campo y en los materiales cartográficos, compatibles con las unidades de ordenamiento forestal o agraria y tener un significado biológico discreto para la fauna. La tipificación y nomenclatura popular de diferentes ambientes ofrece a menudo bases para la definición de los tipos de hábitat, pero el ordenamiento de los mismos debe adecuarse también al propósito, especies a manejar y escala del levantamiento. Por ejemplo, Agráz et al. (1990) establecieron en Mesopotamia, Argentina, 5 categorías de idoneidad de hábitat para la capibara asentadas mayormente sobre criterios hidrográficos y climáticos, mientras que Herrera (1986), trabajando con la misma especie, pero en una parcela de pocos km<sup>2</sup>, distinguió 12

tipos de hábitat sobre la base de diferencias sutiles de relieve y vegetación. De esta manera, la heterogeneidad que expresa un levantamiento depende del grado de detalle en la tipificación de los hábitats. Es, por lo tanto, subjetiva y dificulta la comparación de los resultados. Es recomendable emplear, en lo posible, clasificaciones ecológicas preestablecidas y un número reducido de categorías básicas que se pueden desglosar en subunidades para los análisis más detallados (Davis y Henderson 1977, Riney 1982, UNEP 1993).

### 9.3.3 *Uso de mapas y demás materiales cartográficos*

El uso de mapas y otros materiales que muestran la estructura espacial de grandes áreas es primordial en el manejo de fauna. Ayudan a localizar la unidad de manejo en el campo, a planificar los recorridos internos y facilitan el diseño muestral para estimar la abundancia. En materia de análisis de hábitat, los mapas constituyen tanto una herramienta básica como el producto final.

La documentación cartográfica se genera mayormente mediante técnicas de percepción remota, aplicada en este caso para caracterizar la superficie de la tierra midiendo ondas electromagnéticas emitidas o reflejadas por ésta, valiéndose de sensores distantes, ubicados usualmente a gran altura.

**A. Mapas.** En los inventarios de hábitat a gran escala, son esenciales los mapas de carácter general, topográficos o temáticos (de suelos, vegetación, uso de la tierra, etc.). A nivel de una unidad de manejo, la utilidad de tales mapas depende de su escala y resolución. Usualmente aportan datos para la ubicación, delimitación y caracterización global, pero revelan pocos detalles sobre la estructura interna de la unidad. Los mapas de fundos suelen concretarse a los límites, vialidad, hidrografía, cercas y potreros.

**B. Fotografías aéreas.** El “caballo de batalla” tradicional del análisis de hábitat son las fotografías aéreas porque están disponibles para casi todas las localidades, su capacidad de resolución es elevada y su interpretación visual resulta relativamente sencilla y barata.

Una vez establecida la ubicación y extensión de la unidad de manejo a analizar, el investigador averigua cuales son las misiones aerofotográficas disponibles y sus respectivas fechas y escalas. Conviene emplear la misión más reciente que tenga una escala cónsona con la finalidad y extensión del trabajo. Las escalas compatibles con el análisis de hábitats son del orden de 1: 50.000 a 1: 5000. Anderson et al. (1980) recomiendan usar la escala más pequeña que tenga una capacidad de resolución compatible con los objetivos del análisis. Las fotografías en infrarrojo se emplean ampliamente en el análisis de vegetación por su alta resolución (Anderson et al. 1980, Heinen y Cross 1983, Montanari 1988), pero en nuestro medio las tomas en blanco y negro suelen ser las únicas disponibles. Las tomas (fotografías aéreas individuales) que cubren el área de interés se localizan en un mapa-resumen de la misión. Existe un solapamiento de 60% entre las tomas sucesivas de una línea de vuelo y de 30% entre las líneas adyacentes. Aún así, conviene solicitar todas las tomas del área -si los recursos lo permiten-, porque la precisión de las fotografías aéreas es mejor en su parte central y el solapamiento de tomas permite su interpretación estereoscópica. La escala aerofotográfica basada sobre la distancia perpendicular entre el avión y el nivel del terreno, es aproximada; conviene verificarla comparando la misma distancia en el campo,  $D$ , y en la fotografía,  $d$  (escala = 1:  $D/d$ ).

La interpretación visual de fotografías aéreas empieza con la **detección** de estructuras parecidas por su tono, color, textura, forma y tamaño. Un examen tridimensional de áreas de solapamiento entre tomas adyacentes mediante un estereoscopio de bolsillo o de espejos (Paine 1975) facilita esta tarea, permitiendo **identificar** una parte de las líneas y parches observados. Para confirmar la identidad de todas las estructuras se recurre a la **verificación de campo**, es decir, se ubican y examinan en el campo las unidades cartográficas definidas en las fotografías. Algunas de éstas pueden ser efímeras o triviales, como las nubes o sus sombras, parches recién quemados o etapas de labranza de cultivos, extensiones de aguas someras, etc. Ciertas estructuras, tales como cercas, no son visibles en las fotografías, pero pueden detectarse a menudo por su asociación con otras: trillas del ganado a lo largo de las cercas o un tono diferente a los dos lados por una carga de pastoreo diferente.

La identificación de los tipos de hábitat y de las unidades cartográficas representa un solo proceso de integración y ajuste para lograr un balance entre la tipificación de hábitats, relevante para la fauna, y lo que discriminan las fotografías aéreas. Por ejemplo, si dos o más ambientes separables en las fotografías representan un solo tipo de hábitat para la fauna objeto del análisis, pueden ser mapeados como un solo renglón; si dos hábitats diferentes para la fauna, por ejemplo pastizal y cultivos, se ven idénticos en las fotografías, conviene discriminarlos en el campo y mapearlos aparte.

Una vez establecida la equivalencia entre los tipos de hábitats y su apariencia en las fotografías aéreas, estamos en condiciones de delimitar los parches de hábitat en la fotografía, en un mosaico construido de tomas adyacentes, o en una lámina transparente fijada sobre los materiales fotográficos. Los cuerpos de agua pueden ocupar una superficie despreciable, pero son de vital importancia para la fauna y deben figurar en el mapa de hábitats. Si los límites de la unidad no son distinguibles en las fotografías aéreas, se trazan los linderos apoyándose en los puntos de referencia, de los planos de la propiedad u otra documentación confiable.

**C. Imágenes de satélite.** La percepción remota mediante sensores ubicados en satélites orbitales han revolucionado el inventario de los recursos naturales. El vertiginoso desarrollo de esta herramienta desde los principios de los setenta ha resultado en una multitud de tecnologías cada vez más poderosas (Eden y Parry 1986, Asrar 1989, Hobbs y Mooney 1990, Wickland 1991). A continuación comentamos someramente las imágenes de satélite digitales (tipo Landsat) que son las más utilizadas en el análisis ambiental.

Éstas imágenes son captadas por barredores electro-ópticos desde satélites a cientos de kilómetros sobre la tierra y remitidas como mensajes electrónicos a estaciones receptoras terrestres. A semejanza de las aerofotografías convencionales, las imágenes de satélite captan y cuantifican las ondas reflejadas o emitidas por la superficie del globo, pero difieren de éstas porque 1) son imágenes **digitales** compuestas por una retícula de unidades llamados “*pixels*” (= *picture elements*); cada imagen

unitaria, o escena de Landsat, contiene más de 20 millones de *pixels*. Por su carácter digital, la imagen puede ser procesada por computadora, lo cual significa gran eficiencia y versatilidad. 2) Son **multiespectrales**, es decir, se registra aparte la reflectancia en varias longitudes de onda, que pueden combinarse de diversas maneras en el procesamiento computarizado, lo cual aumenta aun más la capacidad de la técnica para discriminar diferentes estructuras. 3) Son **repetidas** cada vez que la órbita del satélite vuelve a pasar por el mismo lugar, lo cual permite una documentación actualizada y un estrecho seguimiento de los cambios temporales (Hodgson et al. 1988, Rodríguez-Bejarano 1991). 4) Son **macroimágenes** captadas a gran altura a pequeña escala, y por eso constituyen la herramienta por excelencia para el reconocimiento de grandes superficies. Una imagen de Landsat cubre un área de  $185 \times 185$  km, se visualiza originalmente a escalas desde 1: 1000.000 hasta 1: 250.000, y cada *pixel* equivale a una extensión terrestre aproximada de 0,5 ha (Green et al. 1987), pero los formatos de diferentes sistemas varían según sus propósitos específicos.

A pesar de las ventajas de ésta tecnología, su aplicación para el análisis de hábitat de la fauna silvestre aún es incipiente en nuestro medio. El costo de las imágenes es elevado y su procesamiento digital requiere amplias facilidades computacionales. La escala original de las imágenes y el tamaño del *pixel* en el terreno pueden ser incompatibles con el nivel de resolución deseable a microescala. Las computadoras ordinarias no tienen la capacidad de trabajar simultáneamente con todos los *pixels* de un sector extenso, por lo cual se muestrea cada tantos *pixels* por fila y columna, lo cual aumenta aún más el tamaño del grano. Además, cada *pixel* mide simplemente la reflectancia promedio de una parcela en el campo. La computadora ordena los *pixels* de reflectancia similar en grupos por medio de operaciones automáticas o dirigidas por el investigador, y muestra su configuración espacial en el monitor. El investigador debe averiguar qué representan en el campo los parches creados (verificación de campo) y ordenar la base de datos de tal manera que la imagen discrimine los tipos de hábitat relevantes para la fauna. Green et al. (1987) resume la aplicación de esta técnica, con énfasis en humedales.

**D. Imágenes de radar.** Estas imágenes son producto de la percepción activa. El dispositivo, aerotransportado u orbital, consta de un emisor de ondas electromagnéticas y de un sensor que registra sus reflejos de la superficie terrestre, por lo cual la técnica, a diferencia de la percepción remota pasiva (fotográfica o digital), es independiente de la hora del día y nubosidad. Tiene gran resolución para el relieve, hidrografía y textura del terreno y pueden caracterizar incluso la estructura vertical de la vegetación. Las imágenes de radar se utilizan ampliamente en el macroinventario ambiental, tales como los RADAMBRASIL de Brasil, ONERN del Perú y CVG-TECMIN del sur de Venezuela. El desarrollo reciente de técnicas multiespectrales, digitales y de grano fino abren excelentes perspectivas para el análisis de hábitats a cualquier escala (Ustin et al. 1991).

**E. Sistemas de Información Geográfica.** Una amplia consulta de datos recabados con otros fines (geomorfológicos, mineros, edafológicos, agropecuarios, forestales, climatológicos, de ordenamiento territorial, etc.) ahorra tiempo y dinero en el análisis de hábitats y consolida los nexos interdisciplinarios. El surgimiento de Sistemas de Información Geográfica (SIG) facilita en gran medida esta tarea. “Un SIG es un sistema diseñado para almacenar, procesar y mostrar en forma gráfica computarizada datos de naturaleza espacial” (March y Midence 1989). Es un banco de datos organizado por coordenadas geográficas de tal forma que al indicar la ubicación de un área o parámetro ambiental de interés, la computadora suministra información gráfica, numérica o descriptiva sobre la misma. Los SIG se emplean en el ordenamiento territorial basándose sobre el principio de uso múltiple de la tierra. En consecuencia, la compatibilidad entre el ordenamiento jerárquico de los tipos de hábitats y las clasificaciones de suelos, relieve, clima, vegetación, uso de la tierra, etc. incrementa el valor agregado de esta herramienta en el estudio de los hábitats de la fauna silvestre (Davis y Henderson 1977).

### ***9.3.4 Extensión y continuidad de hábitats***

Una vez delimitados los parches de diferentes tipos de hábitat en el mapa de la unidad de manejo, se pueden medir las superficies respectivas con un planímetro, papel milimetrado u otra cuadrícula transparente, cortando y

pesando con una balanza de precisión los parches recortados y transformando los pesos en superficies o usando programas de digitalización. A veces se distinguen varios tipos de hábitat en el área, pero no es factible trazar sus límites. En tales casos, la fracción o el área de cada tipo de hábitat se puede estimar distribuyendo al azar un conjunto de puntos sobre la fotografía aérea de la unidad de manejo e identificando el tipo de hábitat que corresponde a cada punto. La fracción de cada tipo de hábitat es proporcional a la fracción de puntos que caen en tales hábitats (Marcum y Loftsgaarden 1980). Si se conduce un análisis digital, la computadora suministra la extensión de diferentes tipos de parches.

La extensión total de cada tipo de hábitat brinda la primera aproximación sobre la idoneidad de la unidad de manejo para determinados grupos o especies. Por ejemplo, la extensión de humedales debe ser proporcional a la vocación de un área para los patos y aves zancudas, que se trasladan sin problemas de un parche a otro. Sin embargo, en muchos casos el valor del hábitat depende más de los arreglos espaciales de diversos tipos de hábitat que de la sumatoria de sus superficies. El tamaño de los parches y su continuidad en el espacio, es fundamental para las especies que se portan como especialistas de hábitat. Las especies propias de selvas primarias en particular requieren a menudo grandes áreas continuas de selvas intactas o poco alteradas. Por ejemplo, las manadas del pecarí mayor requiere una extensión continua de por lo menos 100 km<sup>2</sup> (Kiltie 1985). Los tipos de hábitat que se presentan en forma de franjas largas y estrechas, tales como serranías o ríos y sus respectivas selvas de galería, pueden actuar como **corredores** entre los parches y aumentan así la continuidad de los mismos. El corredor biológico se define como un elemento lineal del paisaje que favorece la sobrevivencia y movilidad de los animales (Rosenberg et al. 1995). La continuidad amerita una alta prioridad en el análisis de los hábitats fragmentados por diversas obras y en el diseño de sistemas de áreas silvestres protegidas (Vega, 1994, Yerena 1994).

### ***9.3.5 Análisis de mosaicos de hábitats***

Así como la continuidad es un atributo de gran interés en muchos ecosistemas primarios, la heterogeneidad espacial de los mosaicos naturales o antrópicos puede ser relevante

para su fauna. Se disponen de varios enfoques y criterios para analizar la estructura espacial de los hábitats.

**A. Diversidad.** La diversidad de hábitats es el resultado del número de tipos de hábitats presentes en un área, al igual que la diversidad de una comunidad se calcula de la riqueza de especies y del número de individuos por especie. Los índices de diversidad permiten comparaciones entre áreas siempre y cuando se emplee la misma tipificación de hábitats. Entre los múltiples índices disponibles se recomiendan los números de Hill (1973):

$$N_1 = \exp.\sum(p_i)(\log p_i) \quad (9.1)$$

$$N_2 = 1/\sum p_i^2 \quad (9.2)$$

donde  $p$  es la fracción del ítem  $i$  del total, por ejemplo, el número de parches de tipo  $i$  del número total de parches. A mayor diversidad de hábitats se puede esperar una mayor variedad faunística, más específicamente, una mayor diversidad  $\beta$ . Por lo tanto, la diversidad de hábitats puede ser un atributo digno de atención si el objetivo de manejo es maximizar la variedad de especies presentes.

**B. Efecto de borde.** El impacto ecológico de los límites, ecotonos o fajas de transición entre dos tipos de hábitat sobre las poblaciones animales se conoce como el efecto de borde. Un individuo ubicado en un borde cuenta con un acceso simultáneo a dos tipos de hábitat, y el ecotono puede ofrecerle un parche distinto y más idóneo que los tipos de hábitat colindantes (Leopold 1933). Este último efecto puede ser nulo en bordes abruptos y lineales, pero aumenta en función de su ancho y suavidad (Giles 1978), como una franja arbustiva entre un bosque y campo abierto. El efecto de borde depende también del tipo y extensión de los hábitats colindantes. Si ambos forman parte del hábitat del animal, el beneficio puede ser apreciable, tal como sugiere la concentración de la fauna de humedales en las orillas. En el caso contrario, el borde puede actuar como una barrera. De esta manera, se puede esperar que el efecto de borde sea positivo para las especies que precisan más de un tipo de hábitat. En tal caso, la idoneidad del hábitat puede ser proporcional a la abundancia de los bordes. Esta depende del tamaño y forma de los parches y puede expresarse por la razón

“km de bordes/km<sup>2</sup> de terreno” (Giles 1978, Riney 1982). Patton (1975) cuantifica el borde con un índice de “diversidad”  $DI$  que compara el perímetro total del parche  $PT$  con el de un círculo de la misma área  $A$  utilizando la fórmula  $DI = PT/2\sqrt{A \cdot \pi}$ . La cantidad de bordes se puede estimar también trazando líneas sobre el mapa o fotografía aérea de la unidad, contando los bordes interceptados por las líneas y calculando el número promedio de cambios de tipo de hábitat por km. Schuerholz (1974) recomienda un diseño radial de las líneas, que resulta en mayor correlación con la longitud de los bordes. En casos específicos, se puede comparar la calidad de diferentes áreas multiplicando la longitud de diferentes tipos de bordes, tales como sabana-laguna, sabana-matorral, sabana-bosque, etc., por un factor de ponderación, según el presunto valor de cada tipo de borde para una determinada población.

En contraste con el efecto benigno de los bordes sobre la fauna de áreas abiertas o sucesionales, el mismo efecto acentúa el impacto negativo de la fragmentación del hábitat sobre la fauna silvícola especializada. La alteración de la vegetación, el microclima y la misma fauna penetra los parches boscosos a una distancia perpendicular  $d$  desde el límite de deforestación. En consecuencia, el hábitat apto para la fauna primaria se reduce a un área nuclear del fragmento, rodeada por una franja boscosa alterada y desfavorable. Cuando el diámetro menor del parche es menor a  $2d$ , todo el parche se convierte en borde (Lovejoy et al. 1986, Laurance y Yensen 1991). Estos autores derivan una serie de fórmulas para calcular el área nuclear a partir del tamaño y forma del fragmento y los valores empíricos de  $d$ . También puede presentarse un drenaje constante de individuos, proporcional al cociente perímetro/área, por la dispersión hacia un entorno desfavorable, que deprime la viabilidad poblacional (Lande 1988).

**C. Entremezcla.** Este término se refiere al arreglo espacial y tamaño de diferentes tipos de parches, que puede variar desde uno o pocos bloques grandes de cada tipo (bajo nivel de entremezcla) hasta muchos parches pequeños de cada tipo, distribuidos de una manera uniforme o azarosa (alto nivel de entremezcla). Esta última condición puede favorecer ciertas especies, tal como

estipula la “ley” de entremezcla (*interspersión* en inglés) de Leopold (1933): “La densidad potencial de la fauna de poca movilidad que requiere más de dos tipos de hábitats es, dentro de los límites ordinarios, proporcional a la suma de los perímetros de tales tipos de hábitats”. Riney (1982), basándose en experiencias sobre ungulados africanos, reformula este principio: “Las áreas de vivienda de una especie herbívora disminuyen y la capacidad de carga del terreno incrementa a medida que aumenta la entremezcla de los parches de hábitat”.

La entremezcla se emplea a menudo como un atributo descriptivo y no existe un método universal para cuantificarla. Lo más sencillo es estimar del mapa o de la fotografía aérea de la unidad de manejo el número promedio de parches por unidad de superficie (Riney 1982). Una técnica más elaborada es digitalizar el mapa o la fotografía aérea de la unidad sobreponiéndole una cuadrícula transparente. El tipo predominante de hábitat en cada cuadro se identifica con una letra. Cada cuadro está en contacto con 8 adyacentes, incluyendo los de las esquinas. Para cada cuadro se estima un índice de entremezcla, que varía de 0 a 1, dividiendo entre 8 el número de cuadros colindantes que presentan un tipo de hábitat distinto del cuadro central. El promedio de estos índices cuantifica la entremezcla global de la unidad. La cuadrícula con los índices por cuadro describe también la variación espacial de la entremezcla (Heinen y Cross 1983). La aptitud de esta técnica depende de la selección de un tamaño de cuadro compatible con la extensión promedio de los parches.

**D. Yuxtaposición.** La entremezcla y el efecto de borde son dos enfoques para caracterizar esencialmente un solo atributo real y convergen en la yuxtaposición, que se define como la proximidad de diferentes tipos de hábitats que una especie requiere durante el ciclo anual (Giles 1978). Esta noción se desprende del ejemplo clásico de Leopold (1933) sobre perdices norteamericanas. Su hábitat óptimo debe incluir parches de bosque, matorral, pastizal y cultivos, así que las bandadas se ubican en los sitios donde estos cuatro tipos de hábitat están en contacto. Herrera (1986) constató lo mismo para capibaras en una sabana venezolana. Prácticamente todos los territorios incluían los cuatro tipos esenciales de hábitat: laguna, bajío, banco de gramíneas bajas y banco arbustivo o de

gramíneas altas. Es obvio que a medida que los tipos de hábitat vitales para una especie sean más distantes, las áreas de vivienda sean más grandes, hasta que la especie desaparece cuando el costo de traslado entre los parches excede los beneficios. A diferencia de la entremezcla -que describe los patrones espaciales en sí, tratando por igual los diferentes tipos de parches-, la yuxtaposición evalúa la idoneidad del hábitat para una determinada población discriminando los tipos de hábitat que ésta requiere.

Una forma empírica para cuantificar la yuxtaposición es localizar en el mapa de hábitats los sitios donde un círculo proporcional al tamaño del área de vivienda encierra los tipos de hábitat claves para una especie. El método digital de Heinen y Cross (1983), esbozado en entremezcla, permite calcular también un índice de yuxtaposición, como la sumatoria de la cantidad y calidad de diferentes tipos de cambios de hábitat respecto al cuadro central, dividida entre 12, para que el índice varíe entre 0 y 1. La cantidad es la suma de los cambios puntuales (por las esquinas) y lineales de cada tipo, estos últimos multiplicados por 2; la calidad es un factor de ponderación entre 0 y 1, según el valor estimado de cada tipo de contacto entre hábitats para la especie. Asimismo, el análisis computacional de las imágenes digitales ofrece una poderosa herramienta para cuantificar la yuxtaposición (Hodgson et al. 1988), entre otros.

Es ilusorio pensar que un análisis rutinario de hábitats pueda abordar a profundidad las diferentes concepciones de su arreglo espacial. En la práctica, conviene escoger el enfoque más cónsono con los requerimientos de las especies clave y/o el objetivo del manejo. La continuidad puede ser el criterio más útil para las especies de grandes espacios homogéneos, el efecto de borde para las de la interfase tierra-agua, campo-bosque, etc. y la yuxtaposición para las que precisan simultáneamente varios tipos de hábitat. La diversidad y entremezcla permiten un análisis espacial sin parcializarse en determinados renglones faunísticos.

## 9.4 COBERTURA

Después de dilucidar los aspectos espaciales, se procede a caracterizar los tipos de hábitat y su significado para la

fauna. La tipificación de los hábitats se fundamenta principalmente en la vegetación. Ésta integra los efectos locales (suelo, relieve, perturbaciones diversas) y globales (macroclima), permite distinguir áreas de los materiales cartográficos y suministra a la fauna dos requerimientos básicos: alimento y cobertura. La cobertura se define usualmente como la parte de la superficie terrestre cubierta por la proyección vertical de las plantas (Gysel y Lyon 1980). Empero, en el manejo de la fauna silvestre y su hábitat, la cobertura se conceptúa ante todo como un factor del hábitat que **alberga** a los animales y los **resguarda de extremos climáticos y depredadores**, incluyendo el hombre. El efecto atenuante de la cobertura sobre el microclima es importante para la fauna silvestre en las regiones frías y templadas en invierno (Moen 1973), pero es digno de atención también en el trópico, donde evita la radiación, calor o desecamiento excesivos. Los accidentes del relieve, cuevas, agua, nieve, etc. pueden actuar como cobertura, pero si no se indica lo contrario, el término se refiere a la vegetación. Ésta adquiere un valor adicional para la fauna arborícola que la utiliza también como sustrato. Es prácticamente universal la afinidad entre las especies de vertebrados terrestres y determinados tipos de cobertura vegetal (especificidad de hábitat), aunque no se conocen siempre los mecanismos que la determinan.

### 9.4.1 Comunidades vegetales

Una comunidad se define como un conjunto de poblaciones coexistentes en el tiempo y el espacio (Margalef 1962, Begon et al. 1990), pero una comunidad natural no es cualquier agrupación de especies. La misma coexistencia implica que las poblaciones comparten un ambiente físico similar y que interactúan, en mayor o menor grado, unas con otras, lo cual puede conducir, con el tiempo, a una estructura comunitaria definida. Al igual que las poblaciones, las comunidades son entes naturales, pero su escala espacial se define a menudo según el objetivo o enfoque del estudio. La selva amazónica encaja en la definición de comunidad, al igual que un conjunto de insectos que habitan una bosta de vaca. La comunidad abarca todas las poblaciones presentes, pero en la práctica su estudio suele orientarse a un subconjunto, tales como la comunidad de aves, insectos o plantas. Dada la estrecha relación entre la cobertura vegetal y la fauna silvestre, la

clasificación de hábitats concuerda, con frecuencia, con los tipos de comunidades. Esto es ventajoso porque existe información previa sobre tales comunidades, lo que facilita la caracterización de los hábitats. Asimismo, los levantamientos de hábitats, sustentados en una clasificación reconocida, son más comparables con otros estudios y generalizables a extensas áreas.

Existen muchos sistemas de ordenamiento de comunidades vegetales en América Latina. Los de mayor alcance geográfico son bioclimáticos (en escala latitudinal y altitudinal) y documentados a menudo por mapas: Holdridge (1947) y sus numerosas aplicaciones por países, América del Sur (Hueck y Seibert 1972, UNESCO 1981), sabanas neotropicales (Sarmiento y Monasterio 1975) y la Región Neotropical (Dinerstein et al. 1995). Las clasificaciones fisionómicas de vegetación de América del Sur (Beard 1944), el cerrado (Eiten 1982) o de carácter regional que incorporan a menudo criterios florísticos (Morelo y Adámoli 1974, Prance 1979, Klinge et al. 1990, Huber y Alarcón 1988) son útiles para el análisis de la cobertura a escala local.

### 9.4.2 Sucesión

Las clasificaciones antes señaladas se refieren a las comunidades maduras que han alcanzado una estructura florística y fisionómica propia como resultado de un proceso denominado **sucesión** y definido como el patrón direccional y continuo (no estacional) de colonización y extinción de poblaciones en un lugar (Begon et al. 1990). Una comunidad se establece (sucesión primaria) o se reconstruye después de una perturbación (sucesión secundaria) por etapas secuenciales de colonización, dominancia y eliminación de especies y puede culminar en un estado relativamente estable, llamado **clímax**, cuando los individuos que se mueren son reemplazados mayormente por conoespecíficos. La tendencia general de la sucesión terrestre va de lo simple y transitorio hacia lo más estructurado y perdurable, y las etapas sucesivas o comunidades serales se distinguen a menudo por sus plantas dominantes, como hierbas anuales, gramíneas perennes, arbustos, árboles pioneros y árboles de bosque maduro. El avance y el resultado final de la sucesión dependen del elenco de especies presentes, de las



condiciones del lugar (clima, relieve, suelo) y de los alcances de la intervención. Pueden ser, hasta cierto punto, **predecibles**, así que la comunidad afectada tiende a recuperar su estructura anterior (Odum 1969, Connell y Slatyer 1977, Bazzaz y Pickett 1980, Ewel 1980, Pickett et al. 1987). Si la intervención es continua (por ejemplo, sobrepastoreo), recurrente (quemadas) o irreversible (pérdida de suelos por erosión) surge un subclímax distinto de la comunidad original. Este deterioro progresivo del hábitat se denomina **regresión** (Riney 1982). En muchas comunidades dinámicas, como sabanas y humedales, prevalecen siempre las primeras etapas sucesionales, sin un equilibrio perdurable, por la alternancia y/o solapamiento de perturbación y sucesión.

La sucesión es un proceso ecológico complejo y la teoría pertinente al tema, desarrollada mayormente en latitudes templadas, no siempre se ajusta a los escenarios tropicales. Sin embargo, su comprensión, aunque somera, es vital para el manejo de fauna. Es particularmente relevante en áreas sometidas a usos intensivos, y que son los campos de batalla entre las acciones que retienen el hábitat en las etapas pioneras y la sucesión que avanza hacia la comunidad natural compatible con el clima, los suelos y el relieve del lugar. En tales casos, los hábitats se pueden ordenar en una matriz de tipos de comunidades y de sus respectivas etapas sucesionales. Las etapas serales de una misma comunidad pueden brindar una cobertura muy distinta y de hecho se comportan como hábitats diferentes en un momento dado. Al avanzar la sucesión la cobertura cambia desde un barbecho abierto a un matorral al cabo de pocos años y más tarde posiblemente a un bosque. A medida que se conoce la cronología de la sucesión y los alcances de las probables intervenciones, se puede predecir la configuración de los hábitats en un área dada con el paso del tiempo y manejar la sucesión.

### 9.4.3 *Estimación de cobertura*

En levantamiento preliminar de cobertura puede bastar con la asignación de tipos de hábitat en las comunidades vegetales y sus etapas sucesionales, especialmente si tales renglones están bien documentados por estudios previos. En caso contrario, frecuente en nuestro medio, hay que estimar la cobertura en el campo. Conviene iniciar esta

tarea planteando preguntas como ¿Cuáles son los datos o medidas realmente necesarios? y ¿Cuál es el método más indicado para recabar esta información?

La cobertura que brinda la vegetación a la fauna depende de su **fisionomía** en los planos horizontal (densidad poblacional, porcentaje de cobertura, área basal o biomasa) y vertical (estratificación, altura y obstrucción visual). Algunos animales requieren estructuras específicas, tales como árboles huecos para nidificar, troncos caídos en el sotobosque o perchas. Una caracterización **florística** es opcional pero deseable porque algunas especies son dominantes y/o indicadoras de la comunidad y la etapa sucesional y presentan una fisionomía particular. También producen alimentos para la fauna, por lo cual el mismo levantamiento aportaría datos sobre cobertura y alimento. Sin embargo, la identificación de las especies vegetales puede acarrear dificultades insuperables en el levantamiento rutinario de las comunidades tropicales de alta diversidad, aún con la ayuda de lugareños expertos, quienes a menudo conocen bien la flora local -especialmente árboles- por sus nombres vernáculos. Es recomendable decidir de antemano hasta qué punto se precisa o se justifica un análisis florístico. Conviene también completar el levantamiento con observaciones **fenológicas** (plantas verdes o secas, con o sin hojas, floreciendo o fructificando). La selección de atributos a estimar debe guardar relación con el objetivo y las especies claves. Así, para los primates es fundamental la arquitectura del estrato arbóreo (NRC 1981) mientras que la cobertura del sotobosque puede ser prioritaria para armadillos, conejos o tinámidos. La cobertura puede presentar drásticos cambios estacionales y ser limitante por escasez o exceso en períodos de sequía, inundación o reproducción. Fotografías tomadas desde el mismo punto en épocas contrastantes pueden ilustrar bien las variaciones estacionales de los hábitats.

El análisis de cobertura emplea métodos de ecología vegetal, documentados con textos especializados (Mueller-Dumbois y Ellenberg 1974, Orloci 1978, Greig-Smith 1983). Las metodologías referidas son, ante todo, fitosociológicas, buscan respuestas a preguntas distintas que la simple descripción de cobertura y pueden exigir un esfuerzo que excede el tiempo y los fondos disponibles.

Por eso apenas reseñamos aquí las aplicaciones más sencillas.

La caracterización de la vegetación emplea métodos de muestreo; para ser representativa de un tipo de hábitat requiere el diseño muestral respectivo (ver 5.4.1). El análisis de cobertura de una unidad de manejo consiste en un muestreo estratificado, porque se examina por separado cada tipo de hábitat.

**A. Estratos.** La cobertura es tridimensional con uno o más estratos verticales que se analizan usualmente por separado. Por eso, la tarea inicial suele ser la definición de los estratos. A menudo el estrato **herbáceo** (gramíneas y otras plantas bajas no leñosas), el **arbustivo** y uno o más estratos **arbóreos** son discretos, pero a veces resulta forzado ajustar las múltiples formas de vida del trópico en este esquema. Criterios adicionales, tales como la altura o el diámetro, pueden reforzar la separación de los estratos. Se clasifican así como árboles las plantas leñosas de 4,5 m o más de altura (Gysel y Lyon 1980) ó 10 cm o más de diámetro a la altura del pecho (140 cm) (Huber 1986, Gentry 1988), pero no existe una altura fija para separar los estratos herbáceo y arbustivo. En el momento que el investigador establece los criterios sobre los estratos conviene considerar, además del aspecto de la vegetación, la estatura y ubicación vertical de las especies faunísticas clave, porque el análisis pretende caracterizar precisamente la cobertura con que cuentan éstas.

**B. Muestreo por parcelas.** El método básico para la evaluación de la vegetación es el muestreo por parcelas, previo diseño muestral pertinente. Las parcelas pueden ser cuadradas, rectangulares o circulares y su tamaño debe ser proporcional a la estatura y densidad de las plantas del estrato. Para muestrear árboles se emplean parcelas en el orden de los 10 × 10 m ó más, para arbustos, parcelas medianas, por ejemplo, 4 × 4 m y para el estrato herbáceo áreas menores, usualmente de 1 × 1 m; si el estrato es muy heterogéneo o compuesto de grandes macollas, conviene un tamaño de parcela mayor. Hay varias opciones para cuantificar la cobertura y composición de la capa vegetal.

- **Densidad.** Se cuentan e identifican, en lo posible, las plantas de una especie por estrato en la parcela y se

divide el número de individuos entre el área; este criterio presupone plantas en forma de individuos discretos.

- **Cobertura** (fracción o porcentaje). Para el estrato herbáceo, lo más sencillo es estimar visualmente la fracción de la superficie cubierta por diferentes especies (o el estrato en su conjunto) en cada parcela. La cobertura de estratos leñosos es la sumatoria de la proyección horizontal de sus copas dividido entre el tamaño de la parcela. Para estimar la proyección de la copa se mide su diámetro horizontal mayor,  $d_1$ , y menor,  $d_2$ , y se calcula el área cubierta =  $d_1 \cdot d_2 \cdot 0,785$  (Gysel y Lyon 1980). La fracción del sotobosque bajo sombra con el sol vertical del mediodía puede expresar también la cobertura arbórea.

- **Área basal.** Este criterio de corte forestal se aplica ante todo para el estrato arbóreo. Se mide el diámetro o la circunferencia del fuste a la altura del pecho (DAP) y se calcula el área del círculo respectivo. Después se calcula el área basal promedio por árbol y se la multiplica por el número de árboles para obtener el área basal por parcela. El área basal ofrece también un criterio de la cobertura de gramíneas de macolla. Su diámetro se mide al ras del suelo y el área basal se calcula igual que para los árboles.

- **Biomasa.** La biomasa es la cantidad de materia vegetal (usualmente aérea, excluyendo la parte subterránea) y se expresa en peso seco o energía (calorías, joules) por unidad de superficie. Esta medida se aplica ante todo para el estrato herbáceo, recortando la vegetación al ras del suelo y secando y pesando las muestras. La biomasa herbácea cuantifica básicamente el forraje disponible para los herbívoros pastadores, pero puede proporcionar, al mismo tiempo, un buen índice de cobertura.

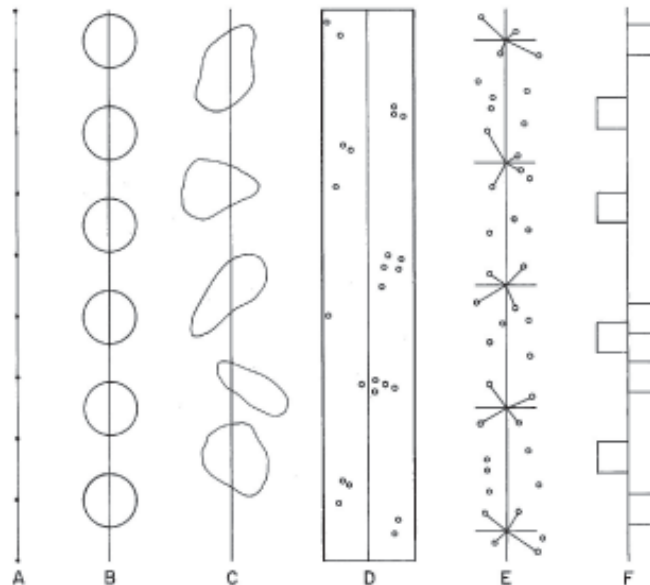
**C. Transectos.** El muestreo por transectos es versátil y eficiente para el levantamiento de la cobertura en áreas extensas y es particularmente útil para el análisis de gradientes ambientales. La versión más sencilla es el **transecto de puntos** (Riney 1982): El investigador camina en línea recta, orientándose con una brújula. A cada tantos pasos se para y anota la presencia y el tipo de la cobertura herbácea, arbustiva y arbórea en un punto y su proyección vertical que coincide con una marca en la punta del zapato del investigador (Fig. 9.1, A), de tal

manera que cada punto es una muestra de presencia o ausencia. Así se acumulan cientos de puntos en corto tiempo para calcular la fracción de cobertura por cada estrato (frecuencia de puntos positivos por estrato). Una versión más elaborada, sugerida por el mismo autor, es examinar una muestra circular alrededor de cada punto (Fig 9.1, B), es decir un muestreo por parcelas a lo largo de una línea.

La técnica de **línea de intersección** se presta para estimar la fracción del terreno cubierto por copas de arbustos, árboles o parches discretos de la vegetación herbácea (Canfield 1941, Eberhardt 1978a). Se extiende una cinta métrica o un cordel de longitud conocida  $L$  perfectamente recta sobre el terreno. Se mide la longitud de los sectores de la cinta que interceptan la cobertura  $l_i$  (Fig. 9.1, C); la cobertura por estrato se calcula como  $(\sum l_i)/L$ . Cada línea es una muestra, por lo cual una medición confiable de la cobertura requiere varias réplicas.

El **transecto de banda** (Fig. 9.1, D) es eficiente para estimar la densidad de la vegetación leñosa rala, por ejemplo, en sabanas arboladas (ver 5.4.3). La versión más simple del método para estimar la densidad del estrato arbóreo en bosques consiste en caminar en línea recta con los brazos extendidos hacia los lados (= ancho de banda) midiendo la longitud  $L$  por pasos, y contando el número de árboles dentro de la banda (Penfound y Rice 1957).

**D. El punto cuadrante.** Este método es una versión más elaborada del muestro sistemático de puntos a lo largo de una línea, que viene empleándose en la estimación de la cobertura leñosa desde el siglo pasado (Cottam y Curtis 1956). El área circundante de cada punto se divide en cuadrantes por medio de una recta perpendicular a la línea base (Fig. 9.1, E). Se mide la distancia entre el punto central y el árbol más cercano en cada cuadrante. El promedio de las cuatro distancias es un estimador de  $M$ ;



**Figura 9.1.** Opciones para muestrear la cobertura vegetal mediante transectos: A puntos equidistantes sobre una recta, B parcelas circulares a lo largo de un recta, C línea interceptada por parches de cobertura, D transecto de banda, E, línea punto cuadrante y F cuadratas aleatorias a lo largo de una recta.

$M^2$  es el área media por árbol y el recíproco de la densidad poblacional. Si la distancia promedio resulta por ejemplo 4 m, el área media es de 16 m<sup>2</sup> y la densidad poblacional 1/16 m<sup>2</sup> ó 325 árboles por ha. Midiendo además el DAP y el área de la copa de los cuatro árboles registrados se puede calcular el área basal y la cobertura por estrato. El método es eficiente para cuantificar la cobertura arbórea (Cottam y Curtis 1956, NRC 1981), pero sesgado si la disposición espacial de las plantas es marcadamente agregada. Por eso no es recomendable para los estratos herbáceo o arbustivo que aparecen con frecuencia como parches (Gysel y Lyon 1980). A menudo, resulta más práctico el levantamiento del estrato arbóreo por el punto cuadrante y el arbustivo y herbáceo por parcelas a lo largo de la misma línea (Fig. 9.1, F)

**E. Altura y perfil.** En el muestreo de cobertura por parcelas o transectos se mide directamente la altura de los estratos herbáceo y arbustivo. La altura de los árboles se estima usando como escala una vara de longitud conocida o con un hipsómetro o clinómetro. En el último caso se mide el ángulo  $\alpha$  al punto más alto de la copa desde una distancia horizontal conocida  $d$  y se calcula la altura  $a = d \text{ tang } \alpha$ .

La arquitectura vertical de las selvas tropicales varía según el tipo de comunidad y constituye un factor de hábitat importante, especialmente para la fauna arborícola. A veces se distinguen estratos arbóreos más o menos discretos, pero otras la cobertura vertical es tan continua o irregular que su separación por estratos resulta artificial. En las selvas tropicales húmedas se destaca usualmente un estrato discontinuo de árboles emergentes (estrato A de Richards 1952), seguido por el dosel dominante y continuo (estrato B) y un conjunto disperso de árboles más bajos en la sombra del estrato B, con o sin una estratificación definida. La abundancia y ubicación de lianas y epífitas complica aún más la arquitectura de estos bosques.

El análisis cuantitativo de la estructura tridimensional de las selvas tropicales es complicado (Hallé et al. 1978). Como instrumento descriptivo se emplean **diagramas de perfil**: Se mide en el campo una parcela larga y estrecha -NRC (1981) recomienda 10 × 90 m para analizar el

hábitat de primates- y se dibujan a escala, lo más preciso posible, los perfiles de los árboles presentes, identificándolos por sus nombres. Cada perfil es apenas un ejemplo de la estructura vertical; si se muestrea un conjunto de tales perfiles, se puede aproximar cuantitativamente la distribución y continuidad de la cobertura con la altura.

**F. Obstrucción visual horizontal.** La cobertura herbácea y arbustiva brinda una protección visual contra los depredadores terrestres o bien permite que el depredador se acerque sin ser visto. La obstrucción visual se cuantifica por medio de una tabla dividida en sectores transversales y contrastantes o una pantalla cuadrículada. Una persona sostiene el dispositivo a una distancia fija del punto donde otra registra los cuadros o sectores tapados por la vegetación (Gysel y Lyon 1980). Repitiendo tal registro de cada punto de un muestreo por punto cuadrante, por ejemplo, se estima la fracción de la obstrucción visual en función de la altura. Si la evaluación se realiza considerando un cierto tipo de animal, puede ser buena idea hacer las observaciones desde la misma altura desde la cual el animal visualiza sus alrededores.

## 9.5 ALIMENTO

Para prosperar en un hábitat, una población precisa tanto de la cobertura como del alimento, coexistentes o ubicados en parches aledaños. Asimismo, la evaluación del alimento se solapa con el levantamiento de la cobertura. Sin embargo, toda estructura vegetal, viva y muerta, forma parte de la cobertura y salta a la vista, mientras que los renglones alimentarios pueden ser más escasos y ocultos. Su estudio involucra a menudo una búsqueda activa y tiende a ser más evaluativa porque se realiza considerando el tipo de consumidor. En el caso de los pastadores, el levantamiento concierne al estrato herbáceo, tratándose de ramoneadores el arbustivo y de frugívoros el arbóreo. El alimento se puede cuantificar en términos de **producción** (tasa de cambio de biomasa por unidad de tiempo y espacio), **existencia o abundancia** (cantidad presente en un momento dado por unidad de área), **disponibilidad** (cantidad instantánea al alcance efectivo de un cierto tipo de animal por unidad de área) y **utilización**, es decir, la tasa de consumo de un renglón durante un lapso de tiempo

por unidad de espacio. Este último constituye la interfase entre el alimento como un recurso ambiental y la energética poblacional.

El alimento está usualmente disperso en el espacio y presenta cambios estacionales drásticos en calidad y/o cantidad. Esto sugiere un seguimiento periódico de la oferta de alimentos, con una atención particular en los **períodos críticos**, cuando la escasez de alimentos puede actuar como cuello de botella. Los animales silvestres y domésticos se abastecen de lo que brindan sus hábitats, por lo cual la producción animal y el manejo de fauna comparten el interés en los recursos alimentarios y emplean métodos similares para cuantificarlos. Las dos disciplinas convergen, de hecho, en los estudios de la demanda y la posible competencia forrajera entre poblaciones silvestres y domésticas (Escobar y González Jiménez 1976, González Jiménez 1977, Raedeke 1980). Estos estudios son importantes, porque los ungulados domésticos suelen alcanzar densidades poblacionales superiores a las de los herbívoros nativos y ejercer un efecto determinante sobre la disponibilidad de diversos alimentos.

### 9.5.1 Pastos

El pastador vive “sobre” su alimento, es decir, el alimento disponible asemeja a la cantidad existente en el estrato herbáceo, a menos que cercas, otras barreras, la distancia al abrevadero, etc. limiten su utilización. La abundancia del forraje se cuantifica, por lo general, con el **método de cosecha** periódica del estrato herbáceo en parcelas muestrales que estima su fitomasa total por unidad de área. Sin embargo, los animales suelen seleccionar ciertas especies, partes de plantas y etapas fenológicas. Suponiendo que se conocen los hábitos forrajeros del pastador, la **disponibilidad del alimento efectivo** se estima separando las muestras recortadas por especie y parte de la planta, pesando aparte cada fracción y sumando las que son realmente consumidas (Ojasti 1978, Daniëls 1987). Riney (1982) sugiere un índice de disponibilidad que se obtiene multiplicando la fracción del área basal de gramíneas por su altura promedio. Esta técnica evita el recorte, transporte y procesamiento de las muestras y los gastos correspondientes, deja intacta la vegetación y puede ser calibrada con la biomasa absoluta.

La forma más sencilla de estimar la **producción anual** del estrato herbáceo, es decir, su tasa de producción primaria aérea neta *PPN*, es muestrear la biomasa acumulada al final del período de crecimiento, especialmente en el caso de las plantas anuales. Esta técnica subestima la producción porque la muerte, descomposición y consumo de la materia vegetal reducen la fitomasa durante el período de crecimiento. Un muestreo periódico de la fitomasa permite un estimador más confiable de *PPN*, aplicando el método de Wiegert y Evans (1964) o sus versiones más elaboradas (Lomnicki et al. 1968, Bulla et al. 1981, en conformidad con la ecuación

$$PPN = \Delta V + \Delta M + [(M_t + M_{t+1})/2]d \quad (9.3)$$

donde  $\Delta V$  es el cambio de la biomasa verde en el intervalo muestral  $t, t+1$ ,  $\Delta M$  el cambio de fitomasa muerta,  $M_t$  y  $M_{t+1}$  la fitomasa muerta inicial y final del intervalo y  $d$  la tasa de descomposición, que puede variar de un intervalo a otro. El efecto de pastoreo se puede neutralizar cercando las parcelas para el lapso  $t, t+1$ . La sumatoria de *PPN* para cada período de medición estima la producción primaria anual.

En ambientes estacionales, tal como sabanas, la producción se concentra en un período relativamente corto, la calidad del pasto decrece a medida que madura, muchas especies de mayor porte son inservibles como forraje y una parte de la producción no está disponible como alimento porque se pierde por pisoteo, fuego y descomposición, o se hace inaccesible por los efectos de las inundaciones. En consecuencia, la relación que debería existir entre la producción primaria y la capacidad de carga del pastizal se complica, especialmente porque a menudo la calidad, en lugar de cantidad de forraje asume el papel del factor limitante principal. El parámetro de mayor valor diagnóstico del aporte alimentario del pasto puede ser la disponibilidad y calidad del forraje efectivo -lo que los animales realmente consumen- durante el período crítico.

### 9.5.2 Ramoneo

Muchos herbívoros se alimentan de las hojas y ramas finas de los arbustos, que se denomina ramoneo. El estrato arbustivo es a menudo discontinuo, por lo cual el primer

paso en la estimación del ramoneo suele ser el muestreo de la cobertura arbustiva y de la biomasa “ramoneable” (brotes o ramitas terminales con sus hojas o yemas) por unidad de área considerando 1) la **altura** que alcanza el ramoneador, 2) las **especies** utilizadas, y 3) el **diámetro de corte** o la longitud de las ramitas ingeridas, que varía según la especie utilizada. La necesidad de estimar el ramoneo disponible para los cérvidos, ante todo para el venado cola blanca, ha generado varias técnicas para tal efecto (Riney 1982, Harlow 1984).

Lo más rápido es la **evaluación visual** de la abundancia o utilización del ramoneo en términos relativos (alta, mediana, baja) (Aldous 1944) que, dependiendo de la experiencia del investigador, puede ser satisfactoria en levantamientos rutinarios. A semejanza del método de cosecha del estrato herbáceo, el ramoneo disponible por parcela o arbusto se estima por el **corte y pesaje** de las ramitas terminales, hasta el diámetro y la altura que las utiliza el ramoneador. El método de **doble muestreo** calibra las categorías de apreciación visual con el corte y pesaje de una parte de las parcelas (Wilm et al. 1944, Halls y Dell 1961). Shafer (1963) comprobó que el **conteo de ramitas** y la multiplicación de su número por su peso promedio resulta tan preciso como la técnica anterior, pero con menor esfuerzo y sin daños a la vegetación. Daniels (1987) constató la aptitud de este método para estimar el ramoneo en un ambiente tropical estacional (Llanos de Guárico, Venezuela). Ella estimó la producción contando los brotes nuevos en una muestra de arbustos al iniciarse el período lluvioso y midiendo su crecimiento durante el mismo. El consumo del ramoneo se estimó por la fracción de los brotes marcados que desaparecieron mensualmente. Los resultados muestrales se calcularon multiplicándolos por la cobertura arbustiva y la extensión de cada tipo de hábitat.

### 9.5.3 Frutas

El predominio de la frugivoría es un aspecto resaltante de la ecología alimentaria de la fauna silvestre tropical. La mayoría de aves y mamíferos silvícolas de interés cinegético de la América tropical se abastecen de frutas y semillas grandes y pueden actuar como dispersador de las mismas (Smythe 1986, Terborgh 1986, Fleming et al. 1987). La producción de frutos es, sin embargo, una

fracción reducida de la producción primaria total de los bosques, por lo cual su biomasa animal suele ser menor que el de los hábitats abiertos. La oferta de este recurso puede variar mucho en el tiempo y el espacio, y la vida del frugívoro transcurre típicamente entre banquetes y hambunas. La disponibilidad de frutas durante los períodos de escasez se considera como el factor limitante principal de muchas especies y como tal demanda una atención prioritaria. Como punto previo conviene distinguir entre los frugívoros **arborícolas** (primates, muchas aves y murciélagos, etc.), que viven en el mismo estrato que produce las frutas y cuentan con un acceso prioritario a las mismas, y los **terrestres** (muchos ungulados y roedores) o **acuáticos** (peces y tortugas), que se disponen sólo de las frutas caídas. En este caso, puede haber una amplia discrepancia entre la cantidad existente en el hábitat y la disponible para un determinado tipo de frugívoro.

Las selvas húmedas neotropicales producen una gran variedad de frutas (Roosmalen 1985). Se postula que ciertas plantas producen frutas pulposas y de coloración llamativa con muchas semillas diminutas, que son dispersadas por los frugívoros aéreos y arborícolas, mientras que otras se destacan por frutas más bien secas, duras y macizas con pocas semillas grandes, que sugieren un vínculo coevolutivo con los frugívoros terrestres (Janson 1983, Gautier-Hion et al. 1985a, Fleming et al. 1987).

Una forma aproximada para evaluar la disponibilidad de frutas es registrar periódicamente la fracción o número de árboles que fructifican (Gautier-Hion y Michaloud 1989, McCoy et al. 1990). La disponibilidad para los frugívoros terrestres se puede cuantificar mediante un muestreo por parcelas en el sotobosque. La tasa de caída de las frutas, equivalente a su producción al alcance de los frugívoros terrestres, se estima por medio de colectores o trampas de área de captación conocida, ubicados en el sotobosque (Smythe 1970, Foster 1982, Harlow 1984, Terborgh et al. 1985, Daniels 1987, Bodmer 1990). La disposición espacial de la caída de frutas es típicamente agregada y su estudio demanda un esfuerzo sustancial con un sólido diseño muestral. Las frutas caídas en las trampas se recolectan, identifican y pesan periódicamente; la sumatoria de las colectas consecutivas estima la

producción por unidad de tiempo, que alcanza unos 2000 kg/ha por año en las selvas húmedas de Barro Colorado, Panamá y Cocha Cashu, Perú (Terborgh 1986). Una técnica alterna, aplicable a los árboles de menor porte, es el conteo directo de la cosecha anual de frutas (Daniels 1987, Gautier-Hion y Michaloud 1989).

Lo más importante para la fauna silvestre es, sin embargo, la **variación temporal de la caída de frutas**. En las localidades ante señaladas, el recurso abunda más en la época de lluvias, pero se reduce mucho durante los meses de transición entre el final de las lluvias y el inicio de la sequía (Smythe 1986, Terborgh 1986). En un ambiente mosaico bosque-sabana en los llanos de Venezuela, hay una alta producción de frutos secos (leguminosas y *Guazuma ulmifolia*) en los primeros meses de sequía, abundancia de frutos pulposos (*Spondias mombin*, *Copernicia tectorum*) en la primera mitad de la estación lluviosa, mientras que prevalece la escasez de septiembre a diciembre (Daniels 1987). Las especies que fructifican durante todo el año, como *Ficus* spp., o cuyos frutos se conservan por mucho tiempo (palmas) se imponen como especies clave para la comunidad de vertebrados frugívoros y merecen una atención especial en el análisis de su hábitat (Terborgh 1986, Gautier-Hion et al. 1985b).

#### 9.5.4. Otros alimentos

**A. Semillas.** Además de los grandes rubros vegetales ya señalados, hay otros alimentos dignos de atención. La semillas de plantas herbáceas conforman la dieta base de muchas aves, tales como palomas, perdices, patos y numerosas passeriformes. Ofrecen un alimento importante en lugares abiertos estacionales, como sabanas, humedales y barbechos. La cosecha anual de semillas se produce en el período lluvioso; en esta época muchas aves se alimentan de semillas en las plantas. Al iniciarse el período seco, la mayoría de las semillas cae y forma un banco de semillas en el suelo, el cual es consumido por los granívoros y va agotándose al avanzar la temporada. El banco de semillas se elimina cuando las semillas restantes germinan o se pudren al iniciarse las lluvias (Dyer y Ward 1977).

La abundancia de semillas se muestrea por parcelas valiéndose de técnicas de recorte, barrido, separación

manual, tamizado y flotación (Kropac 1966, Leck et al. 1989). Estas técnicas son laboriosas y no revelan la disponibilidad de semillas, que depende del acceso de los granívoros a las semillas, afectada por la densidad de la cobertura herbácea o de la hojarasca (Wiens y Johnston 1977, Pérez 1992). Por eso, la profusa bibliografía sobre el consumo de semillas (Kendeigh y Pinowski 1972, Pinowski y Kendeigh 1977, Gómez-Dallmeier y Cringan 1989, Pérez 1992) contrasta con la escasez de datos sobre su disponibilidad.

**B. Insectos.** Los insectos y otros invertebrados constituyen la dieta base de numerosas especies y un complemento proteico importante para muchas otras, especialmente en la etapa juvenil. Hay dos opciones principales para cuantificar la entomofauna 1) el **muestreo por parcelas** y los demás métodos para estimar la abundancia absoluta (Morris 1960, Gillon 1967, Southwood 1978) que son laboriosos y poco indicados para levantamientos rutinarios, ó 2) los métodos relativos que son más eficientes pero selectivos. La periodicidad de la abundancia de insectos se suele estimar por medio de su captura en **trampas de luz** (Wolda 1992), pero, tal como lo señalan Terborgh et al. (1985), la luz atrae adultos voladores, mientras que la fauna silvestre se alimenta mayormente de larvas. El muestreo estandarizado de artrópodos con **mallas de barrido** ofrece un índice de abundancia útil en ambientes de pastizal (Santos et al. 1985, Bulla 1990). Levings y Windsor (1982) muestrearon la densidad absoluta de artrópodos en hojarasca por parcelas, extrayéndolos con el embudo de Berlese; Terborgh et al. (1985) recomiendan coleccionar insectos y otros invertebrados de hojarasca, igual como lo hacen los animales al buscar su alimento, y emplear como índice de abundancia el número o la biomasa capturada por hora. Los estudios efectuados en el Neotrópico revelan la máxima abundancia de insectos a principios del período de lluvias, la mínima durante la sequía y apreciables diferencias interanuales. Sin embargo, la disponibilidad de insectos varía ampliamente según la técnica, el sitio y la hora de alimentación de cada especie.

**C. Vertebrados.** La oferta de alimento para los depredadores de vertebrados es obviamente proporcional a la abundancia de sus respectivas presas. La depredación

es siempre una interacción entre poblaciones, por lo cual el cociente abundancia de presas/ abundancia de depredadores es fundamental para su estudio (Emmons 1987, Leopold 1933). La disponibilidad de las presas depende también de la cobertura y de la condición de los animales.

Los carnívoros tope se consideran a menudo como especies indicadoras de la salud del ecosistema, aunque en ocasiones los depredadores pueden consumir una porción sustancial de la producción de los herbívoros silvestres y domésticos. Además de sufrir mortalidad, los animales acosados por depredadores pueden confinarse a la cobertura protectora y quedar privados de los demás hábitats y sus recursos.

## 9.6 AGUA

El factor agua es particularmente importante en el trópico, donde su escasez o exceso afecta la fauna silvestre de múltiples maneras. Aparte de su efecto rector sobre el clima y la vegetación, el agua constituye 1) una necesidad fisiológica de primer orden para todos los seres vivos, 2) un factor a menudo limitante en el ambiente terrestre, 3) el medio de las especies fluviales y de los humedales, y 4) una perturbación recurrente para la biota terrestre y acuática, impuesta por extensas inundaciones.

Una porción sustancial de las especies más valiosas de la fauna silvestre neotropical está asociada al medio acuático: los crocodílidos y tortugas, patos y aves zancudas, tapir, manatíes, capibara, coipo y perro de agua. (Best 1984). El ambiente terrestre y el acuático se solapan o entrelazan en el tiempo y el espacio constituyendo sistemas muy dinámicos por la variación estacional de la lámina de agua que interactúa con el relieve, la extensión y la biota de la cuenca. Por eso, la división de esta complejidad en dos bloques, ríos y humedales, es un tanto arbitraria.

### 9.6.1 Ríos y su dinámica

América del Sur es el continente más rico en agua dulce, que se expresa en su inmensa red fluvial. Los ríos moldean el paisaje erosionando, sedimentando, rebasando y cambiando sus cauces, destruyen comunidades ribereñas y habilitan áreas nuevas para la sucesión, aislan

poblaciones terrestres y unen las acuáticas (Sioli 1984, Salo et al. 1986, Weibezahn et al. 1990, Anónimo 1996). Al mismo tiempo reflejan el relieve, el clima y la geoquímica de sus respectivas cuencas. Los ríos de América tropical se clasifican tradicionalmente en **aguas blancas**, cargadas de sedimentos en suspensión; **aguas negras** de color parduzco por ácidos húmicos disueltos; y **aguas claras**, más transparentes que las anteriores. Las aguas blancas son ricas en nutrientes, mientras que las aguas negras, procedentes de tierras de arenas blancas, son pobres y ácidas (Sioli 1984, Meade y Koehnken 1991, Ayres 1993). Los diferentes tipos de agua se mezclan en el cauce principal del Amazonas y del Orinoco.

La estacionalidad climática de la cuenca impone dramáticos cambios de caudal en los ríos tropicales (Adis 1984, Sioli 1984, Carvalho 1986, Richey et al. 1989, Ayres 1993, Anónimo 1996). La bajada reduce el espacio vital de la fauna acuática imponiendo un ayuno forzado para muchos herbívoros fluviales (Best 1984, Ojasti 1971), pero algunos, como la capibara del Perú amazónico y el pato *Neochen jubata*, se reproducen en este período, cuando las vegas del río ofrecen abundante forraje. La creciente llena los cauces de los ríos que se desbordan sobre las planicies circundantes inundando extensas áreas por varios meses. Muchos peces y tortugas invaden las selvas inundadas alimentándose de diversas frutas. Los invertebrados terrestres y posiblemente también algunos vertebrados menores responden a la creciente con migraciones verticales. Algunos mamíferos terrestres parecen permanecer en tierras altas o confinarse a islas en medio de selvas inundadas, por ejemplo, el venado *Mazama*, el pecarí menor y la capibara (Ojasti 1973, Soini 1988, Bodmer 1990); el tapir permanece en las áreas inundadas y el pecarí mayor puede explotar el mosaico de áreas inundadas y parches secos, gracias a su alta movilidad. El ciervo de pantano utiliza una gran variedad de hábitats, pero se ubica casi siempre en áreas anegadas hasta los 70 cm (Mauro 1993, Tomas 1997).

El análisis de los hábitats afectados por las grandes variaciones estacionales de la lámina de agua es incipiente. Entre los atributos a examinar se destacan el tipo de agua (blanca, negra, clara, salobre, etc.) y el tipo de cuerpo de agua (fluvial, lacustre, estuarino, costero), el sector del río (riachuelo de las cabeceras, curso medio, delta o estuario)



y su profundidad, el ancho y la velocidad de la corriente, la cronología y amplitud de la variación estacional del caudal y del nivel, el relieve de las orillas y las playas, la temperatura del agua, la vegetación ribericina y acuática, la disponibilidad de alimento y barreras (Duplaix 1980, Magnusson 1985, Gorzula y Seijas 1989, Meade y Koehnken 1991, Ayres 1993). Estas variables no son independientes sino que pueden asociarse entre sí, ejerciendo efectos sinérgicos sobre todo el ecosistema y el modo de vida de sus pobladores (Ayres 1993). La dilucidación de las relaciones de hábitat de la fauna y acuática y ribericina es útil también para la planificación del manejo de fauna de los grandes embalses, cada vez más numerosos y extensos en América tropical.

### **9.6.2 Humedales**

Los humedales son áreas de transición entre sistemas terrestres y acuáticos donde el nivel freático está usualmente cerca de la superficie terrestre o la tierra está cubierta por una somera lámina de agua, caracterizándose por 1) la presencia, por lo menos periódica, de hidrofitas, 2) suelos hidromorfos sin drenaje, y/o 3) el sustrato saturado o cubierto de aguas someras por lo menos durante una parte del período de crecimiento en todos los años (Cowardin et al. 1979). Esta definición del Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos abarca ambientes tan diversos como los arrecifes coralinos, albuferas y manglares marinocosteros, las selvas de várzea e igapó amazónicas, las sabanas anegadizas, los bañados del Cono Sur y las praderas húmedas o bofedales del altiplano andino. Se estima que su extensión combinada es 4% del Neotrópico (WRI 1994).

El denominador común de esta multitud de ambientes es la dinámica de la lámina de agua que impone perturbaciones recurrentes, diarias o estacionales. Por eso, los humedales son típicamente inestables pero productivos por el efecto vitalizador de la perturbación intermedia (Connell 1978). Se ubican en las partes más bajas y planas del relieve y son alimentados usualmente por la escorrentía de las áreas circundantes, siendo afectados, por lo tanto, por la alteración de sus respectivas cuencas. Los humedales son áreas de carga o descarga de aguas subterráneas y de retención de sedimentos,

nutrientes y contaminantes. Amortiguan inundaciones, almacenan agua, estabilizan líneas costeras, exportan materia orgánica, albergan gran diversidad biótica, sustentan economías locales (caza y pesca artesanal, pastoreo, etc.) y poseen a menudo un alto valor escénico y recreativo (Dalrymple et al. 1988, Hook et al. 1988, UNEP 1993). Constituyen también a escala mundial el hábitat clave para los patos y otras aves acuáticas y albergan un elenco valioso de mamíferos y reptiles. Sin embargo, el valor público de los humedales suele ser mayor que su productividad económica para los propietarios privados. Por eso se practica ampliamente el drenaje de humedales con fines agropecuarios y forestales.

El análisis y la evaluación de los humedales son tareas multidisciplinarias por la gran variedad de facetas a las que atañen. Así mismo, el levantamiento de humedales como hábitat de la fauna silvestre depende del tipo de área, las especies clave y los objetivos del manejo, por lo cual abordamos el tema en líneas muy generales. Esta tarea abarca los patrones espaciales, cobertura y alimento, pero enfatiza la dinámica temporal y espacial de la lámina de agua y su impacto sobre la vegetación. Factores como el microrrelieve, el drenaje, la sedimentación, aportes externos de agua, el balance entre precipitación y evaporación, los usos tradicionales y, en áreas costeras, la salinidad son variables relevantes en estos hábitats. La contaminación merece una atención especial porque los efluentes tóxicos o eutroficantes se acumulan en los humedales.

Tratándose de sistemas muy dinámicos, el análisis y la evaluación de humedales implica un seguimiento periódico del hábitat y su fauna. Esto debe realizarse con una visión holística, porque todo lo que acontece en las partes más altas de la cuenca repercute sobre los humedales. Por ejemplo, la amenaza principal del Pantanal matogrossense, el humedal más extenso del Neotrópico, no radica en los usos de la tierra en el propio Pantanal sino en el avance explosivo de la agricultura en el Planalto circundante (Alho et al. 1988, Almeida, J.M.G. 1989, Almeida, M.M., 1989). En la fase evaluativa, conviene comparar la distribución de los hábitats, la concentración de los animales y la ubicación de las actividades humanas, mediante el solapamiento de sus respectivos mapas, a fin

de ubicar los conflictos que ameritan una atención especial en los planes de manejo (López 1986, Packard y Wetterquist 1986).

### 9.6.3 Acceso al agua en ambientes terrestres

La relación entre la disponibilidad de agua y su demanda por la fauna silvestre varía según la especie, su dieta, tipo de hábitat y período del año. La fauna de áreas desérticas suele poseer adaptaciones para captar y conservar agua con gran eficiencia, de tal manera que no requiere fuentes de agua líquida, mientras que las poblaciones de áreas húmedas durante todo el año cuentan siempre con aguadas bien distribuidas. El papel limitante del agua es, quizás, más llamativo en los hábitats tropicales estacionales durante el período seco, cuando gran parte de la fauna acude a diario a las últimas aguadas existentes. Las áreas de vivienda dispuestas en forma radial alrededor de la aguada, en “forma de margarita” (Brox 1972a, Herrera 1986) comprueban la importancia del agua bajo tales condiciones. La escasez de agua puede resultar en el hacinamiento de los animales cerca de las aguadas y en la sobreexplotación de forrajes en esta zona, subutilización o ausencia de animales en vastas extensiones carentes de agua, largas travesías diarias entre el centro de actividad y el abrevadero, que aumenta el costo energético y el riesgo de depredación, o emigración o mortalidad por falta de agua. Tales eventos atentan contra el bienestar y la productividad de la fauna, pero pueden ser prevenidos por el manejo del agua, previo análisis respectivo.

La estimación de la disponibilidad de agua tiene por objeto establecer la **distribución espacial** de las aguadas y su **permanencia en el tiempo**. Se realiza registrando en el mapa de la unidad de manejo los puntos o áreas que conservan agua durante todo el año. En fundos pecuarios, esta información de gran importancia para la ganadería, puede estar ya documentada en los mapas de los predios. Conviene clasificar las fuentes de agua en ríos, caños o arroyos, con o sin dique o tapa, lagunas, préstamos, abrevaderos alimentados por bombeo, etc., y según su entorno (bosque, sabana, playa, casa habitada, cercado o no) porque el valor de la aguada para los diversos integrantes de la fauna puede variar según su tipo y entorno. Es pertinente también el seguimiento de los

cambios de nivel, la calidad y utilización del agua por los animales silvestres y domésticos al avanzar la sequía. Datos sobre la profundidad de los cuerpos de agua e intensidad de evaporación facilitan esta tarea.

El **área de influencia** de las aguadas se puede aproximar si se tienen datos sobre la movilidad de los animales. Por ejemplo, la capibara no se aleja normalmente más de 500 m de la orilla, lo cual define el área de influencia de los cuerpos de agua y el hábitat efectivo para esta especie en un momento dado. El mapeo de tales áreas visualiza también los sectores donde el agua es más deficiente. El área de influencia de aguadas para el venado cola blanca del sur de Estados Unidos se estima en 1,6 km del abrevadero más cercano (Short 1986). Giles (1978) sugiere un índice de disponibilidad de agua que se calcula dividiendo el número de aguadas entre el número mínimo de aguadas equidistantes para satisfacer las necesidades de una especie en la unidad de manejo. Este tipo de propuestas son de gran utilidad para el manejo de hábitat

## 9.7 EVALUACIÓN DEL HÁBITAT

### 9.7.1 Condición y tendencia

La evaluación de la **condición** o del estado del hábitat en un momento dado, en comparación, implícita o explícita, con un estado primario, anterior, promedio o deseable, revela las respuestas del hábitat a su utilización por parte del hombre y los animales silvestres y domésticos. La condición del hábitat es consecuencia del manejo anterior, converge con las alteraciones del hábitat y repercute profundamente sobre la fauna. La esencia de este enfoque se concreta en la pregunta ¿Hasta qué punto el balance entre la producción del hábitat y su utilización actual es óptimo y sostenible? La pregunta involucra la noción de capacidad de carga y es particularmente relevante en el caso de grandes herbívoros, que ejercen un fuerte impacto sobre su hábitat a medida que crece su densidad poblacional. El aspecto físico del hábitat suele indicar su condición, aunque la contaminación ambiental puede ser detectable solamente por medio de análisis muy específicos.

La **tendencia** del hábitat expresa el cambio de la

condición en el tiempo. Un hábitat puede ser estable o variar de una manera aleatoria o direccional (sucesión o regresión). La condición y la tendencia son nociones complementarias (Riney 1982): un hábitat puede ser degradado pero estable, o bien una condición regular puede formar una etapa de un proceso regresivo.

Las plantas han coevolucionado con la fauna por millones de años, poseen defensas físicas y químicas contra la herbivoría, pero toleran usualmente un consumo moderado de sus partes vegetativas y pueden presentar respuestas compensatorias. El consumo de forrajes por un herbívoro puede facilitar la alimentación de otro que prefiere el rebrote de bajo porte (Bell 1971, McNaughton 1979). Sin embargo, un pastoreo o ramoneo excesivo y persistente, reforzado por efectos sinérgicos de pisoteo, fuego, sequía o inundación, degrada inevitablemente el hábitat y su capacidad de carga. El exceso de herbívoros nativos propicia la regresión en las sabanas africanas (Sinclair y Norton-Griffiths 1979, Riney 1982), pero el agente principal de este proceso en América Latina es el sobrepastoreo por animales domésticos. Los síntomas de la degradación de sabanas, áreas semiáridas, estacionales y alteradas varían de una comunidad a otra. Incluyen disminución de la biomasa, diversidad y cobertura de gramíneas, cambios en la estructura comunitaria, tales como la sustitución de especies perennes por anuales, expansión de matorrales o plantas inservibles como forraje, proliferación de parches de suelo desnudo y acelerada erosión o compactación de los suelos (Ramia 1959, Hofmann et al. 1983, Bucher 1987, Errea et al. 1987, Adámoli et al. 1990, Huntly 1991, Huss 1993). Estos procesos generan parches degradados, especialmente en torno a los abrevaderos, paraderos y otras áreas de concentración del ganado, sustituyen el mosaico bosque-sabana por extensos matorrales o propician la desertificación generalizada.

La evaluación de la condición del hábitat emplea los mismos métodos que el análisis de cobertura y alimento, pero enfatiza la intensidad de uso y sus consecuencias. En un análisis pormenorizado del tema, Riney (1982) enfatiza como criterios 1) la cobertura, biomasa y vigor del estrato herbáceo, 2) líneas de ramoneo en los árboles y su impacto sobre la forma de los arbustos, 3) la fracción del suelo sin vegetación, y 4) signos de erosión laminar o

por cárcavas. La detección de las causas del deterioro está implícita en esta labor. Como técnica de campo sugiere transectos de puntos y parcelas circulares. Una técnica práctica para evaluar el efecto de los herbívoros sobre su hábitat es comparar la vegetación entre áreas accesibles a los animales y parcelas cercadas o **áreas de exclusión**.

La tendencia del hábitat se estudia mediante el seguimiento de su condición (Jones 1986). Detectar a tiempo la tendencia del hábitat es vital, no solamente para el manejo de fauna sino a los fines del manejo de la tierra para todas las actividades productivas. En esta tarea pueden ser útiles las especies indicadoras y los lugares muy sensibles a cambios sutiles, que pueden anticipar el riesgo de degradación del hábitat (Riney 1982).

### 9.7.2 Utilización y selección

Un objetivo básico de la evaluación de hábitat es dilucidar la asociación entre los tipos de hábitat y las poblaciones de fauna silvestre. Este tema es particularmente relevante en el Neotrópico, donde las relaciones de hábitat han recibido muy poca atención. A menudo los animales utilizan hábitats distintos para su alimentación, reproducción y protección contra depredación o extremos climáticos.

**Utilización de hábitat.** Un inventario de las especies observadas en cada tipo de hábitat en una región o un listado de los ambientes donde la especie está presente ofrece la primera aproximación de la utilización de hábitats y de las especies generalistas y especialistas. La comprensión más detallada de la utilización de hábitats demanda métodos cuantitativos y pruebas estadísticas. Se aplican dos enfoques principales: 1) estimación de **abundancia**, directa, por ejemplo, guanaco (Raedeke 1982) o indirecta, como el muestreo de la acumulación de materia fecal en distintos hábitats del venado cola blanca (Daniels 1987) o 2) **tiempo de permanencia** en cada tipo de hábitat, estimado por un seguimiento visual de capibaras (Herrera 1986) o por biotelemetría (Castellanos 1982), entre otros.

La intensidad de utilización o preferencia por un cierto tipo de hábitats o recursos se estima comparando la oferta

(superficie o fracción de cada tipo de hábitat) y la utilización (número o fracción de los registros por tipo de hábitat) mediante la prueba de  $\chi^2$ , sustentada en la hipótesis nula que la utilización de cada unidad es proporcional a su extensión (Neu et al. 1974, Byers y Steinhorst 1984). Si la prueba revela un  $\chi^2$  estadísticamente significativo, se acepta la hipótesis alterna, es decir que los animales se concentran en ciertos tipos de hábitat y evitan otros. Johnson (1980) propone ordenar la disponibilidad y la utilización por rangos (de mayor a menor), calcular las diferencias entre los dos rangos, promediarlas para cada tipo de hábitat y evaluar el significado estadístico de las diferencias entre lo esperado y lo observado con la prueba  $T^2$  de Hotteling. Éste y otros análisis basados en la comparación de rangos (ver Alldredge y Ratti 1992) son menos sensibles a la imprecisión de datos de disponibilidad. Las mismas pruebas se prestan para comparar la oferta y el consumo de alimentos, a fin de evaluar la selectividad alimentaria. Cabe subrayar que aquí se trata de preferencias relativas, en presencia de un determinado vector de disponibilidad; las preferencias absolutas presuponen igual acceso a todos los rubros (Johnson 1980), que se logra solamente en condiciones experimentales. Magnusson (1985) detectó diferencias marcadas en la utilización de hábitats por cuatro especies de crocodílidos amazónicos contando el número de individuos en varios ambientes fluviales y lacustres y comparando los resultados con la prueba de  $\chi^2$ . Tratándose de primates y otros animales arborícolas, el estudio de la utilización de hábitat abarca tanto el plano horizontal como el vertical (NRC 1981). Además de las preferencias de hábitat según la especie, la utilización varía también según la época del año, el tipo de actividad o la clase de edad (Staton y Dixon 1975, Daniels 1987, Soini 1987).

La **selección de hábitat** involucra un proceso jerárquico de decisiones conductuales que adopta el animal respecto al hábitat a utilizar a diferentes escalas ambientales (Hutto 1985). La **teoría de selección de hábitat** analiza los mecanismos biológicos que pueden generar las preferencias antes señaladas (Fretwell y Lucas 1970, Fretwell 1972, Morris 1989). El razonamiento parte de las siguientes premisas: 1) el área accesible para una población está repartida en tipos de hábitat homogéneos, pero diferentes entre sí, de modo que la

idoneidad de los tipos de hábitat para la población es desigual, y 2) que los individuos se mueven libremente y se establecen en los hábitats más favorables. La selección de hábitat se vislumbra así como un proceso conductual activo. Es razonable suponer que esta selección ideal del hábitat maximiza la aptitud darwiniana de los individuos y tenga, por lo tanto, un alto valor selectivo y una sólida base genética.

Usualmente, se sabe poco sobre qué factor hace un hábitat idóneo para una especie particular. A menudo existe una asociación positiva entre la condición y la calidad del hábitat, pero algunas especies alcanzan su máxima abundancia en áreas muy degradadas (Bucher 1987). Las causas de fondo de asociación entre la cobertura vegetal y la abundancia de una especie pueden ser las condiciones microclimáticas, alimentos específicos y otros rasgos elusivos para un observador humano (Karr y Freemark 1983).

La teoría de selección de hábitat densodependiente (Fretwell y Lucas 1970) postula que la calidad de un hábitat  $S$  depende de su idoneidad intrínseca  $B$  (calidad y cantidad de recursos, cobertura, etc.) menos el efecto de su ocupación actual como una función de la densidad poblacional  $f(n)$  tal que  $S = B - f(n)$ . Si cada individuo tiene el mismo acceso a los hábitats (distribución libre ideal de Fretwell y Lucas), todos cuentan con un hábitat igualmente favorable ( $S$  igual para todos), pero su densidad será mayor en el tipo de hábitat donde  $B$  es máximo. En los demás hábitats ocupados, una menor densidad poblacional mitigará el efecto de su  $B$  inferior. Un aumento de la densidad poblacional a escala local repercute sobre todos los hábitats ocupados y propicia la colonización de otros, menos favorables, a baja densidad. El valor de  $S$ , proporcional a la aptitud darwiniana individual, disminuirá pero será igual para todos.

En cambio, si los residentes acaparan los hábitats óptimos por medio de mecanismos territorialistas (distribución despótica ideal), alcanzan un  $S$  mayor que los individuos sin territorio, que son forzados a ubicarse en los hábitats marginales. Estos lineamientos teóricos simplifican un proceso muy complicado, pero son útiles como marco de referencia al evaluar diversas implicaciones de la selección y la calidad de un hábitat.

### 9.7.3 Calidad y valor

La calidad de hábitat se refiere a la capacidad de un ambiente en proveer las condiciones apropiadas para la persistencia de individuos y poblaciones (Hall et al. 1997). Es una faceta del mismo fenómeno que atañe a la utilización y selección del hábitat, pero aquí se pretende contestar una pregunta distinta: ¿Cuál es la capacidad o aptitud de un tipo de hábitat o área para una población o especie, en comparación con otros hábitats y con el hábitat óptimo?

Una respuesta sencilla a esta pregunta la ofrece un juicio empírico, tal como el promedio de puntajes asignados por varios expertos independientes para un área dada como hábitat de una especie, fundamentándose en recorridos de campo y en una larga experiencia sobre la especie y su hábitat (Farmer 1977). Una vía más objetiva y más laboriosa, es la evaluación cuantitativa, que precisa **critérios** susceptibles a medición o muestreo.

La teoría de selección de hábitat postula como criterio de calidad la **aptitud darwiniana**, proporcional a la productividad. Sin embargo, este parámetro es difícil de estimar en levantamientos rutinarios. La misma teoría predice una densidad más alta en los tipos de hábitats de mayor calidad. Esto y la presunta relación entre la capacidad de carga (ver 6.6.5) y la calidad del hábitat (Farmer 1977, Schamberger y O'Neil 1986) postulan la **abundancia** como criterio de calidad de hábitat. En efecto, una alta densidad poblacional indica usualmente, aunque no siempre (ver Van Horne 1983, Hobbs y Hanley 1990), la óptima calidad del hábitat. En cambio, una baja densidad poblacional no significa necesariamente lo contrario, porque la abundancia puede estar afectada al mismo tiempo por la intensidad de caza y otros factores directos. Esto sugiere la conveniencia de medidas de calidad fundamentadas en los atributos del mismo hábitat.

La predicción de la calidad potencial del hábitat a partir de sus características presupone un conocimiento detallado del patrón de requerimientos ambientales, propio de cada especie. En los Estados Unidos, el Servicio de Pesca y Vida Silvestre ha implementado **índices de idoneidad de hábitat** (HSI = *habitat suitability index*; U.S. Fish and Wildlife Service 1981) para un elenco de

especies de fauna silvestre. Estos índices cuantifican la calidad potencial de un tipo de hábitat (variable dependiente) en una escala de 0 a 1 (= óptimo) como una función de variables de hábitat (cobertura, alimento, agua, temperatura) más relevantes para la especie durante su ciclo anual. Deben ser fáciles de estimar y preferiblemente manejables. No pretenden ser modelos exactos sino herramientas calibradas de uso práctico en la planificación y manejo de hábitat y en la evaluación de los impactos ambientales (Brennan et al. 1986, Schamberger y O'Neil 1986). Por ejemplo, la calidad de una unidad de manejo compuesta de varios tipos de hábitat se evalúa 1) cuantificando las variables claves en cada tipo de hábitat, 2) calculando sus valores de HSI, 3) multiplicando las superficies de cada tipo de hábitat por sus HSI respectivos, y 4) sumando los resultados. Agráz et al. (1990) calcularon índices de la calidad regional de hábitats para el capibara en Argentina a partir de parámetros hidrológicos, climáticos, forrajeros y de cobertura y mapearon la calidad potencial del hábitat.

El **valor** de un área o hábitat para la fauna silvestre en su conjunto es la sumatoria de su idoneidad para las poblaciones faunísticas presentes (Farmer 1977). La estimación de la calidad o su valor es fundamental para evaluar la vocación y la capacidad de diferentes hábitats y áreas para mantener y producir fauna silvestre y para planificar las estrategias conducentes a la plena realización de este potencial. Al encarar esta tarea es oportuno reflexionar cual criterio (abundancia, productividad, estabilidad, diversidad) concuerda mejor con los objetivos (Hobbs y Hanley 1990). La calidad y valor no son constantes sino que cambian según la condición o la extensión de los tipos de hábitat (Fagen 1988), favoreciendo a ciertas especies y perjudicando a otras. La calidad de hábitat para una especie, su valor para la fauna en su conjunto y su condición actual, en relación al estado deseable ofrecen así criterios oportunos para el diseño y manejo de hábitats, la evaluación y mitigación de los impactos ambientales y los planes de restauración.

### 9.7.4 Análisis y evaluación por factores

Los métodos de análisis y evaluación de hábitats, esbozados hasta ahora, presuponen una matriz de tipos de hábitats más o menos discretos. Implica acceso a materiales

cartográficos idóneos y decisiones, a menudo arbitrarias, sobre qué constituye un tipo de hábitat y dónde se sitúan sus linderos. Estas interrogantes son más relevantes cuando se trata de gradientes ambientales donde los límites naturales no existen o se cambian de un día a otro. Asimismo, al evaluar los atributos de un área concebida como una sumatoria de parches puede ser difícil apreciar los efectos de los factores ambientales específicos que determinan la distribución y abundancia de la fauna.

Un enfoque alternativo, que evita estas fallas, es **partir de los factores de hábitat**, en lugar de parches. Considerando el área de estudio como un solo espacio, se muestrea una serie de puntos o parcelas aleatorias. En cada punto se registra un conjunto de factores (cobertura, densidad y altura por especie y estrato, tipo y humedad del suelo, presencia de alimentos, distancia al agua o cobertura, señales de quema, etc.) que caracterizan al sitio y pueden ser importantes para la especie o grupo de interés. Ya que no se sabe de antemano cuáles factores resultarán de valor diagnóstico, conviene examinar muchas variables, entre 10 y 20. Los resultados del muestreo, al ser procesados, revelan los perfiles de ocurrencia de cada factor en el área, que definen el hábitat promedio disponible para la fauna. Permiten también desglosar el área en subunidades objetivas empleando programas de clasificación y ordenamiento (Causton 1988, Gauch 1982).

En un muestreo aparte, se registran las mismas variables ambientales en una serie de puntos o parches donde se constata la presencia del animal por observaciones directas, rastros frescos o captura en trampas (August 1983, Brennan et al. 1986, Barreto y Hernández 1988). Esto permite comparar la disponibilidad aleatoria en el hábitat y su utilización (puntos-animal). Peyton (1986), por ejemplo, aplicó programas de clasificación y ordenamiento a datos de puntos-hábitat y puntos-animal para conocer la utilización de hábitats por el oso andino en Perú y obtuvo 28 unidades de vegetación, de las cuales nueve eran frecuentadas por los osos.

El procedimiento más usual es comparar la disponibilidad y la utilización por factores. En la etapa preliminar se puede emplear análisis de varianza, para detectar las variables ambientales utilizadas selectivamente; aquéllas utilizadas a la par de su oferta

promedio se descartan de los análisis posteriores, al igual que las que presentan alta correlación entre sí. El grado de asociación, positiva o negativa, entre las variables ambientales restantes y la presencia del animal se despeja con estadísticas multivariadas, tales como análisis de regresión múltiple, función discriminante, análisis de correspondencia y regresión logística paso por paso, empleando programas de computación (August 1983, Barreto y Hernández 1988, Mauro 1993). Los resultados de tales pruebas dilucidan las variables de hábitat clave, su importancia relativa para una especie y las diferencias interespecíficas, ofrecen bases objetivas para los índices de calidad de hábitat y orientan así la planificación del manejo. Por ejemplo, una acentuada regresión negativa entre la distancia a la aguada más próxima y la presencia del animal sugiere que el factor agua está actuando como limitante.

## 9.8 MANEJO DE HÁBITAT

Tal como se desprende de la sección precedente, el análisis y la evaluación pueden ser tareas relativamente complicadas y costosas. Cabe preguntar, entonces, ¿Cuál es la utilidad práctica que justifica este esfuerzo? y ¿Cómo apoya la evaluación del hábitat su diseño y manejo? Hay varias respuestas a estas preguntas:

- **Orientación general.** El análisis de hábitats brinda una visión global del área y sus características. Esto es importante incluso en las áreas bajo estricta protección, donde no se tiene previsto manejo alguno, a excepción del resguardo contra impactos externos. Es obvio -pero no necesariamente frecuente- que en tales casos el levantamiento debería realizarse ya en la fase de selección y planificación de las áreas protegidas (Moore y Ormazábal 1988).
- **Vocación para diferentes especies.** La evaluación de hábitats revela el conjunto de especies -presentes o ausentes- compatibles con las características del área; esto permite seleccionar las especies prioritarias para el manejo.
- **Capacidad.** La condición y calidad del hábitat, conjuntamente con los datos de abundancia, fundamentan importantes decisiones de manejo. Si la capacidad del

área está subutilizada, las acciones deberían dirigirse al manejo de poblaciones, con miras a incrementarlas. Si el área está copada, las alternativas son 1) reducir la población para evitar la sobrecarga, aunado al seguimiento de la tendencia del hábitat, o 2) estudiar las opciones para mejorar el hábitat a fin de aumentar su capacidad.

- **Factores limitantes.** Leopold (1933) postuló que la mayoría de los factores de hábitat son favorables para la fauna la mayor parte del año, pero que en cada momento uno o pocos factores pueden actuar como limitantes. Un levantamiento del hábitat ayuda a detectarlos y a concentrar el manejo en los factores y períodos críticos.
- **Impacto ambiental.** La calidad, el valor y la condición del hábitat permiten una cuantificación objetiva del impacto ambiental del uso actual de la tierra o de futuras obras de desarrollo sobre el hábitat, y aportan criterios para la evaluación del costo ecológico de usos y obras y para orientar la mitigación o compensación del mismo.
- **Tendencia.** El mejor manejo de hábitat es el preventivo, especialmente en un entorno donde los dramáticos cambios en el uso de la tierra están a la orden del día. La evaluación del hábitat y en particular el seguimiento de su condición, permiten detectar su tendencia y adoptar medidas preventivas. En términos generales, el levantamiento del hábitat es menos costoso que su manejo, de tal forma que una buena documentación en la primera etapa ayuda a racionalizar los gastos en la segunda.

### 9.8.1 Nociones generales

**Alternativas.** El manejo de hábitat consiste de acciones concretas en el campo, encaminadas a conservar y mejorar el hábitat para un conjunto de poblaciones silvestres. Abarca tres vertientes principales:

- La **conservación** o mantenimiento de la condición del hábitat controlando el tipo y la intensidad del uso de la tierra, la carga de pastoreo por especies domésticas o nativas, obras hidráulicas, tala y quema de vegetación. Ecológicamente hablando, esta estrategia pretende minimizar la perturbación del sistema.

- El **mejoramiento** de hábitats por medio de obras específicas para atenuar los efectos de los factores limitantes o para restituir la condición de un área deteriorada e incrementar así la capacidad productiva de la unidad de manejo. En contraste con el caso anterior, el mejoramiento de hábitat puede valerse de perturbaciones intermedias -tales como la tala, quema y siembra- para aprovechar su efecto estimulador.

- El diseño y la implementación de **normas de uso múltiple** de la tierra combinando los intereses del manejo de fauna con las actividades agropecuarias, forestales, recreacionales y la conservación de cuencas (Dourojeanni 1990, Gómez-Pompa y Burley 1991). Ya que estas labores afectan inmensas áreas y son impulsadas por un inversión mucho mayor que el manejo de fauna, este enfoque se impone como la opción principal del manejo activo del hábitat, no sólo en los países en desarrollo, sino en el mundo entero.

Hay que tener presente que la fauna nativa es la primera prioridad tan sólo en las áreas protegidas y en algunos ecosistemas marginales o de alto valor escénico. En tierras sometidas a otros usos económicos intensivos, la fauna nativa es un recurso complementario y ocasionalmente incompatible con la actividad principal. El aporte de la fauna depende en alto grado de la voluntad y de la habilidad de diversos sectores (forestal, agropecuario, económico, social, político, comunidades y productores rurales, especialistas en la fauna silvestre) en diseñar y ejecutar planes integrados. En nuestro cambiante mundo, el profesional en fauna silvestre será cada vez menos un administrador de grandes espacios vírgenes y cada vez más el gestor a favor de los intereses de la fauna nativa en un equipo multidisciplinario que decida sobre las pautas del uso de la tierra. Tales planes deberían desprenderse de los argumentos técnicos, pero a menudo es el balance de fuerzas entre los grupos de intereses el que juega un papel decisivo.

**B. Cooperación ciudadana.** El más brillante plan de manejo puede reducirse a letra muerta en ausencia de una cooperación por parte de la población local. El personal a cargo del diseño del plan debe tener una mentalidad amplia y comunicativa, sentido común y conocer las realidades socioeconómicas y culturales de la gente y su

incidencia sobre los usos de la tierra. En lugar de imponer soluciones técnicas, conviene asumir el papel de facilitador y esbozar planes de manejo conjuntamente con la gente local. Esto es más sencillo en el caso de fundos particulares. El plan se diseña con el propietario, quien queda a cargo de su implementación y, según la regla general, cuenta con los medios para hacerlo. Si el propietario no está interesado, lo más prudente es trabajar con los que sí lo están. Concertar normas para el manejo de un hábitat o área con una comunidad rural es un reto mayor, pero la unión de esfuerzos es la única vía para soluciones duraderas. De hecho, el manejo de fauna según las normas acordadas por las mismas comunidades se vislumbra como la principal esperanza para la regulación de la caza de subsistencia en las regiones poco pobladas (Anónimo 1996, Ulloa et al. 1996, Bodmer et al. 1997).

**C. Costo/beneficio.** El manejo de hábitat genera casi siempre costos directos (de las obras para mejorar los hábitats) o indirectos, tales como los efectos sobre otros usos de la tierra. En consecuencia, a la hora de diseñar el hábitat deseable para un conjunto de especies y objetivo de manejo hay que atenerse a las realidades económicas. Excepto casos muy contados, -la preservación de especies seriamente amenazadas-, los beneficios del manejo de hábitat deberían compensar los costos a mediano plazo. Cualquier plan de manejo de hábitat amerita, por lo tanto, una cuidadosa planificación y análisis económico.

Desde los tiempos de Leopold (1930, 1933), el mejoramiento del hábitat ha sido el caballo de batalla de la estrategia estadounidense de manejo de fauna. En efecto, el capítulo más extenso del Manual de la Gestión de Vida Silvestre (Rodríguez Tarrés 1987) está dedicado a las técnicas de mejoramiento de hábitat (Yoakum et al. 1980). Esto se explica porque en América del Norte la colectividad profesa una alta estima por la fauna silvestre y paga por su utilización, que justifica y cubre los costos del manejo de hábitat. Asimismo, el mayor valor de la tierra propicia una producción más intensiva. Nuestro medio presenta una realidad distinta: 1) en muchos casos, el bajo aporte de las especies más cotizadas se debe más a la caza excesiva que a la calidad del hábitat, 2) la fauna silvestre se conceptúa como un rubro de libre acceso y de poco valor, 3) como resultado, no se invierten fondos

para el manejo de hábitat, y 4) existe muy poca experiencia sobre las respuestas de nuestra fauna al manejo de hábitat. En consecuencia, se carecen de bases para predecir los beneficios esperados de diferentes medidas de manejo.

**D. Respuestas al manejo.** Las respuestas poblacionales al manejo de hábitats se evalúan por medio de planes de seguimiento (Jones 1986). Algunas medidas pueden favorecer a la fauna en términos globales, tal como la provisión de aguadas para la sequía y la conservación de la condición del hábitat. Por otra parte, las poblaciones silvestres pueden responder al manejo de hábitat solo hasta cierto punto, cuando el espacio físico (no manejable) asume el papel limitante. De esta manera, una suplementación alimentaria puede duplicar la densidad poblacional, pero rara vez logra inducir un aumento mayor (Boutin 1990).

Las respuestas al manejo de hábitat varían mucho según los requisitos ambientales de cada especie. Una medida que favorece a una especie o gremio puede perjudicar a las demás. En este orden de ideas, Leopold (1930) clasificó la fauna cinegética norteamericana en 1) fauna de cultivos (*farm game*) cuyo hábitat óptimo son tierras agrícolas; 2) fauna de bosque y campo que prospera en tierras pecuarias y forestales, tolera cierto grado de cultivo y no precisa hábitats primarios; estas clases son sedentarias e idóneas para el manejo en los predios rurales; 3) fauna migratoria, que comprende ante todo los patos y por su alta movilidad requiere manejo en macroescala; y 4) fauna de tierras vírgenes (*wilderness game*), confinada a áreas prístinas e intolerante a las alteraciones de hábitat.

En términos generales, las clases 1 y 2 responden favorablemente a los cambios de hábitat que generan sucesión, entremezcla y alimentos cultivados. La clase 3 responde al aumento de la extensión, número y permanencia de humedales y puede frecuentar los cultivos. Los integrantes de estas tres clases son mayormente prolíficos (ver 6.3.1), con respuestas poblacionales rápidas. La clase 4, en cambio, requiere ante todo la preservación de su hábitat primario y las opciones para mejorarlo pueden ser limitadas. De este hecho se desprende una diferencia fundamental entre las faunas cinegéticas de América del Norte y del Sur. Los animales de caza del norte se ubican en gran medida en las clases 1, 2 y 3, que toleran o se benefician de



alteraciones ambientales. En cambio, la riqueza principal de América tropical reside en su fauna silvícola, incompatible con alteraciones radicales de su entorno. Por otra parte, la fauna de áreas abiertas y/o alteradas del Neotrópico puede responder bien al manejo de hábitat, tal como sugieren algunas alteraciones ambientales con otros fines. A continuación discutimos brevemente el manejo de la vegetación y del agua; el control de depredadores se reseña en la sección 7.4.

### 9.8.2 Manejo de vegetación

**A. Conservación.** La primera prioridad en el manejo de vegetación en nuestro medio es su conservación, especialmente en el caso de la fauna silvícola. Es bien conocido que esta tarea enfrenta inmensas presiones socioeconómicas, demográficas y políticas, ante las cuales incluso las autoridades máximas se sienten impotentes. ¿Qué puede hacer un profesional en fauna silvestre ante este gran reto que involucra el dolor y la esperanza de los países en desarrollo, su patrimonio natural y por ende el futuro de nuestro planeta? Ante todo, trabajar con el máximo empeño, honestidad profesional y sentido común y promover la idea del rendimiento sostenible de los recursos como la base de todo desarrollo perdurable. En el plano práctico, se precisa una sólida documentación sobre las necesidades de hábitat de la fauna silvestre para que esta información sea tomada en cuenta en la planificación del uso múltiple de la tierra. A microescala, esta tarea plantea muchas opciones, según las características del área y su utilización económica. Por ejemplo, muchas tierras de pastoreo están deteriorándose porque los ganaderos tradicionales tienden a maximizar el tamaño del rebaño a expensas de su producción. En estos casos, el manejador de fauna debe trabajar mano a mano con los productores pecuarios, zootecnistas y otros profesionales del agro, a fin de reajustar la carga de pastoreo.

**B. Manejo de sucesión.** Generar, retener o acelerar la sucesión son medidas básicas de mejoramiento de hábitat, especialmente en América del Norte, donde un contingente sustancial de la fauna cinegética se beneficia de los primeros estadios sucesionales. La tala de parches en bosques estimula la productividad del estrato herbáceo y arbustivo, que ofrece gran variedad de alimentos de calidad

y cobertura para los herbívoros terrestres. Se recomienda talar periódicamente por franjas o parches pequeños y distribuidos para generar una yuxtaposición favorable (Yoakum et al. 1980, Crawford 1984). Esto se logra combinando los intereses forestales y los de la fauna. Es posible que los parches de agricultura migratoria (conucos, milpas, rozas), bajo cultivo o en barbecho, diseminados en las selvas tropicales, tengan un efecto beneficioso para algunas especies, así como ciertas prácticas forestales. El desarrollo de técnicas de extracción de madera que mejoren al mismo tiempo el hábitat para la fauna (u ocasionen el menor daño) es un gran reto para la investigación y el manejo de la fauna silvícola. Las técnicas para generar o retener la sucesión en áreas abiertas incluyen pastoreo, corte mecánico de vegetación, labranza del terreno, inundación y ante todo quema.

**C. Quema.** La quema de vegetación herbácea para eliminar plantas indeseables y la paja seca y para estimular el rebrote palatable es una tradición arraigada en América Latina. Sin embargo, el fuego es una arma de doble filo (Ajayi y Halstead 1979, Yoakum et al. 1980, Riney 1982, Hofmann et al. 1983). Los incendios incontrolables pueden ser destructivos para la fauna y su hábitat y las quemaduras demasiado frecuentes (una o más veces al año) tienden a degradar el hábitat. Por otra parte, la quema recurrente es parte de la dinámica natural de muchas sabanas y otros ecosistemas abiertos y/o secos (Bucher 1980, Bourlière y Hadley 1983). La ausencia de quema aumenta la fitomasa muerta, la cobertura herbácea, disminuye la calidad del forraje y puede propiciar la invasión de malezas leñosas. En tales casos, la cobertura herbácea deseable se mantiene con la quema programada, basada en estudios previos y realizada bajo control (Ajayi y Halstead 1979, Thomas et al. 1990). Sin embargo, antes de recurrir a esta herramienta hay que saber cómo, cuándo, dónde y por qué quemar. Lo mismo vale para todas las técnicas de perturbación para el mejoramiento de hábitat: un efecto rejuvenecedor se logra con una dosificación prudente de la intensidad, frecuencia y alcance espacial del agente perturbador, que debe ser despejado en experimentos de campo.

**D. Siembra.** La propagación de plantas, herbáceas o leñosas, nativas o cultivadas, para aumentar los alimentos, la cobertura y la heterogeneidad espacial es una medida

poderosa de mejoramiento de hábitat (Giles 1978, Yoakum et al. 1980), pero en nuestro medio el alto costo limita su aplicación. Por otra parte, abundan los ejemplos sobre los beneficios a la fauna nativa a raíz de modificaciones de la vegetación con otros fines. Lo más patético es, tal vez, la afluencia masiva de los patos silbadores a los arrozales, que les brindan un hábitat ideal (Bourne y Osborne 1978, Dallmeier 1991) y el binomio sorgo-*Zenaida* (Bucher y Nores 1976). Sin embargo, el mismo cultivo que alimenta a las palomas reduce su hábitat de nidificación (Purdy y Tomlison 1991). En los Llanos venezolanos, el sorgo ofrece alimento para el venado cola blanca justamente en la época cuando otros forrajes de calidad son escasos (Daniels 1987). La costumbre criolla de sembrar árboles frutales, ante todo mangos, alrededor de las viviendas beneficia una amplia gama de especies silvestres, incluso décadas después del abandono de estos sitios. Se recomienda sembrar arboles para restituir el daño provocado por la tala de árboles frutales nativos, utilizados tanto por las comunidades extractivistas como la fauna silvestre (Bodmer et al. 1997). La deforestación parcial con fines agropecuarios, dejando en pie árboles dispersos y el uso de postes vivos para las cercas, pueden favorecer a las especies silvestres. Por otra parte, la fauna nativa parece evitar los monocultivos forestales de pino, eucalipto, teca, etc. (Johns 1986, Ochoa et al, 1988, Sick 1988). Estos ejemplos evidencian las respuestas de varios elementos de nuestra fauna a la siembra de diversas especies de plantas y sugieren opciones para el mejoramiento de su hábitat. En cambio, la provisión de alimentos para la fauna durante el período más crítico (Mautz 1978, Schmitz 1990) no encaja con la realidad de los países en desarrollo.

**E. Cajas de nidificación.** El manejo de cobertura tiene que subsanar a veces deficiencias muy puntuales. Por ejemplo, la escasez natural de árboles huecos, agravada a menudo por la tala y otras prácticas forestales, puede ser un factor limitante para patos, loros, guacamayas y otras aves que nidifican en los huecos de los árboles. Esta carencia se puede superar instalando cajas de nidificación en lugares apropiados, tal como comprueban las experiencias en El Salvador (Gómez 1985), Costa Rica (Altuve 1990) y México (Feeke 1991) con el pato silbador *Dendrocygna autumnalis*, y en Venezuela con *Ara macao* (Del Conte y González-Fernández 1995). Al igual,

una escasa cobertura de escape y nidificación se puede remediar a veces con pilas de vegetación leñosa muerta y en áreas muy abiertas se pueden instalar perchas para las aves de rapiña, agentes de control de animales plagas (Giles 1978, Yoakum et al. 1980).

### 9.8.3 Manejo de agua

**A. Manejo no intencional.** Leopold (1933) enfatizó la importancia de los abrevaderos del ganado para la fauna silvestre en las regiones áridas del oeste de los Estados Unidos. Esta aseveración puede extenderse a las tierras de ganadería extensiva de América Latina, donde la fauna silvestre se beneficia, sin costo directo alguno, de la provisión de agua para el ganado en la época seca. A las aguadas tradicionales (pozos, aljibes, préstamos, tajamares, agua retenida por diques o extraída del subsuelo por medio de bombas) se agregan ahora vastas obras hidráulicas que, además de surtir agua para la fauna terrestre, generan hábitat para las especies de humedales y serán tratadas más adelante.

**B. Manejo intencional.** A pesar de los abrevaderos del ganado y las alteraciones de drenaje, el análisis de hábitat puede revelar que la falta de agua excluye a la fauna silvestre de cuantiosos sectores de la unidad de manejo. Para mitigar este factor limitante hay que decidir la ubicación y el tipo de las aguadas a construir y estimar su relación beneficio/costo.

Un mapa del área es esencial en el diseño espacial porque la idea es crear el mínimo de aguadas nuevas, para que el área de influencia combinada de los abrevaderos para las especies prioritarias cubra toda la unidad de manejo. Para tal efecto, Giles (1978) sugiere un diseño por hexágonos, proporcionales al área de influencia de las aguadas. Merece atención también el hábitat circundante; una aguada ubicada en un ecotono puede crear la mejor yuxtaposición para la fauna en su conjunto.

Una aguada ideal es de bajo costo, ajustada a las condiciones del sitio, permanente y adecuada para los animales para los cuales se destina. Puede ser una fosa en un suelo poco permeable que conserva agua de lluvia

para la sequía, un arroyo, caño u otro cauce natural tapado por un dique o un dispositivo que colecta y almacena el agua de lluvia. Yoakum et al. (1980) ilustran varios diseños para las tierras áridas de los Estados Unidos. En sabanas anegadizas el agua es limitante por exceso durante la inundación y por escasez durante la sequía. Para mejorar tales áreas para el capibara se pueden construir aguadas equidistantes en forma de fosas amontonando la tierra al lado de la fosa, para construir una islita que sirve de lugar de reposo durante la inundación (Ojasti 1982, Herrera 1986). Tales mejoras pueden favorecer a muchas otras especies. Si las aguadas se destinan solamente a la fauna silvestre, conviene cercarlas para evitar los daños que pueda causar la afluencia masiva del ganado. Los abrevaderos en forma de tanques o fosas de paredes verticales pueden ser inaccesibles para la fauna silvestres o constituir trampas mortales. Estos inconvenientes se evitan con rampas de acceso (Yoakum et al. 1980).

**C. Conservación de humedales.** Los múltiples valores de los humedales, así como la diversidad de usos que compiten por éstos demandan un ordenamiento multidisciplinario. El manejo de humedales como hábitat de la fauna silvestre tiene por objetivo conservar la dinámica natural del agua que genera el carácter propio y la productividad de humedales y crearlos o mejorarlos, en conformidad con los requerimientos de la fauna.

La conservación de humedales precisa un ordenamiento legal y administrativo a gran escala, amparado incluso por programas de alcance mundial, tales como la Convención sobre Humedales de Importancia Internacional, mejor conocido como Convención Ramsar (1971) y ratificada por varios países latinoamericanos. Este enfoque es necesario por la estrecha relación entre los humedales, las cuencas que los alimentan, y su importancia para las aves migratorias. Las crecientes presiones humanas sobre los humedales costeros en particular demandan esfuerzos compartidos. La creación y operación de áreas protegidas con sus respectivas normas de funcionamiento, incluyendo las actividades admisibles y vedadas, son medidas esenciales para la conservación de humedales a macroescala (FAO/PNUMA 1988a).

El mantenimiento práctico de humedales consiste en manejar ecosistemas con láminas de agua y con una visión

de conjunto, para beneficiar un amplio elenco de especies con requerimientos semejantes (FAO/PNUMA 1985, 1988b). Las acciones de manejo están orientadas hacia 1) el control de la intensidad de usos del propio humedal; esto no implica la exclusión de actividades compatibles con el bienestar del humedal, incluyendo pastoreo, pesca artesanal o turismo a escala moderada, y 2) el seguimiento y control del sistema hidráulico natural, con un énfasis en los flujos externos que surten de agua a área. Por ejemplo, López (1986) encontró que el represamiento de caños en áreas agrícolas aledañas al Refugio de Fauna del Golfete de Cuare, Venezuela, impedía el flujo de agua dulce, lo que redujo la profundidad y la extensión del agua en las albuferas, aumentó la salinidad y, por ende, recortó el período favorable para los flamencos en dicho refugio. Quesada y Jiménez (1988) citan casos similares de humedales de Costa Rica.

**D. Creación y mejoramiento de humedales.** El hombre elimina y genera humedales facilitando u obstruyendo el drenaje. Cualquier barrera que intercepta la escorrentía acumula agua a un lado y reseca el otro. El empeño humano en estabilizar sistemas fluctuantes neutraliza el impulso vital de las perturbaciones naturales y resulta a menudo en sistemas estáticos, menos productivos y poco propicios para una fauna evolucionada en un medio cambiante.

El uso creciente de maquinaria pesada para movimiento de tierra ha acelerado extensas obras hidráulicas en América Latina: la construcción de grandes embalses, sistemas de riego, muros de contención contra inundación por desborde y carreteras-diques en terrenos anegadizos. Estos últimos impiden a menudo el drenaje natural y generan extensas lagunas aguas arriba de la obra. Las cadenas de “préstamos” o fosas que resultan de la extracción de tierra para los diques, pueden conservar agua todo el año. Una amplia gama de especies de humedales, entre patos, aves zancudas, capibaras, caimanes, algunas tortugas y peces parecen aceptar con avidez estos humedales creados (Morales et al. 1981, Ramo 1982, Seijas et al. 1989, Magnusson 1995, entre otros). Sin embargo, también surgen efectos negativos, tales como el reemplazo del pastizal por malezas acuáticas o inmensos espejos de agua, la desaparición de la cobertura arbórea, escasez de lugares secos de reposo durante la

inundación, y la sustitución del mosaico natural por extensos esteros (Ramia 1972, Ojasti 1978, Rivero Blanco 1989). Estas experiencias de los humedales creados y las respuestas de la vegetación a la profundidad y duración de la inundación ofrecen puntos de partida para un manejo planificado de humedales (Escobar 1977, Bulla et al. 1980, Tejos et al. 1990). Pequeñas alteraciones del drenaje bien distribuidas sobre la unidad de manejo pueden producir un mosaico variado de espejos de agua, vegetación emergente y parches secos lo que resulta atractivo para muchas especies de humedales.

#### ***9.8.4 Manejo de hábitat en Latinoamérica***

¿Existe en América Latina un manejo programado del hábitat para fomentar la fauna silvestre? Las respuestas de diferentes especialistas al respecto serán probablemente distintas. Lo cierto es que los sistemas de áreas protegidas, así como las normas legales para racionalizar las deforestaciones y otras alteraciones del entorno protegen, hasta cierto punto, inmensas extensiones de áreas naturales. Al mismo tiempo, como subproducto del desarrollo agropecuario y diversas obras hidráulicas la permanencia de agua en muchos ambientes abiertos es seguramente mejor ahora que bajo condiciones naturales. Es razonable esperar también que la ausencia de grandes depredadores, a consecuencia de su control con fines pecuarios o comerciales, puede favorecer a las poblaciones presas.

Por otra parte, son muy escasas las acciones intencionales dirigidas al mejoramiento del hábitat de la

fauna nativa; por ejemplo, los casos esporádicos como proveer aguadas para la fauna en fundos privados o el hábito de algunos grupos indígenas de dejar parte de la cosecha en los sembradíos para los animales silvestres.

En la etapa actual de desarrollo de América Latina, la primera prioridad en materia de hábitats es indudablemente su conservación. En vista de la alta fracción de fauna neotropical confinada a selvas y otros ambientes primarios, esta prioridad debería ser permanente y establecida en el derecho ambiental. Por otra parte, son cada vez más extensos los hábitats abiertos, sucesionales, alterados y explotados. La fauna de tales áreas es usualmente oportunista, productiva, puede tener vocación para la caza deportiva y suele responder bien al manejo de hábitat. Es probable que las opciones más provechosas del manejo de hábitat se den justamente en tierras alteradas y/o sometidas a usos agropecuarios y forestales. Por eso, es urgente dirigir esfuerzos al manejo experimental de tales hábitats, a fin de desarrollar técnicas cónsonas con nuestros ambientes y evaluar las respuestas poblacionales a diferentes medidas. También conviene desarrollar normas para ajustar otros usos de la tierra a las necesidades de la fauna y establecer las relaciones beneficio/costo para las especies prioritarias y para el ecosistema en su conjunto. Tales estudios indicarán la potencialidad del mejoramiento de hábitat en el manejo de nuestra fauna nativa.

# 10

## EXPERIENCIAS Y ENFOQUES LATINOAMERICANOS

### 10.1 INTRODUCCIÓN

Esta última sección pretende ilustrar algunos enfoques, experiencias y logros del manejo de fauna silvestre en América Latina. Varios hechos resaltan la vocación y la proyección del manejo de fauna de esta región. A pesar de crecientes amenazas ambientales, América del Sur sigue siendo el continente menos intervenido del mundo, poseedor de más de la mitad de los bosques húmedos tropicales existentes y una inmensa diversidad biológica. En muchas áreas, sin embargo, la fauna silvestre como recurso se está agotando y los hábitats sufren un grave deterioro, todo lo cual reclama un manejo urgente. Al mismo tiempo, las décadas recientes son testigos de un apreciable avance en la investigación y el conocimiento de la fauna silvestre neotropical, en la formación de los recursos humanos para su manejo y del desarrollo de los instrumentos legales e institucionales pertinentes. La región ha servido de sede para eventos de la envergadura del IV Congreso Mundial de Parques Nacionales y Áreas Protegidas (Caracas 1992) y la Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo (Río de Janeiro 1992). Estos eventos realzan la importancia del conocimiento y la valoración del ambiente y sus recursos ante los dirigentes políticos y el público en general y promueven acciones concretas, tales como el diseño de las estrategias nacionales de diversidad biológica. La labor que desarrollan las ONGs conservacionistas está en franca expansión y apoya los esfuerzos oficiales en la conservación de la fauna.

Los programas de manejo en marcha en la región constituyen un indicador objetivo de la orientación y alcance actuales del manejo de fauna silvestre. En este orden de ideas presentamos y discutimos a continuación algunos ejemplos de las experiencias de manejo con énfasis especial en la América tropical. Los ejemplos están ordenados como protección, criaderos y aprovechamiento de

poblaciones naturales, a fin de reseñarlos en un marco de referencia coherente. En la práctica existe, sin embargo, un amplio solapamiento entre los tres casos. Un programa de protección puede tener como meta un aprovechamiento posterior y en ambos casos los criaderos pueden completar el manejo en el campo.

### 10.2 PROTECCIÓN

#### *10.2.1 Protección de áreas silvestres*

El logro conservacionista más trascendental de América Latina y el Caribe es sin duda la creación de un extenso sistema de áreas silvestres protegidas. Al celebrarse el IV Congreso Mundial de Parques Nacionales y Áreas Protegidas (1992), la región contó con unas 2000 áreas legalmente protegidas que abarcan más de 2 millones de km<sup>2</sup> o casi 10% de la región (Tabla 10.1). Según este criterio, la región cumple con creces su cuota en la conservación de la biósfera porque cuenta con más del 25% de la extensión de áreas protegidas a escala mundial, aunque abarca solamente un 14% de la superficie terrestre del planeta. La categoría de manejo más difundida es el parque nacional que ocupa 38% de la superficie de las áreas protegidas en la región. Además de la expansión espacial, se ha avanzado en la unificación y ajuste de las figuras legales nacionales con las 10 categorías de manejo de la IUCN (1984), y en el diseño de un sistema de áreas protegidas representativas de la diversidad biogeográfica del Neotrópico (Ormazábal 1988).

La mayoría de las áreas protegidas han sido decretadas en las últimas dos décadas. Una parte de la reciente expansión se debe a la emergencia de reservar áreas prístinas antes que éstas sean arrasadas por la frontera agrícola, a sabiendas de que los servicios de parques nacionales no poseen aún la capacidad de atender todas estas áreas. Las estadísticas de la Tabla 10.1

**Tabla 10.1.** Las áreas silvestres protegidas de América Latina y el Caribe. El renglón otros resume las áreas protegidas en las islas menores del Caribe. Fuente: MARNR/UICN/INPARQUES (1992).

País	Número total	Parques Nacionales	Superficie total, km <sup>2</sup>	Porcentaje del territorio
México	80	48	70 686	3,6
Belice	32	4	7 455	3,3
Guatemala	72	7	27 143	24,9
Honduras	54	13	24 927	22,2
El Salvador	30	6	336	1,6
Nicaragua	38	3	18 338	12,4
Costa Rica	111	12	18 562	36,5
Panamá	36	8	22 872	29,1
Cuba	158	13	18 458	16,1
Jamaica	143	3	1 334	11,7
Rep. Dominicana	18	9	5 521	11,4
Haití	9	3	80	0,3
Trinidad y Tobago	18	0	951	18,5
Colombia	46	36	174 121	15,3
Venezuela	129	39	496 843	52,2
Guyana	10	1	117	0,1
Surinám	16	3	11 414	7,0
Guayana Francesa	-	-	-	-
Ecuador	24	6	112 975	24,5
Perú	48	7	134 656	10,5
Bolivia	48	13	221 885	20,2
Brasil	218	64	396 565	4,7
Paraguay	39	10	11 909	2,9
Uruguay	21	0	1 359	0,7
Argentina	201	11	132 652	4,8
Chile	111	31	169 261	22,5
Otros	323	29	3 303	11,6
Total	2 033	379	2 083 754	9,95

subestiman la cantidad y extensión actual (2000) de las áreas protegidas, por la creación de nuevas áreas y figuras legales, especialmente de orientación social o antropológica, tales como reservas indígenas, comunales

y extractivas (Castaño Uribe 1993). En adición a las áreas decretadas oficialmente, algunos propietarios rurales protegen la fauna silvestre en sus predios por motivos económicos y conservacionistas. En Venezuela la fauna

silvestre alcanza a menudo mayor abundancia en tales reservas privadas que en las áreas protegidas por el Estado.

En el futuro cercano se espera completar la representatividad de las áreas protegidas en su conjunto, pero más que todo, consolidar el sistema existente y garantizar su continuidad en el tiempo. Un reto importante a este respecto es lograr la cooperación de las comunidades asentadas dentro o cerca de las áreas protegidas, las cuales se han visto perjudicadas por las restricciones impuestas (Alcorn 1993). Para tal efecto se debe ampliar la participación local en la toma de decisiones y en el manejo de estas áreas, la concientización de los lugareños, y la creación de incentivos, por ejemplo, un uso sostenible de recursos en las zonas de amortiguación, empleo, ingresos, servicios públicos básicos y otras mejoras de su nivel de vida (Barzetti 1993, Anónimo 1996). Por otra parte, la calidad del manejo de las áreas protegidas se ve limitada por la escasez de fondos. A pesar de la creciente participación de las ONGs, la custodia, investigación y manejo de las áreas protegidas requiere mayor apoyo extraregional. Los esfuerzos que vienen desplegando los países del área en la preservación de un vasto sector de la biodiversidad mundial justificarían plenamente esta contribución (Barzetti 1993, Castaño Uribe 1993, MARNR/UICN/INPARQUES 1992).

Desde la perspectiva del manejo de fauna, la protección de áreas silvestres resguarda teóricamente toda la vida animal presente en las mismas conservando tanto sus hábitats como sus poblaciones y constituye así la estrategia principal de preservación de la diversidad biológica. La gran mayoría de tales áreas protegen los ecosistemas y su fauna contra todo impacto humano, sin otro manejo específico. En algunos casos, en cambio, la conservación de determinados animales constituye un objetivo rector: la vicuña en la Reserva Nacional Pampa Galeras, Perú, y el Parque Nacional Lauca, Chile, tortugas de río en la Reserva Biológica de Río Trombetas, Brasil, y los guácharos en el Parque Nacional El Guácharo, Venezuela. Esto implica un resguardo, seguimiento y manejo activo de tales poblaciones. Algunas áreas protegidas se utilizan para la repoblación de especies localmente extintas, por ejemplo, los camélidos andinos (Reserva de Producción Faunística Chimborazo, Ecuador) y el

cocodrilo del Orinoco (Refugio de Fauna Caño Guaritico, Venezuela). Asimismo, la aplicación del concepto de corredores ecológicos en el diseño de sistemas y áreas protegidas (Vega 1994, Yerena 1994) alivia los problemas de aislamiento que sufren muchas especies amenazadas.

### **10.2.2 Rescate de poblaciones de reptiles**

**A. Tortugas fluviales.** Programas de rescate y restauración de poblaciones de la gran tortuga fluvial *Podocnemis expansa* constituyen una de las actividades conservacionistas más distintivas de América tropical (Soini 1997). Estos quelonios se congregan para reproducirse en determinadas playas lo cual facilita tanto su captura como su protección. Ya en la época colonial los misioneros jesuitas implantaron medidas incipientes para su conservación (Humboldt 1819). Sin embargo, la intensa extracción de las tortugas y sus huevos por más de dos siglos dejó sus poblaciones en un ruinoso estado. Recién en las últimas décadas los países amazónicos han iniciado programas dirigidos a su rescate y recuperación.

El programa de mayor envergadura es el de **Brasil**, iniciado en 1979, que se desarrolla en numerosas áreas de desove en ocho estados amazónicos (IBAMA 1989). Su objetivo general es proteger las principales tortugas dulceacuícolas en su época de reproducción. Primero se realizó el inventario de las playas de desove en esta inmensa región y se seleccionaron las áreas prioritarias para ser atendidas. En cada puesto de trabajo se establece un campamento por 4 a 5 meses en el período reproductivo de las tortugas, que coincide con las aguas bajas (Alho y Pádua 1982). El programa abarca actividades simultáneas de manejo, guardería, educación e investigación.

El manejo directo empieza con la limpieza de los presuntos lugares de desove, y su señalamiento para desviar la navegación fluvial y la pesca de las aguas adyacentes a las playas, donde se congregan las tortugas antes de reproducirse. Una vez iniciado el desove, se localizan y marcan los nidos individuales o las áreas de nidificación con fines de su conteo y seguimiento. En esta etapa se realiza también el transplante de nidos propensos a inundarse antes de su eclosión a bancos más altos. Al culminarse el período de incubación, se recolectan los neonatos y se les mantiene en lagunitas naturales o

artificiales, protegidas contra depredadores y provistas de alimento, a fin de resguardarlos durante la etapa más vulnerable de su vida. Al cabo de pocas semanas, las crías son liberadas en las playas o lagunas costeras con abundante vegetación. El programa incluye también un manejo semejante de *Podocnemis unifilis*, de menor tamaño, más solitario y de distribución más amplia que *P. expansa*.

Conjuntamente con el manejo se realiza la guardería en las áreas de reproducción, a fin de evitar tanto la captura de las tortugas ponedoras y el saqueo de sus nidos como cualquier perturbación que pueda atrasar el desove y aumentar el riesgo de inundación de las nidadas. A la vigilancia puntual se agrega la fiscalización del transporte fluvial y terrestre y de los mercados para impedir el comercio ilegal de estos quelonios. Se realizan también campañas de educación ambiental con una atención particular a las comunidades aledañas a las áreas de desove.

Como resultado del programa, se han liberado (hasta 1989) unos 10 millones de tortuguillos. Las estadísticas de la producción anual de crías demuestran, en la mayoría de los casos, un aumento sostenido, habiendo sobrepasado el límite de un millón de crías por año en 1987 (IBAMA 1989). Luz et al. (1997) reseñan la cifra actualizada de casi 30 millones de tortuguillos rescatados durante los 18 años del programa.

En el **Perú** amazónico, el manejo de las tortugas fluviales se concentra en la Reserva Nacional Pacaya-Samiria a partir de 1979 (Soini et al. 1995, Soini 1997). El proyecto consta del seguimiento, investigación y manejo de poblaciones de *Podocnemis expansa*, *P. sextuberculata* y *P. unifilis* -la más abundante-. En esta área, sujeta a intensa extracción furtiva de las tortugas y sus nidos, el manejo se concentra en el transplante de todas las nidadas naturales a nidos artificiales y la liberación de los neonatos a orillas del río. En el transcurso del proyecto se han liberado 179.000 tortuguillos, incluyendo unos 57.000 de *Podocnemis expansa*. No se sabe, sin embargo, si esto alcanza a reponer las pérdidas por la extracción de tortugas adultas. Un proyecto semejante del río Caquetá, Parque Nacional Cahuinarí, **Colombia**, comparte las mismas acciones de manejo, pero enfatiza al mismo tiempo la capacitación de las comunidades lo-

cales para asumir la responsabilidad del manejo sostenible de este recurso (Martínez y Rodríguez 1997).

En **Venezuela**, el seguimiento de las poblaciones de *Podocnemis expansa* del Orinoco Medio data de 1945 alcanzando mayor intensidad en el período de 1961 a 1965 (Ojasti 1967, 1971). La especie está vedada en el país desde 1962 y en las décadas siguientes, sus playas de desove contaron con cierto grado de protección. El área principal de desove fue decretada como refugio de fauna en 1989. Al mismo tiempo el Servicio Autónomo PROFAUNA implantó un programa permanente de guardería, manejo y educación en esta área. A semejanza del programa de Brasil, el manejo consta del seguimiento de la reproducción, conteo de nidos, transplante de nidos depositados en playas muy bajas y el rescate y liberación de las crías de aquellas nidadas amenazadas por la creciente. Incluye también el levante de hasta 10.000 tortuguillos en criaderos hasta la edad de un año, con fines de repoblación. El número anual de nidos se ha mantenido relativamente constante en los años recientes, alrededor de 1000 (Licata 1994).

Todos estos proyectos pretenden fomentar la sobrevivencia en las etapas de vida más vulnerables del tortuguillo, aunque no se sabe aún hasta que punto la protección brindada mejora la sobrevivencia y reclutamiento en su ambiente natural. Al igual que en otros quelonios, la determinación del sexo de *Podocnemis expansa* depende de la temperatura de incubación (Alho et al. 1985). Sin embargo, se ignora el posible efecto del transplante de nidos sobre la proporción de sexos de los neonatos. Tampoco se ha logrado proteger efectivamente a las tortugas adultas fuera de sus áreas de reproducción. De esta manera, entre los beneficiarios principales de este laudable esfuerzo figuran los mismos cazadores furtivos que constituyen la mayor amenaza de la especie. Esto conspira contra el programa y aconseja una acción más enérgica en la guardería y educación ambiental.

**B. Tortugas marinas.** La protección de las tortugas fluviales es un caso especial del resguardo de las tortugas acuáticas amenazadas y especialmente las marinas, en sus lugares de desove a escala mundial. En América Latina, tales programas, a menudo a cargo de ONGs nacionales, se desarrollan por lo menos en Brasil, Costa



Rica, Cuba, México, Nicaragua, Panamá, Surinam y Venezuela. Las acciones de manejo incluyen la protección legal de las tortugas, sus nidos y áreas de desove, patrullaje y resguardo de las playas, racionamiento de la extracción de huevos, transplante de nidos amenazados por saqueo, erosión de la playa o mareas, liberación de los neonatos o su levante a mayor tamaño. También comprenden la educación ambiental, la fiscalización del comercio, así como la investigación y el seguimiento, que implica a menudo el marcado y recaptura de las tortugas y conteos de nidos (Schulz 1975, Gremone y Gómez 1979, Ehrenfeld 1995).

En **Brasil**, por ejemplo, el programa de la fundación Pró-Tamar (iniciado en 1983) abarca el patrullaje y rescate de nidos para su transplante a lo largo de unos 1000 km de costa atlántica y resulta en la liberación de un número creciente de crías, hasta más de 250.000 en 1993. Sin embargo, existen controversias sobre el grado de manipulación que realmente beneficia a las poblaciones de tortugas (Frazier y Salas 1986, Ehrenfeld 1992, 1995). Por la alta movilidad de las tortugas marinas, los programas de su manejo -o la falta de los mismos- repercuten a escala internacional y su éxito global exige una estrecha cooperación entre todos los países involucrados.

**C. Cocodrilos.** Todos los cocodrilos neotropicales se consideran amenazados. Son protegidos por leyes nacionales y se encuentran en varios humedales costeros protegidos en el área del Caribe. Como ejemplo del manejo proteccionista se resume el caso de *Crocodylus intermedius*, localmente conocido como el caimán del Orinoco, y considerado como una de las especies más amenazadas del mundo.

Este cocodrilo era abundante en los Llanos colombo-venezolanos hasta que la caza comercial para sus cueros entre 1930 y 1950 redujo la especie a pocas poblaciones relictas. Éstas son amenazadas ahora por el saqueo de nidos, matanza circunstancial de adultos y la contaminación ambiental. Los planes para su conservación en **Venezuela** en las últimas dos décadas se deben a iniciativas privadas: ONGs, principalmente FUDENA, algunos investigadores y propietarios rurales, coordinados por el Grupo de Especialistas en Cocodrilos de Venezuela (Arteaga 1993). Las actividades realizadas incluyen el

inventario de las poblaciones locales y la cría en cautiverio con fines de repoblación. Los cuatro criaderos ubicados en los Llanos producen crías que son levantadas en cautiverio hasta uno o dos años de edad para fortalecer las poblaciones naturales. Entre 1990 y 1995 se liberaron 1240 individuos, la mayoría de ellos en el Refugio de Fauna de Caño Guaritico, creada en 1989 para ofrecer un hábitat seguro para la especie.

Estos esfuerzos se han integrado ahora en un plan estratégico «Supervivencia del caimán del Orinoco en Venezuela» con la participación de varios ONGs, el Servicio Autónomo PROFAUNA y el Instituto Nacional de Parques (Seijas y Chávez 1994). Los objetivos del plan son 1) consolidar o restablecer, en un plazo de 15 años, al menos 10 poblaciones viables de la especie en distintas localidades dentro de su distribución histórica, y 2) diseñar estrategias de manejo que garanticen la supervivencia en hábitats marginales, dispersos y conflictivos que la especie ocupa en la actualidad. El primer objetivo implica la creación o fortalecimiento de poblaciones, al menos de 100 individuos mayores de un año, en una red de áreas protegidas y dotadas de hábitats idóneos, por medio de la liberación de animales jóvenes procedentes de los criaderos existentes. Este plan mancomunado incluye también el seguimiento de los animales liberados, educación ambiental y guardería.

### 10.2.3 Protección de aves amenazadas

Varios grupos de aves neotropicales, incluyendo crácidos, flamencos, rapaces, tucanes y psitácidos, presentan serios problemas de conservación y son objeto de seguimiento y protección, por medio de leyes nacionales, control de su comercio internacional, resguardo de áreas silvestres y manejo poblacional directo (Goodwin y Rodner 1987, Sick 1988, Pérez y Eguiarte 1989, Thiollay 1989b, Silva y Strahl 1991, Collar y Juniper 1992, Strahl et al. 1997). El proyecto de conservación de la cotorra margariteña (*Amazona barbadensis rothschildi*), conducido por Provita (una ONG venezolano) en cooperación con la Wildlife Conservation Society y el Ministerio del Ambiente, ofrece un ejemplo de este enfoque.

El proyecto, en marcha desde 1989, tiene por objeto la recuperación y conservación de las poblaciones de

*Amazona barbadensis* en las islas de Margarita y La Blanquilla (Albornoz et al. 1994, Provita 1995). Incluye actividades de investigación, educación ambiental y manejo. Esta población insular está amenazada principalmente por el saqueo de los pichones para mascotas y por la minería de arena que degrada sus hábitats. El plan de manejo pretende aumentar el reclutamiento de la población por medio de la guardería de las áreas de nidificación, utilización de «nidos nodriza» para fomentar el reclutamiento y una concientización conservacionista a nivel local. Incluye también conteos periódicos de la población en sus dormitorios, seguimiento del éxito reproductivo y el mantenimiento en cautiverio de animales decomisados con fines de su eventual liberación.

La guardería redujo sustancialmente el saqueo de pichones en el área de estudio intensivo, mientras que en otros sectores la mayoría de las nidadas fueron saqueadas. La ubicación de pichones procedentes de decomisos, de nidos parcialmente depredados o de alto riesgo de saqueo, en nidos activos con bajo número de pichones, llamados nidos nodriza, aumentó también el éxito reproductivo por nido. Asimismo se logró alentar el apoyo popular para la protección de la cotorra por medio de campañas educativas a todo nivel y promocionándola como el ave regional del Estado Nueva Esparta. En la actualidad, se está analizando una propuesta para la creación de un área legalmente protegida para asegurar la conservación de un sector prioritario de su hábitat.

La población de la cotorra experimentó un aumento sostenido desde 700 individuos en 1989 hasta 1850 en 1996. Sin embargo, aún no se ha logrado crear suficiente capacidad en los pobladores locales para atender este programa, sino que su consolidación depende del esfuerzo continuo por parte de Provita.

#### **10.2.4 Planes de conservación de mamíferos**

Al igual que en el caso anterior, la conservación de mamíferos se sustenta básicamente en la legislación y en las áreas silvestres protegidas. También existen planes de acción regionales para atender ciertos grupos clave, tales como los primates (Mittermeier et al. 1986), los camélidos (Torres 1992) y los perros de agua (Lutrinae)

(Chehébar 1990), entre otros. Estos planes, promovidos por la UICN, WWF y otras organizaciones internacionales, identifican y evalúan el estado actual de las poblaciones en diversos países, los factores que las amenazan, y proponen planes para su rescate y recuperación. El caso de la vicuña en el Altiplano andino ofrece un ejemplo de la restauración exitosa de poblaciones de mamíferos.

La vicuña es el herbívoro principal del Altiplano andino. Su población precolombina en el **Perú** se estima en 2 millones. A pesar de múltiples leyes protectoras a partir de 1577, la caza furtiva redujo sus poblaciones al borde de la extinción en los años 60, cuando el total para el país se ubicó entre 5000 y 10.000 individuos dispersos (Grimwood 1969).

En la misma época (1964), el Servicio Forestal y de Caza del Perú, conjuntamente con otras instituciones, inició un enérgico plan de rescate de la vicuña en Pampa Galeras, Ayacucho, área que se decretó como Reserva Nacional en 1967; un año después se firmó un convenio entre Bolivia y Perú para reforzar la protección de la vicuña. El objetivo a largo plazo del Proyecto Especial Utilización Racional de la Vicuña es repoblar 150.000 km<sup>2</sup> de puna con 3 millones de vicuñas. Además se contempla desarrollar tecnología para el manejo de la especie, apoyar y capacitar a las comunidades campesinas de la puna para su manejo y aprovechamiento, bajo la supervisión del Estado (Brack Egg 1980). La restauración de las poblaciones de vicuña se plantea como una alternativa económica para la sierra peruana, ya que la valiosa lana de este camélido puede cosecharse anualmente por esquila. Este ingreso generaría un poderoso incentivo para su conservación. La estrategia del proyecto es recuperar las poblaciones de vicuña en áreas naturales protegidas por medio de la represión de la caza y comercio ilegales, educación ambiental, reducción de competencia forrajera entre la vicuña y los ungulados domésticos y la translocación de grupos de vicuñas a nuevas áreas protegidas (Brack Egg et al. 1981, Hofmann et al. 1983).

Como resultado de estos esfuerzos, la población de vicuñas del área nuclear de Pampa Galeras creció de 800 en 1967 a casi 5000 en 1978 (Fig. 6.2). El área sometida

a manejo aumentó de 65 km<sup>2</sup> a 9000 km<sup>2</sup> y la población total del Perú alcanzó 65.000 (Brack Egg 1980). El proyecto sufrió después serios reveses a causa de la actividad guerrillera. No obstante, para el año 1990 estaban en marcha seis subproyectos regionales cubriendo un área de 44.236 km<sup>2</sup> y la población alcanzó casi 100.000 vicuñas. Además se está implementando “Comités Comunales de Vicuñas” para delegarles una responsabilidad cada vez mayor en el resguardo y aprovechamiento sostenible de la vicuña (Torres 1992).

Un programa parecido de la Corporación Nacional Forestal en el norte de **Chile** incluye guardería en un área de 5000 km<sup>2</sup> y conteos de vicuñas en 15.000 km<sup>2</sup> en nueve unidades de manejo. La población de vicuñas del Parque Nacional Lauca aumentó de 4015 en 1975 a 10.000 en 1990 y el total para el país se estima en 27.900. El proyecto contempla también la participación de las comunidades locales, la esquila experimental de lana y la expansión del programa a nuevas áreas (Rodríguez y Torres 1981, Torres 1992). Planes semejantes se adelantan también en Bolivia y Argentina.

### 10.3 ZOOCRIADEROS

Las políticas de fauna de América Latina se destacan por su acentuado énfasis en la cría de animales silvestres en cautiverio, como un uso sostenible principal del recurso. Numerosos autores (Coimbra Filho 1973, 1986, Nogueira Neto 1973, Dourojeanni 1974, Mondolfi 1976, Parra et al. 1978, Alho 1985, 1986, FAO/PNUMA 1985, Werner 1991, Benezra 1994, Gómez Cely et al. 1994, Smythe y Brown 1995, entre otros) discuten y respaldan esta opción. La cría de animales silvestres cuenta con una sólida base jurídica en los países de la región y constituyen a menudo el único uso comercial legalmente admisible de la fauna nativa. Los animales producidos en cautiverio también cuentan con un trato preferencial en el comercio internacional de especies silvestres.

#### 10.3.1 Tipos de criaderos

Los criaderos de animales silvestres o zoocriaderos abarcan un amplio gradiente desde la propagación de animales silvestres confinados en jaulas o corrales hasta

las poblaciones manejadas de caimanes o capibaras en fundos pecuarios. Según las normas de CITES (Resolución de la Conferencia de las Partes 2.12 de 1979, referido según CITES 1996), vigentes en casi todos los países de la región, el término **criado en cautividad** debería aplicarse únicamente a las poblaciones en cautividad, mantenidas sin introducción de especímenes silvestres, es decir animales nacidos y levantados exclusivamente en un medio controlado, donde el criador les suministra un espacio idóneo, alimento, limpieza, cuidado sanitario y protección contra la depredación. Un criadero satisface los mandatos de CITES cuando «se haya podido demostrar que es capaz de producir de manera fiable progenie de segunda generación en un medio controlable». Este concepto concuerda con la idea de **zoocriadero cerrado** (Venezuela 1994b), y es la única opción productiva cuando las poblaciones naturales de la especie están agotadas.

Por otra parte, el «rancheo» o **cría en granjas** «significa criar especímenes capturados en el medio silvestre en un medio ambiente controlado» (CITES 1996, Resolución 3.15). Esta modalidad, conocida también como **zoocriadero abierto**, es viable solamente cuando la especie objeto de la cría es relativamente abundante, por lo cual en aras de asegurar una producción continua, el criador debería conservar las poblaciones naturales. Tanto para el caso de la cría en cautiverio como en granjas, CITES estipula que estas actividades nunca deben perjudicar a las poblaciones naturales sino incentivar su conservación.

La escala espacial de los criaderos varía desde sistemas **intensivos** en corrales o atendidos enteramente por el criador, hasta sistemas **semi-intensivos**, cuando los animales viven en extensiones cercadas de hábitat natural, como en el caso de la producción de ungulados nativos en sabanas africanas, de primates en islas o de tortugas en lagunas, obteniendo por lo menos una parte de su alimento de su hábitat.

#### 10.3.2 Criaderos de reptiles

Dos aspectos biológicos condicionan la cría de los grandes reptiles: 1) su elevado tamaño de nidada, aunado a la alta

mortalidad prenatal y de recién nacidos (que se pueden evitar en cautiverio), y 2) un lento crecimiento y ciclo de vida largo que no estimula el levante de las crías hasta adulto. Por eso, la mayoría de los criaderos de reptiles son de ciclo abierto.

**A. Tortugas.** La sobrevivencia de las tortugas gigantes (*Geochelone elephantopus*), endémicas de las Islas Galápagos, Ecuador, y amenazadas por la depredación de sus nidos, depende en gran medida del Centro de Crianza de Santa Cruz. Este criadero mantiene un plantel reproductivo permanente de estas tortugas y atiende también la incubación de nidadas rescatadas de otras islas. Todas las crías se levantan hasta la edad de 4 años, cuando son repatriadas a sus islas de origen (Cayot e Izurieta 1993). Hasta 1991 se han liberado 1237 tortugas; la meta del programa es producir 50 crías al año de cada raza insular. En Venezuela se cuenta con experiencia reciente de criaderos cerrados de *Geochelone carbonaria* con fines de exportación de sus crías para mascotas.

Alho (1985, 1995) propuso un sistema de producción de la tortuga *Podocnemis expansa* en tanques y lagunas, desde recién nacidos hasta adultos, liberando anualmente de 10% de cada cohorte para fortalecer las poblaciones naturales. Al cabo de 8 años, un lote inicial de 5000 debería resultar en 1500 adultos con un valor de \$ 22.500. La mayoría de los criaderos de estas especies hasta el presente son los destinados a proteger a los recién nacidos (ver 10.1.2). Sin embargo, según Luz et al. (1997), un 10% de la producción anual de tortuguillos de la Amazonia brasileña se destina a criaderos para la producción comercial. En los mejores criaderos los animales alcanzan el peso comercial de 1,5 a 5 kg en 3 ó 4 años. Para la fecha de este estudio funcionaron en Brasil 43 criaderos oficialmente registrados con un plantel total de casi 340.000 tortugas.

**B. Caimanes.** *Caiman crocodilus* (incluyendo *yacare*) es el único crocodílido neotropical de importancia comercial en la actualidad, después del agotamiento de las especies de mayor valor. Las exportaciones de cueros de caimán provienen principalmente de poblaciones naturales (ver 10.4.2). Además han surgido criaderos comerciales de esta especie por iniciativa de propietarios rurales en varios países.

Los zoocriaderos en **Colombia** son de ciclo cerrado, con un plantel fijo de reproductores (3 hembras por macho) alojados en un sistema de lagunas artificiales (Rodríguez 1989). La tasa anual de nidificación varía de 33 a 55%. Las nidadas, de 25 a 30 huevos, son recogidas y sometidas a incubación artificial por unos 75 días, lográndose tasas de eclosión de 60 a 84%. Las crías se levantan en tanques de cemento con una lámina de agua y una parte seca con una dieta óptima para su crecimiento. Su alimento consiste de pescado y residuos de matadero, procedentes del mismo fundo, complementados con vitaminas y minerales. A la edad de un año (79 a 86 cm de longitud total) se sacrifican y procesan los cueros, dejando las instalaciones a disposición de la próxima cohorte. En 1994 existían en el país 84 criaderos autorizados (Gómez Cely et al. 1994).

En **Venezuela**, en cambio, prevalecen los criaderos de ciclo abierto, es decir, levante de crías procedentes de la incubación de nidadas naturales. Las normas vigentes permiten extraer hasta el 50% de los nidos contados en un fundo para el criadero. En un principio, las crías se mantuvieron en el criadero por un año o más, para ser liberadas luego en el mismo fundo, a fin de aumentar el reclutamiento de la población, sometida a la extracción de adultos. En la actualidad, la mayoría de las crías de uno o dos años de edad se sacrifican para la exportación de sus cueros. Además se permite exportar aquellas crías de crecimiento muy lento o “sutes” como mascotas. (Velasco y Quero 1995). Entre 1991 y 1993 se exportaron unos 24.500 cueros producidos en cautiverio (10% de la exportación venezolana de los cueros de caimán durante el mismo lapso) y 30.000 caimanes mascotas. De los 29 criaderos autorizados desde 1990, sólo 13 permanecieron activos en 1994 (MARNR 1995b).

Estas experiencias comprueban la viabilidad biológica de la cría de caimanes, incluso con tecnologías poco refinadas. Sin embargo, la rentabilidad de los criaderos está limitada por el menor valor de los cueros de caimán, en comparación con los de las especies clásicas (*Crocodylus* spp. y *Melanosuchus*), la inestabilidad de los precios internacionales y las dificultades de la comercialización del producto por parte de productores medianos (Magnusson 1995, Ross 1995, Thorbjarnarson y Velasco 1998).

Varios criaderos cerrados están produciendo *Crocodylus acutus* y *C. intermedius* con fines de restauración de sus poblaciones naturales (Ramo et al. 1992, Seijas y Chávez 1994). Estas especies presentan también mayor vocación para la cría comercial rentable por su mayor tamaño, crecimiento más rápido y mejor precio internacional de sus productos (Rodríguez 1989, TCA 1995).

**C. Iguanas.** Este proyecto que adelanta el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales en Panamá tiene por objeto el desarrollo de técnicas para proveer alimento e ingresos a los campesinos por medio del manejo de esta especie y su conservación en vista de la popularidad de su carne y huevos como alimento humano, especialmente en América Central (Fitch et al. 1982, Werner 1991). Como producto de las investigaciones básicas se diseñó un modelo de cría para familias campesinas, basada en obtención de huevos de nidos artificiales y su incubación y el levante de las crías en cautiverio hasta 9 meses de edad, a fin de evitar la alta mortalidad en las primeras etapas de su vida. Ya se cuentan con pruebas convincentes sobre la adaptabilidad de las crías en ambiente natural.

El plan de producción contempla tres alternativas para el levante de crías hasta la talla comercial de 3 años de edad: 1) zocría cerrada incluyendo la reproducción y el levante, 2) liberación de las crías en áreas boscosas aledañas a la vivienda del campesino y su captura posterior como adultos, 3) igual al caso anterior, pero con suplementación alimentaria -para retener las iguanas en la cercanía de la casa del campesino y para aumentar la capacidad de sustentación del área- y un plantel reproductivo en cautiverio. Esta última opción parece ser la más viable. La plantación de árboles para mejorar el hábitat de las iguanas complementa el plan. La población rural muestra interés en invertir trabajo en el plan, pero a menudo no cuentan con fondos para las instalaciones (Vaughan 1990, Werner 1991, FAO/PNUMA 1992). Aparte de este proyecto, existen criaderos comerciales de iguanas, orientados a la producción de neonatos para la exportación de mascotas (Gómez Cely et al. 1994, MARNR 1995b). De hecho, la cría de reptiles para la exportación de juveniles en vivo parece ser una de las

opciones más rentables de los zoocriaderos.

### 10.3.3 Cría de aves silvestres

Las aves canoras y de ornato figuran entre las mascotas más populares en América Latina. La mayoría de los aficionados a las aves de jaula poseen uno o pocos individuos, mientras que algunos se convierten en coleccionistas de especies raras o criadores ocupacionales, sin que exista un límite nítido entre la tenencia de mascotas y la zocría. Algunas aves neotropicales de gran demanda se producen en cautiverio, a mayor escala fuera de la región (Clubb 1992, Benezra 1994, Baal y Hiwat 1996). Sin embargo, la mayoría de las aves nativas en cautiverio en América Latina -al igual que las que se exportan- provienen de poblaciones naturales. Esto significa que los aficionados pueden ser más consumidores que productores de sus animales de compañía. La escasez de criaderos cerrados para aves en nuestro medio puede deberse a la facilidad para obtener las mascotas comunes de las poblaciones naturales, la complejidad y lentitud de la cría de las especies de ciclo largo y alto precio, aunado a la inseguridad jurídica de su tenencia y comercialización ahora y en los años venideros.

Una alternativa a la zocría cerrada de psitácidos puede ser la modalidad abierta sugerida por Beissinger y Bucher (1992): fomentar el número de parejas reproductivas instalando cajas de nidificación en sus hábitats naturales y extrayendo de los nidos el pichón de menor tamaño (cuya probabilidad de sobrevivencia es baja) para su levante en cautiverio hasta la talla comercial. Algunas experiencias apoyan la viabilidad de esta propuesta (Beissinger y Bucher 1992, Del Conte y González-Fernández 1995, Morales 1996).

### 10.3.4 Criaderos de mamíferos

Las comunidades indígenas y campesinas acostumbran tener diversas especies de mamíferos nativos como mascotas, pero los mamíferos domésticos propios del Neotrópico se restringen al cuy (*Cavia porcellus*), la lama (*Lama glama*) y la alpaca (*Lama pacos*), todos de origen andino. A estos se agregaron en el siglo veinte el coipo y la chinchilla, roedores sureños que se están criando en

cautiverio por sus pieles, dentro y fuera de la región (Coimbra Filho 1973). Los demás mamíferos nativos de interés para la zootecnia incluyen primates, la paca, capibara, ratas espinosas (*Proechimys* spp.), entre otros.

**A. Primates.** Los mamíferos silvestres neotropicales de mayor demanda como mascotas o animales experimentales son los primates. Este mercado generó exportación masiva de primates capturados de poblaciones naturales hasta la suspensión de esta actividad en los años 70 por razones conservacionistas. Un ejemplo sobre la producción de primates amazónicos en cautiverio lo ofrece el Centro de Reproducción y Conservación de Primates (CRCP), que forma parte del Proyecto Peruano de Primatología sustentada sobre un convenio entre el Ministerio de Agricultura, la Universidad Nacional Mayor de San Marcos y la Organización Mundial de Salud (Encarnación et al. 1990). El CRCP, fundado en 1976 y ubicado en Iquitos, reproduce especies locales de interés biomédico (*Saguinus mystax*, *S. labiatus*, *Aotus nancymai*, *A. vociferans*, *Saimiri boliviensis*, *S. sciureus*). En conformidad con sus hábitos sociales, parejas de *Saguinus* y *Aotus* se mantienen en jaulas individuales dispuestas en amplios galpones y *Saimiri* en grupos mayores. El centro ha logrado valiosas experiencias en la propagación de los primates en cautiverio, pero aún no alcanza a producir cantidades apreciables de monos para la demanda externa. En un proyecto paralelo de cría semi-intensiva en una isla (8,3 km<sup>2</sup>) cercana a Iquitos, una población introducida de 75 *Saguinus mystax*, censada anualmente, alcanzó 126 individuos en 7 años ( $r=0,074$ ) (Moya et al. 1990).

Por otra parte, la meta del Centro Primatológico de Río de Janeiro es salvar al menos algunas especies de primates de Brasil, sobre todo los monos endémicos de la región oriental (Coimbra Filho 1986). Para la fecha de la publicación citada, el centro contaba con modernas instalaciones, 63 jaulas modulares (Fig. 10.1) y colonias reproductivas de 8 especies endémicas de la Floresta Atlántica, (ahora reducida al 2% de su extensión original). La estrategia del centro es asegurar la sobrevivencia de estas especies amenazadas en cautiverio -al menos 10 parejas por especie de diferentes localidades-, surtir de pie de cría a otros criaderos conservacionistas y

reintroducir las especies a áreas naturales idóneas y debidamente protegidas dentro de sus áreas de distribución histórica.

**B. Paca.** Este gran roedor presenta, en apariencia, poca vocación para la cría en cautiverio por sus hábitos solitarios, agresividad y baja capacidad reproductiva (una cría por parto, hasta 2 partos por año). Sin embargo, su cría artesanal es popular en América tropical, a raíz de su exquisita carne. Generalmente se trata de criaderos de pocos animales confinados en un recinto o de algunas parejas en sendas jaulas (Matamoras 1980). A semejanza del caso de aves, estos criaderos caseros presentan diferentes matices entre la tenencia de mascotas y sistemas de producción y su éxito suele ser modesto. La cría tradicional de pacas ha propiciado varios estudios y experimentos encaminados hacia la mayor eficiencia de esta actividad.

El proyecto de mayor envergadura, conducido en el Instituto Smithsonian de Investigación Tropical en Panamá, consolida la tecnología de la cría de pacas, incluyendo el diseño de las instalaciones, manejo del plantel de cría, alimentación y sanidad (Smythe y Brown 1995). El proyecto enfatiza la socialización temprana de las crías con el criador, que resulta en animales más mansos y sociables. Esto, a su vez, permite establecer grupos reproductivos de un macho con varias hembras, que resulta en un mayor número de crías por plantel adulto, en comparación con la cría tradicional por parejas. También facilita el manejo y seguimiento de los animales y disminuye la mortalidad. Se estima que un criadero de 10 jaulas, cada una con un macho con cinco hembras debe producir a partir del quinto año, 100 pacas de 6 kg. por año. El iniciar el criadero con animales mansos, procedentes de otros criaderos, permite alcanzar una plena producción en menor tiempo. Este modelo representa un gran avance técnico, pero no garantiza aún la rentabilidad del criadero, que depende en gran medida del costo de la infraestructura, la tasa reproductiva y la demanda comercial (Smythe y Brown 1995). También requiere un manejo y seguimiento muy cuidadosos y es difícilmente aplicable en el caso de microempresa campesina. Vergara (1982) y Tapia Román (1997) comentan experiencias y perspectivas de la cría de agutíes (*Dasyprocta* spp.) en Colombia y Ecuador.

**C. Capibara.** El interés en la cría y domesticación del capibara radica en su gran tamaño, alta tasa reproductiva y su condición de herbívoro pastador apacible, aunque, al contraste con la paca, su carne tiene menor demanda. Experiencias acumuladas en criaderos experimentales en institutos de investigación documentan las aptitudes zootécnicas de esta especie (González Jiménez 1995).

En el sistema de **cría intensiva** de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela, la infraestructura del criadero consistió en corrales de concreto de 120 m<sup>2</sup> con un pozo central y un sector techado, destinados para grupos reproductivos permanentes de un macho con cinco hembras (Parra et al. 1978). Las hembras próximas a parir se aislaron en corrales menores hasta el destete de las crías de un mes de edad. Las crías destetadas se levantaron en corrales mayores hasta alcanzar el peso comercial de 35 kg en 10 meses. El alimento básico consistió en pasto de recorte (*Pennisetum purpureum*, 70% del peso seco) y un alimento concentrado con 15% de proteína. Esta dieta duplica la ganancia de peso en animales jóvenes obtenida con pasto solamente o en condiciones naturales. Se lograron dos partos por año con un promedio de 3,7 crías. Sin embargo, la mortalidad de neonatos resultó elevada, un 43%.

El capibara conserva en cautiverio su organización de grupos territoriales tipo harén. El comportamiento agonístico aumenta y la fecundidad por hembra disminuyen en función del tamaño del grupo, que no debería exceder 7 individuos (Sosa Burgos 1981). Nogueira et al. (1999) sostienen que los infanticidios se pueden minimizar formando los grupos reproductivos a partir de crías destetadas, por lo cual no hace falta aislar las madres próximas a parir. Asimismo, se requieren controles periódicos para combatir los brotes de sarna que se presentan en el cautiverio.

Experiencias más recientes del equipo de la Escuela Superior de Agricultura de la Universidad de São Paulo en la cría de este roedor están resumidas en un manual y video que promueven y orientan la producción de capibaras en cautiverio en Brasil (Nogueira Filho 1996).

La rentabilidad del criadero depende de mano de obra (preferiblemente familiar) y de insumos de bajo costo,

tales como residuos agrícolas, del tamaño del criadero y del sistema de comercialización (Parra et al. 1978, FAO/PNUMA 1988b, Ojasti 1991, González Jiménez 1995).

En **Brasil** se proponen criaderos de 8 a 10 capibaras en fincas pequeñas (Alho 1986). Los criaderos artesanales de capibaras por iniciativa privada suelen ser áreas cercadas de cierta extensión. El rendimiento de tales sistemas **semi-intensivos** está afectado por el alto costo de las cercas, carga animal relativamente baja, (de 2 a 4,3 ind./ha, probablemente por factores de orden social) y una mortalidad por depredación de neonatos semejante a la de las poblaciones naturales (Ojasti 1978, Nogueira Filho 1996).

### 10.3.5 Ventajas y limitaciones de zoocriaderos

El énfasis en los zoocriaderos -y áreas naturales protegidas- en América Latina puede ser una respuesta a la inseguridad: En vista de la indiferencia oficial y poca efectividad del manejo de poblaciones naturales, se piensa que los animales pueden estar a salvo solamente en los criaderos y áreas protegidas.

La utilidad de los criaderos es axiomática para las especies muy amenazadas o extintas en su ambiente natural. En tales casos, su propagación en cautiverio es el único recurso para su preservación, y puede permitir el posterior restablecimiento de poblaciones naturales. La cría en cautiverio se presta también para la producción comercial de las especies muy escasas en el campo y en algunos casos puede ofrecer una alternativa económica digna de atención. Aparte de estos casos especiales, la conveniencia de la cría en cautiverio se puede evaluar en función de su viabilidad, aporte socioeconómico y su sostenibilidad y valor conservacionista.

**A. Viabilidad biológica.** Varios ejemplos citados aquí y muchos otros (Benezra 1994, Nogueira Neto 1973) documentan la viabilidad biológica de la cría de muchas especies neotropicales. En cambio, algunas especies o grupos no se reproducen en cautiverio, por ejemplo armadillos, manatíes y varios crácidos, psitácidos y primates, o lo hacen tan esporádicamente que no alcanzan a sustituir la mortalidad de los reproductores. En el caso de las especies monógamas, tales como muchos primates y

psitácidos, puede ser difícil lograr parejas compatibles en cautiverio. El éxito del criadero depende también de la idoneidad de infraestructura, alimento, manejo del plantel y sanidad. La concentración de los animales aumenta la incidencia de enfermedades, que constituyen uno de los riesgos principales en los zoocriaderos (Coimbra Filho 1986, Snyder 1994, Smythe y Brown 1995), de tal forma que la viabilidad del plantel es proporcional a la tecnología y los fondos que se inviertan en su instalación y manejo.

**B. Valor socioeconómico.** Los zoocriaderos pueden producir alimento, ingresos y empleo para la economía local e incluso fondos para los planes de conservación. Desafortunadamente, la experiencia disponible proviene mayormente de criaderos experimentales subvencionados por instituciones oficiales cuya rentabilidad es desconocida. Sin embargo, la producción de los animales silvestres en cautiverio suele ser más costosa que la de los animales domésticos, porque éstos son más mansos, manejables y productivos, gracias al largo período de domesticación (Terborgh et al. 1986, TCA 1995). Una de las mejores opciones para una zootría rentable la ofrecen aquellas especies que alcanzan un alto valor individual por aportar productos suntuarios, tales como cueros de cocodrilos o mascotas de alta demanda internacional. Para suministrar proteína barata para el consumo local, la zootría compite en desventaja con la cría tradicional de aves de corral, cerdos, cuyes y ante todo, con la pesca. Además, la rentabilidad favorece a los grandes criaderos con inversión de capital y tecnología, en lugar de los artesanales a nivel de campesinos, lo cual disminuye su valor social.

**C. Sostenibilidad y aporte conservacionista.** Un argumento frecuente a favor de la cría en cautiverio es que ésta disminuye la presión sobre las poblaciones naturales. En términos económicos, esta aseveración puede ser acertada si el zoocriadero produce animales a un costo menor que la caza, que es poco probable. Por otra parte, hay personas aficionadas a criar animales y otros que prefieren cazarlos, así que el argumento económico es válido mayormente para las especies de vocación comercial. Además, la producción de fauna en cautiverio puede generar un mercado de alta demanda y precio, que a su vez incentiva la caza furtiva (Ehrenfeld 1992).

Puede suceder también que el criadero se convierta en un canal de comercialización legal de animales silvestres vedados.

Otra noción difundida en la opinión pública e implícita en la legislación de algunos países es que la caza destruye mientras que los criaderos aseguran un uso sostenible. Ciertamente, un criadero de ciclo cerrado bien llevado no afecta las poblaciones naturales, pero, al independizarse de éstas, tampoco incentiva su conservación. Además, los criaderos cerrados tienden a domesticar las especies silvestres, intencionalmente o no, lo que reduce su variabilidad genética y su capacidad de adaptarse a la vida silvestre.

Un criadero de ciclo abierto, en cambio, explota y depende de la población natural, lo cual debería motivar su conservación. En la práctica, la mayoría de los zoocriaderos son efímeros, de tal forma que el plantel de cría capturado en el campo para fundarlos puede exceder con creces la cantidad de las crías producidas. Por estas razones, el tema de la cría en cautiverio es complicado y controversial. Cada iniciativa en este sentido amerita un cuidadoso análisis de su finalidad, escala, ubicación, opciones de éxito, posibles riesgos y de sus implicaciones económicas, sociales y conservacionistas. Tal como postulan Flores (1995) y Gorzula (1995), los servicios de fauna y otros entes oficiales deberían, ante todo, atender, orientar y supervisar las iniciativas privadas de zootría, en lugar de subvencionar más criaderos experimentales con fondos públicos.

## 10.4 USOS DE POBLACIONES NATURALES

La utilización consuntiva de la fauna silvestre en nuestro medio depende más de las tradiciones y necesidades locales que de un manejo formal, por lo cual prevalecen los usos no sostenibles. Las excepciones principales a esta regla son 1) los eventos fortuitos, como la caza de subsistencia en áreas despobladas donde la fauna aún se produce en exceso a su demanda, o 2) esfuerzos aislados de manejo de fauna dirigidos hacia un aprovechamiento ecológicamente sostenible, temática que pretendemos ilustrar a continuación. Tales usos benefician diversos



sectores de la sociedad, valorizan en recurso ante la opinión pública y aportan argumentos válidos a favor de la conservación de los bosques tropicales y los demás ecosistemas naturales que albergan y abastecen nuestra fauna nativa.

#### 10.4.1 Caza deportiva

La misión primaria del manejo de la fauna cinegética en los países industrializados es garantizar el uso sostenible de este recurso para la caza deportiva. De hecho, el apoyo de los cazadores deportivos ha sido decisivo para la recuperación y el mantenimiento de las poblaciones cinegéticas en muchos países. La caza deportiva también puede ser una opción de uso sostenible en varios países latinoamericanos porque 1) atiende a un grupo relativamente reducido de usuarios, 2) puede ajustar la cosecha a extraer regulando el esfuerzo, la ubicación e intensidad de la caza, 3) su control es viable con un esfuerzo moderado, 4) esta caza atañe principalmente a especies más o menos prolíficas de ecosistemas intervenidos - palomas, patos, perdices, inambúes, lepóridos, entre otros- (Leopold 1959, Hernández Corso 1970, Almeida 1985, Gómez-Dallmeier y Cringan 1989, Purdy y Tomlinson 1991).

**A. Patos silbadores.** Los sistemas de riego para el cultivo de arroz generan un hábitat idóneo para los patos silbadores (*Dendrocygna autumnalis*, *D. bicolor* y *D. viduata*) aumentando su abundancia hasta nivel de plaga. Por tal razón, en los Llanos de Venezuela se han implementado temporadas de caza deportiva que al mismo tiempo controlan la abundancia de los patos (Márquez 1984, Dallmeier 1991, Sanz y Parra 1994). De hecho, los patos silbadores son las presas más frecuentes de los cazadores deportivos en el país (Gómez Núñez 1986, Babarro et al. 1994). A fin de ajustar la duración de la temporada y el límite de piezas a la abundancia del recurso, se realizan seguimientos del número de patos abatidos en puestos de control en las carreteras, revisión de las libretas de control así como conteos aéreos de patos concentrados en los sistemas de riego.

Los registros disponibles (de 1967 a 1985; Gondelles Amengual et al. 1981, Dallmeier 1991) revelan poblaciones

relativamente estables y cosechas que se ubican usualmente entre 50.000 a 70.000 patos por temporada. Así mismo, la población de patos del sistema de Guárico mantiene los niveles de los años 80, según conteos aéreos más recientes (Sanz y Parra 1994) mientras que la de los Llanos Occidentales presenta cierta tendencia de baja.

**B. Venado cola blanca.** La especie emblema de la caza mayor en el norte de la región, desde México hasta Perú y Surinam, es el venado cola blanca (Leopold 1959, Brokx 1984, Méndez 1984, FUDECI/PROFAUNA/FEDECAVE 1991, Ojasti 1993, Vaughan y Rodríguez 1995). Su caza está vedada en algunos países y restringida en otros por medio de licencias de caza para uno o pocos machos por cazador. En Venezuela, su caza puede ser habilitada en terrenos experimentales debidamente autorizados por el servicio de fauna. Sin embargo, aún no se cuenta con tales áreas. El venado cola blanca se adapta a una gran variedad de hábitats, incluyendo áreas alteradas, responde bien al manejo y reúne condiciones óptimas para el manejo sostenible con fines deportivos (Brokx 1972a, Daniels 1987). Sin embargo, la especie está sometida a una extracción no sostenible por parte de todo tipo de cazadores, que reduce sus poblaciones a niveles mínimos, a excepción de aquellos fundos privados donde se encuentra protegido. Estos antecedentes sugieren la producción y cosecha selectiva en los predios rurales debidamente habilitados como una fórmula indicada para el manejo sostenible de esta especie con fines deportivos.

**C. Educación de cazadores furtivos.** En adición a los cazadores deportivos legales existe un contingente más difuso de aficionados que también cazan con fines recreacionales pero al margen de la ley. Estos usuarios de la fauna prevalecen, por ejemplo, entre los cazadores furtivos que incursionan en los parques nacionales del norte de Venezuela (Silva y Strahl 1996). En vista de esto, se diseñó un proyecto interinstitucional (INPARQUES, Wildlife Conservation International y New York Zoological Society) con el objeto de enseñar a los cazadores furtivos a cazar legalmente y fuera de los parques. La estrategia es entrenar facilitadores locales, organizar cursos para los cazadores con el apoyo de material de lectura (Silva y Pellegrini 1992), concientizarlos sobre la importancia de los parques nacionales, y orientar

sus prácticas cinegéticas a las normas legales. Unos 600 cazadores han atendido este plan de capacitación con resultados positivos cuando se caza por deporte. En el caso de cazadores comerciales y de subsistencia, en cambio, no surtió efecto (Silva y Strahl 1996). En vista de la expansión de los oficios urbanos y la menor dependencia directa de los recursos silvestres en el campo latinoamericano, este tipo de programas son de gran utilidad para facilitar la transición del cazador furtivo al deportivo legal y respetuoso de las normas vigentes.

#### 10.4.2 *Caza comercial*

Las normas de CITES combaten los efectos nocivos de la caza comercial de exportación y orientan el aprovechamiento de las especies faunísticas con demanda externa hacia usos sostenibles. La caza comercial para el mercado interno, en cambio, sigue degradando el recurso sin que exista voluntad política para manejarlo. Sin embargo, la prolongada experiencia del servicio de fauna de Venezuela en el manejo del capibara y el caimán, en cooperación con propietarios rurales, comprueba la viabilidad y, hasta cierto punto, la sostenibilidad del aprovechamiento comercial de estas especies.

**A. Capibara.** El programa de capibara en Venezuela tiene su origen en la explotación tradicional de este gran roedor en los fundos llaneros para la venta de su carne seca y salada en ciudades del norte del país, especialmente para el consumo durante Semana Santa (Codazzi 1841, Ojasti 1973). Con el objeto de conservar la población regional de capibaras, amenazada por extracción excesiva, se diseñó un plan de manejo basado en dos aspectos: 1) incentivar a los propietarios de fundos para conservar la especie autorizándoles cosechar la producción poblacional, y 2) estimar la cosecha sostenible en cada predio como producto del tamaño poblacional (número de animales contados en el fundo) y la tasa anual de producción, estimada hasta un 30%. Este plan, implementado en 1968, incluye también colocación de marcas en los salones y controles de la movilización y el comercio de la carne para combatir así la venta de productos de procedencia ilegal. Contempla también un plan de manejo en cada fundo participante, incluyendo la estimación de la capacidad de carga, planes de producción, manejo de hábitat y análisis económico (Venezuela 1994a).

Los servicios de fauna del país han conducido este programa reorientándolo sobre la marcha pero sin discontinuarlo por 30 años. Durante la primera década, la cosecha anual autorizada varió entre unas 20 y 40 mil unidades, aumentando luego al orden de las 60 y 90 mil entre 1979 y 1984. Después de esta máxima, la cosecha legal cayó a niveles inferiores a las 10 mil unidades por año, presuntamente por la sobreestimación de cosechas en los años anteriores, aunada una mayor agresividad de la caza furtiva (Ojasti 1991). En la presente década, las poblaciones de capibaras se han mantenido relativamente estables en los fundos adscritos al programa (González Fernández y Quero 1995), a niveles semejantes al inicio del programa. La cosecha actual es inferior principalmente por la aplicación de tasas de extracción más cautelosas.

Esta experiencia comprueba la factibilidad del manejo sostenible de la caza comercial por medio de una estrecha cooperación entre los servicios de fauna y los propietarios rurales. El propietario cancela a Profauna la prestación de servicios técnicos y paga un impuesto fiscal por cada animal a explotar, así como una tasa al servicio de fauna. Sin embargo, los 26 fundos participantes (en 1996) cubrieron apenas un 2,4% del área de los cuatro estados autorizados para el manejo de la especie. En el resto del área campea la caza furtiva y la escasez de capibaras. Por lo tanto, el proyecto ha logrado sus objetivos sólo a medias. Para cumplir plenamente con su cometido, debería ganar mayor aceptación y apoyo por parte de los productores pecuarios llaneros.

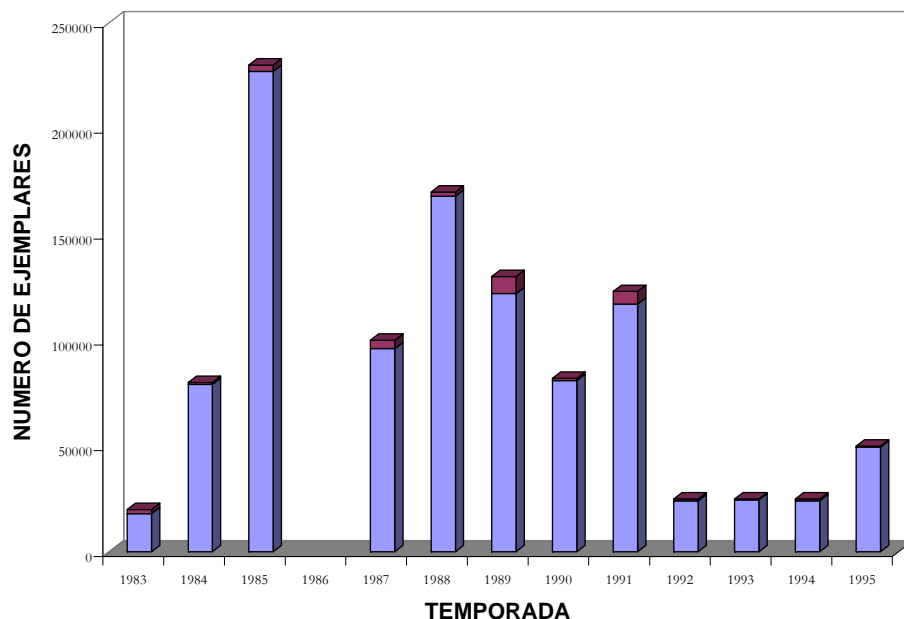
**B. Caimán.** El manejo del *Caiman crocodilus* para la caza comercial de sus cueros es un programa paralelo al del capibara y está ubicado en la misma región. Su objetivo es fomentar el aprovechamiento sostenible e integral del recurso baba (nombre vernáculo del caimán en Venezuela, donde este nombre se reserva a los cocodrilos) e incentivar la participación de las poblaciones rurales (MARNR 1995b). Thorbjarnarson y Velasco (1998) presentan una evaluación detallada de este programa.

A semejanza del caso del capibara, las unidades de manejo son aquellos fundos que solicitan una licencia de caza comercial y cuentan con la abundancia de la especie. La extracción concierne solamente a la clase de tamaño IV (180 cm o más de longitud total), constituido por ma-

chos adultos. En su etapa inicial desde 1983, se autorizó la cosecha del 7% de la población total del fundo, estimada por conteos diurnos o nocturnos, totales o parciales. Actualmente se contempla la extracción de hasta 25% de los individuos de la clase IV, según el informe técnico anual sobre el tamaño y estructura poblacional. Cada fundo asociado con el programa debe presentar un plan de manejo de 5 años para la protección, el fomento y aprovechamiento de la población y la conservación y mejoramiento de su hábitat. El plan compromete también a los fondos participantes en aprovechar la carne del 70% o más de los caimanes cosechados para lograr así su uso integral. Además se exige la presentación de las osamentas de los animales sacrificados para corroborar que la extracción se efectuó en el fundo objeto de la licencia.

A diferencia del proyecto anterior, el número de solicitudes para la caza aumentó vertiginosamente en los primeros años del programa rebasando la capacidad del servicio de fauna para conducir los conteos. Hubo que

recurrir a muestreos y extrapolación de los resultados al total de los cuerpos de agua en el fundo. Posteriormente (1989), Profauna entrenó y acreditó profesionales para trabajar como consultores contratados por los propietarios de fondos para la evaluación de poblaciones y elaboración de planes de manejo. Sin embargo, no todos los consultores rindieron resultados dignos de confianza, lo cual perjudicó la marcha y la reputación del programa. En vista de la dificultad para obtener estimaciones poblacionales confiables de todos los fondos, el servicio de fauna, conjuntamente con la Secretaría de CITES condujo una investigación en la región llanera. Como resultado, el área se dividió en seis regiones ecológicas y se estimaron las características poblacionales del caimán en cada región (Velasco y Ayarzagüena 1995). En la actualidad, la cuota de extracción en cada fundo se calcula multiplicando los valores poblacionales promedios de la región, la superficie del fundo y un factor de ponderación según el tamaño del predio (Velasco y Quero 1995). Esto puede ser técnicamente correcto a escala regional, pero no estimula directamente a los propietarios a proteger la especie ya



**Figura 10.1.** Estadísticas de caza comercial de *Caiman crocodilus* en Venezuela. Altura total de barra = magnitud de la cosecha anual autorizada, altura del sector inferior sombreado = magnitud de la cosecha registrada. Fuente: MARNR (1995b).

que la magnitud de la licencia es independiente de la abundancia real del recurso en el fundo (Thorbjarnarson y Velasco 1998).

Tratándose de la caza comercial de exportación que alcanza millones de dólares anuales, el programa involucra numerosos controles: la colocación de precintos de seguridad en sus productos, registro en los centros de acopio oficiales y control del transporte, de las tenerías, del comercio y la exportación, según las normas de CITES. Estos controles tienen por objeto evitar la incorporación de cueros procedentes de la caza furtiva en la producción legal (Velasco y Quero 1995).

La cosecha autorizada subió rápidamente de 13 mil caimanes en 1983, a 235 mil en 1985, y varió luego entre 87 y 173 mil unidades (200 a 560 licencias) entre 1987 y 1991 (Fig. 10.2). Después se registraron cosechas menores, entre 22 y 49 mil, a consecuencia de una menor demanda y caída del precio internacional (MARNR 1995b, Ross 1995). En las doce temporadas, la cosecha legal alcanzó un millón de ejemplares. Según recientes levantamientos de campo, la cosecha sostenible de la población de caimanes en los Llanos inundables se ubica entre 50.000 y 75.000 machos adultos por año (Velasco y Ayarzagüena 1995, Thorbjarnarson y Velasco 1998).

**C. Caza comercial de *Tupinambis*.** Argentina ha sido por mucho tiempo uno de los principales exportadores de la fauna neotropical. Los productos movilizados en mayor volumen son las pieles del coipo y los cueros de *Tupinambis teguixin* y *T. rufescens*, que son lagartos hasta 1,5 m de longitud, conocidos en el país como iguanas (Ojeda y Mares 1984, FAO/PNUMA 1985). Los pobladores rurales del norte de Argentina capturan estos lagartos para la venta de sus cueros, obteniendo así ingresos adicionales. Las exportaciones anuales de *Tupinambis* se han mantenido al nivel de un millón o más de unidades por mucho tiempo, lo cual puede indicar que el recurso se está utilizando de una manera sostenible, a pesar de la ausencia de un manejo formal (Fitzgerald et al. 1991, Fitzgerald 1994). Los factores que pueden explicar su persistencia son la mayor incidencia de machos en las capturas, la renuencia de los compradores a aceptar pieles menores, la saturación de mercado después de las máximas de exportación y la existencia de extensos

parajes poco poblados o de difícil acceso que pueden servir de refugios (Fitzgerald et al. 1991). Hay investigaciones en marcha sobre la biología y explotación de estos lagartos, a fin de garantizar la sostenibilidad de su uso.

### 10.4.3 Manejo comunitario

Uno de los retos principales del manejo de fauna silvestre en América tropical es atender efectivamente a la cacería de subsistencia y mantenerla sostenible. La sostenibilidad del uso constituye también una premisa básica del manejo de la fauna silvestre como herramienta del desarrollo rural (FAO/PNUMA 1985). Sin embargo, el modelo convencional de la gestión de fauna, por medio de decisiones técnicas de las autoridades centrales, basadas en investigaciones biológicas, remitidos en forma de instrumentos legales y atendidos por la población, resulta a menudo poco efectivo para regular la caza de subsistencia. La magnitud de este problema en muchos países tropicales así como en el ártico norteamericano ha propiciado la búsqueda de otros mecanismos en aras de orientar el autoconsumo de la fauna a niveles sostenibles.

Una opción alterna es que la misma **comunidad usuaria del recurso se comprometa con un conjunto de reglas de uso sostenible**. (Bodmer et al. 1997, Smith 1993). Es lógico suponer que las decisiones tomadas por una comunidad se ajustan mejor a las realidades locales y que los lugareños pueden sentirse más comprometidos con las reglas que ellos mismos han acordado, en comparación con las normas emanadas por las autoridades centrales. El modelo con control local presupone comunidades coherentes con cierta capacidad de autogestión y facilitadores externos quienes orientan las iniciativas locales hacia planes sostenibles. Requiere también la creación de un marco legal, porque la gestión comunitaria no sustituye sino complementa el manejo de fauna por medio de instrumentos convencionales (Smith 1993).

La idea de co-manejo comunitario implica la gestión del ambiente y sus recursos con una visión integral y es cónsona con la tendencia creciente a regionalizar la toma de decisiones de carácter local, el reconocimiento de los derechos y la adjudicación de tierras a grupos indígenas y demás comunidades tradicionales (Alcorn 1993, Arvelo-

Jiménez et al. 1993), y la participación ciudadana en la toma de decisiones ambientales (Naciones Unidas 1992b). Permite también la incorporación del vasto conocimiento tradicional de los habitantes locales a los planes de manejo. Las experiencias logradas en la Reserva Comunal Tamshiyacu-Tahuayo en el Perú amazónico (Bodmer et al. 1997) constituyen un ejemplo oportuno de éste enfoque.

Las comunidades ribereñas de esta comarca empezaron a organizarse para hacer frente a las constantes incursiones de madereros y pescadores comerciales de Iquitos, en detrimento de la economía local. Por iniciativa de las comunidades locales, el área se decretó como reserva comunal, dividida en: 1) la zona de ocupación permanente a lo largo de los ríos, donde se ubica la población humana, agricultura y pesca, 2) la de protección total, y 3) la de subsistencia o de amortiguación, entre las dos anteriores, habilitada para la extracción sostenible de la flora y fauna silvestres, según las reglas acordadas por la comunidad con el asesoramiento del personal técnico de apoyo. El acceso exclusivo a los recursos de la zona de subsistencia que disfrutaban los ribereños residentes les incentiva a respetar la zona de protección total, asegurándose así un manejo sostenible de la reserva como un todo.

El manejo comunitario debe ser funcional y sostenible. En cuanto al primer aspecto, se requiere un interés espontáneo de la comunidad al programa así como la capacidad de gestión para decidir las reglas y efectuar los controles para que éstas se cumplan. El segundo, precisa información sobre el uso y la demanda del recurso y sobre su capacidad productiva en el área. Los datos disponibles de Tamshiyacu-Tahuayo, basados en el seguimiento de la abundancia y la estructura etaria de poblaciones presa por parte de los mismos cazadores y en las estadísticas de caza, evidencian un uso sostenible de los pecaríes, venados y roedores, pero excesivo en el caso de primates, edentados, carnívoros y el tapir (Bodmer et al. 1997).

El plan de manejo sostenible acordado por la comunidad con el asesoramiento de investigadores y

extensionistas contempla 1) la suspensión de la caza de las especies sobreexplotadas, 2) una cosecha preferencial de machos de pecaríes, venados y roedores, a fin de fomentar el reclutamiento, y 3) cupos mensuales de tres presas de mayor porte y cinco menores por cazador. Según estas pautas, se pueden comercializar fuera de la comunidad solamente la carne de los machos, lo cual puede orientar el interés a su caza selectiva. La vigilancia de estas reglas está a cargo de guardianes comunitarios voluntarios. El costo de la sostenibilidad que se espera alcanzar con este plan es una reducción del 26% de la cosecha anterior.

El proyecto de Tamshiyacu-Tahuayo es relativamente reciente y aún no se cuentan con experiencias decisivas sobre sus éxitos y problemas. Planes semejantes se adelantan en Brasil (Ayres 1993, Anónimo 1996), Colombia (Martínez y Rodríguez 1997, Ulloa et al. 1996) y Panamá (Vaughan 1990). Además se espera transferir a las comunidades locales otros proyectos importantes como el manejo de la vicuña en el Altiplano andino (ver 10.2.4, A) y la caza del caimán en el Delta del Orinoco (Velasco y Quero 1995). Los trabajos presentados en un reciente taller (Campos Roza et al. 1996) resumen varias experiencias pioneras sobre esta opción que se encuentra en plena expansión en América tropical.

El manejo comunitario no está exento de problemas ni aplicable en todos los casos. No obstante, puede ser un enfoque acertado en muchos escenarios tropicales a medida que se acumula más experiencia en el desarrollo rural sostenible y más confianza entre las comunidades, extensionistas, investigadores y administradores de la fauna silvestre. Requiere, sin embargo, un enfoque multidisciplinario e integrador, creatividad, sentido común, paciencia, experimentación y apoyo político y económico porque el futuro de la fauna silvestre como recurso útil para la población rural depende en gran medida de los proyectos pilotos actualmente en marcha.



# BIBLIOGRAFÍA

- Ab'Saber, A.N. 1982. The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. 41-58, en G.T. Prance, ed. Biological diversification in the tropics. Colombia University Press, New York.
- Adámoli, J.M., E.B. Sennhauser, J.M. Acero y A. Rescia. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography* 17:491-500.
- Adis, J. 1984. Seasonal igapó-forests of Amazonian black-water rivers and their terrestrial arthropod fauna. 245-268, en H. Sioli, ed. The Amazon - Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and basin. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Agráz, J.L., E.B. Sennhauser, J.M. Adámoli y E. Astra. 1990. Wetland characterization methodology. An application to wildlife management. (manuscrito, 23 pp.).
- Ajayi, S.S. y L.B. Halstead. 1979. Wildlife management in savannah woodlands. Taylor & Francis, London. 237 pp.
- Alarcón Prado, H. 1969. Contribución al conocimiento de la morfología, ecología, comportamiento y distribución geográfica de *Podocnemis vogli*, Testudinata. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 13:303-329.
- Albornoz B., M., F. Rojas-Suárez y V. Sanz. 1994. Conservación y manejo de la cotorra cabeciamarilla (*Amazona barbadensis*) en la Isla de Margarita, Estado Nueva Esparta. 197-207, en G. Morales, I. Novo, D. Bigio, A. Luy y F. Rojas-Suárez, eds. *Biología y conservación de los psitácidos de Venezuela*. Econatura, Caracas.
- Alcorn, J.B. 1993. Indigenous peoples and conservation. *Conservation Biology* 7:424-426.
- Aldous, S.E. 1944. A deer browse survey method. *Journal of Mammalogy* 25:130-136.
- Alho, C.J.R. 1984. A ciencia do manejo da fauna. *Revista Brasileira de Tecnología* 15 (6):24-33.
- Alho, C.J.R. 1985. Conservation and management strategies for commonly exploited amazonian turtles. *Biological Conservation* 32:291-298.
- Alho, C.J.R. 1986. Criação e manejo de capivaras em pequenas propriedades rurais. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Brasília. 48 pp.
- Alho, C.J.R. 1995. The consumptive and commercial use of Amazon Wildlife. FAO, Santiago, Chile. 70 pp. (informe no publicado).
- Alho, C.J.R., T.M.S. Danni y L.F.M. Pádua. 1985. Temperature-dependent sex determination in *Podocnemis expansa* (Testudinata - Pelomedusidae). *Biotropica* 17:75-78.
- Alho, C.J.R., T.E. Lacher y H.C. Gonçalves. 1988. Environmental degradation in the pantanal ecosystem. *BioScience* 38:164-171.
- Alho, C.J.R. y L.F.M. Pádua. 1982. Sincronia entre a regime de bazante do rio e o comportamento de nidificação da tartaruga da Amazônia *Podocnemis expansa* (Testudinata, Pelomedusidae). *Acta Amazônica* 12:323-326.
- Allredge, J.R. y J.T. Ratti. 1992. Further comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *Journal of Wildlife Management* 56:1-9.
- Almeida, A. de. 1976. Jaguar hunting in the Mato Grosso. Stanwell Press, England. 194 pp.

- Almeida, A.F. de. 1985. A manejo de caça e a conservação da fauna cinegética. 73-79, en *Caça e Conservação*. Associação Brasileira de Caça, São Paulo.
- Almeida, A.F. de, L.C. Rodrigues y H.T.Z de Couto. 1985. Pesquisa e manejo de caça no estado de São Paulo. 81-148, en *Caça e Conservação*. Associação Brasileira de Caça, São Paulo.
- Almeida, J.M.G. 1989. Proposta para o Pantanal. 150-154, en *Anais, I Congresso Internacional sôbre Conservação do Pantanal*. SEMA-MS, Campo Grande, Mato Grosso do Sul.
- Almeida, M.M. de. 1989. Economía Pantaneira. 44-48, en *Anais, I Congresso Internacional sôbre Conservação do Pantanal*. SEMA-MS, Campo Grande, Mato Grosso do Sul.
- Altman, J. 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.
- Altuve M., J.L. 1991. Eficacia de dos métodos de cosecha de huevos en nidadas artificiales de piche (*Dendrocygna autumnalis*) en el Refugio de Vida Silvestre Palo Verde, Costa Rica. Tesis de maestría. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 69 pp.
- Alvard, M. 1995. Intraspecific prey choice by Amazonian hunters. *Current Anthropology* 36:789-818.
- Amlaner, C.J. y D.W. Macdonald, eds. 1980. *A handbook on biotelemetry and radio tracking*. Pergamon Press, Oxford. 804 pp.
- Anderson, D.R. 1975. Optimal exploitation strategies for an animal population in a Markovian environment: a theory and an example. *Ecology* 56:1281-1297.
- Anderson, D.R. y K.P. Burnham. 1976. Population ecology of the mallard: VI The effect of exploitation on survival. U.S. Fish and Wildlife Service, Resource Publication 128:1-66.
- Anderson, D.R., K.P. Burnham y G.C. White. 1985. Problems in estimating age-specific survival rates from recovery data of birds ringed as young. *Journal of Animal Ecology* 54:89-98.
- Anderson, D.R. y R.S. Pospahala. 1970. Correction of bias in belt transect studies of immobile objects. *Journal of Wildlife Management* 34:141-146.
- Anderson, K.H. y F.B. Hurley. 1980. Wildlife program planning. 445-471, en S.D. Schemnitz, ed. *Wildlife management techniques manual*. 4. edición. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Anderson, W.H., W.A. Wentz y B.D. Treadwell. 1980. A guide to remote sensing information for wildlife biologists. 291-309, en S.D. Schemnitz, ed. *Wildlife management techniques manual*. 4. edición. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Andrzejewski, R. 1967. Estimation of the abundance of small rodent populations for the use of productivity investigations. 275-281, en K. Petruszewicz, ed. *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Polish Academy of Science, Warszawa.
- Anónimo. 1996. Mamirauá. Plano de manejo. Sociedade Civil Mamirauá, CNPq/MCT, Brasília y IPAAM, Manaus. 96 pp.
- Anway, J.C. 1978. A mammalian consumer model for grasslands. 90-125, en G.S. Innis, ed. *Grassland simulation model*. Springer Verlag, New York.
- Aranda, M. 1994. Importancia de los pecaríes (*Tayassu* spp.) en la alimentación del jaguar (*Panthera onca*). *Acta Zoológica Mexicana* 62:11-22.
- Aranda Sánchez, J.L. 1981. Rastros de mamíferos silvestres de México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz. 198 pp.
- Arellano, N. y P. Rojas. 1956. Aves acuáticas migratorias en México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México. 270 pp.
- Argentina. 1981a. Ley No 22421. Conservación de la fauna. Boletín Oficial de la República Argentina No. 24626.
- Argentina. 1981b. Decreto 691/81. Conservación de la fauna. Reglamentación. Boletín Oficial de la República Argentina No. 24644.



- Armstrong, R.A. 1950. Fetal development of the northern white-tailed deer (*Odocoileus virginianus borealis* Miller). *American Midland Naturalist* 43:650-666.
- Arnason, A.N. y L. Baniuk. 1978. POPAN-2, A data maintenance and analysis system for recapture data. Charles Babbage Research Centre, St. Pierre, Manitoba. 269 pp.
- Arteaga, A., comp. 1993. Plan de acción: Supervivencia del caimán del Orinoco en Venezuela. FUDENA, Caracas. 24 pp.
- Arvelo-Jiménez, N. et al. 1993. Reconocimiento y demarcación de territorios indígenas en la Amazonia. CEREC/Gaia Foundation, Bogotá.
- Ascanio V., R.E. 1995. Contribución a la biología reproductiva de la anaconda (*Eunectes murinus* Linnaeus 1758). Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 98 pp.
- Asibey, E.O.A. y G.S. Child. 1990. Wildlife management for rural development in sub-Saharan Africa. *Unasylva* 41(16):3-10.
- Asrar, G. 1989. Theory and applications of optical remote sensing. John Wiley & Sons, New York.
- August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology* 64:1495-1507.
- Ayarzagüena, J. 1983. Ecología del caimán de anteojos o baba (*Caiman crocodilus* L.) en los Llanos de Venezuela. *Doñana Acta Vertebrata* 10:1-136.
- Ayarzagüena, J. 1988. Cambios de la diversidad en sabanas moduladas en los Llanos de Apure, medido con la dieta de un depredador oportunista (*Caiman crocodilus*). Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle 129:163-166.
- Ayres, J.M. 1993. As matas de várzea do Mamirauá. Sociedade Civil Mamirauá, Brasília. 123 pp.
- Ayres, J.M. y C. Ayres. 1979. Aspectos a caça no alto Rio Ariapuanã. *Acta Amazônica* 9:287-298.
- Azcárate, T. 1980. Sociobiología y manejo del capibara (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *Doñana Acta Vertebrata* 6-7:1-228.
- Baal, F.L.J. y M.M. Hiwat. 1996. Export of wildlife from Suriname. First Regional Workshop. Sustainable use of wildlife in the Amazon. Government of Suriname and Amazon Cooperation Treaty. Paramaribo.
- Babarro, R., V.A. Trejo, D.G. Cordero y M.M. Ojeda C. 1994. Análisis comparativo de las temporadas de cacería deportiva 1990-1991 y 1991-1992. Profauna, Caracas. 60 pp. (informe no publicado).
- Bahamonde, N., S. Martin y A. Pelliza Sbriller. 1986. Diet of guanacos and red deer in Neuquen Province, Argentina. *Journal of Range Management* 39:22-24.
- Bailey, J.A. 1968. A weight-length relationship for evaluating physical condition of cottontails. *Journal of Wildlife Management* 32:835-841.
- Bailey, N.T.J. 1951. On estimating the size of mobile populations from recapture data. *Biometrika* 38:293-306.
- Balee, W. 1985. Ka'apor ritual hunting. *Human Ecology* 13:450-485.
- Barreto, G. y O. Hernández. 1988. Aspectos de ecología y comportamiento de los báquiros *Tayassu tajacu* y *Tayassu pecari*. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 98 pp.
- Bartmann, R.M., L.H. Carpenter, R.A. Garrott y D.C. Bowden. 1986. Accuracy of helicopter counts of mule deer in pinyon-juniper woodland. *Wildlife Society Bulletin* 14:356-363.
- Barzetti, V., ed. 1993. Parques y Progreso. UICN y Banco Interamericano de Desarrollo, Washington, D.C. 258 pp.
- Bazzaz, F.A. y S.T.A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:287-310.

- Beard, J.S. 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25:127-158.
- Becker, M. 1981. Aspectos de caça em algumas regiões do cerrado de Mato Grosso. *Brasil Florestal* 11(47):51-63.
- Beddington, J.R y R.M. May. 1977. Harvesting natural populations in randomly fluctuating environments. *Science* 197:463-465.
- Begon, M. 1985. A general theory of life-history variation. 91-97, en R.M. Sibly y R.H. Smith, eds. *Behavioral Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1990. *Ecology. Individuals, populations and communities*. 2. Edition. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, Mass. 945 pp.
- Beissinger, S.R. y E.H. Bucher. 1992. Sustainable harvesting of parrots for conservation. 73-115, en S.R. Beissinger y N.F.R. Snyder, eds. *New World parrots in crisis*. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Bell, R.H.V. 1971. A grazing ecosystem in the Serengeti. *Scientific American* 224 (1):86-93.
- Bellrose, F.C. 1980. *Ducks, geese and swans of North America*. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania. 540 pp.
- Beltrán, E. 1966. La administración de la fauna silvestre. 225-259, en *Problemas de caza y pesca deportivas en México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México.
- Benezra S., M.A. 1994. Algunas experiencias con psitácidos venezolanos manejados en cautiverio. 115-122, en G. Morales, I. Novo, D. Bigio, A. Luy y F. Rojas-Suárez, eds. *Biología y conservación de los psitácidos de Venezuela*. Econatura, Caracas.
- Bengtson, J.L. y D. Magor. 1979. A survey of manatee in Belize. *Journal of Mammalogy* 60:230-232.
- Bergerud, A.T. 1971. The population dynamics of Newfoundland Caribou. *Wildlife Monographs* 25:1-53.
- Bergerud, A.T. 1985. The additive effect of hunting mortality on the natural mortality rates of grouse. 345-366, en S.L. Beasom y S.F. Roberson, eds. *Game harvest management*. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville, Texas.
- Berryman, J.H. 1972. The principles of predator control. *Journal of Wildlife Management* 36:395-400.
- Berthold, P. 1976. Methoden zur Bestandesfassung in der Ornithologie. Übersicht und kritische Betrachtung. *Journal für Ornithologie* 117:1-69.
- Best, R.C. 1984. The aquatic mammals and reptiles of the Amazon. 371-412, en H. Sioli, ed. *The Amazon - Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and basin*. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Beverton, R.J.H. y S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Her Majesty's Stationary Office, Fisheries Investigations, Series 2, Vol. 19:1-533.
- Bisbal E., F.J. 1986. Food habits of some Neotropical carnivores in Venezuela (Mammalia, Carnivora). *Mammalia* 50:329-339.
- Bisbal E., F.J. 1989. Distribution and habitat association of the carnivores of Venezuela. 339-362, en K.H. Redford y J.F. Eisenberg, eds. *Advances in Neotropical mammalogy*. The Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- Bisbal E., F.J. 1994. Consumo de fauna silvestre en la zona de Imataca, Estado Bolívar, Venezuela. *Interciencia* 19:28-33.
- Bisbal E., F.J. y J. Ojasti. 1980. Nicho trófico del zorro *Cerdocyon thous* (Mammalia, Carnivora). *Acta Biologica Venezuelica* 10:469-496.
- Black, J.E. 1986. Manejo de recursos insulares. Galápagos, un modelo. 69-71, en P.G. Aguilera F., ed. *Conservación y manejo de la fauna silvestre en Latinoamérica*. APECO, Lima.
- Blake, E.R. 1977. *Manual of Neotropical birds*. Vol. I. University of Chicago Press, Chicago. 647 pp.

- Bobek, B. 1980. A model for optimization of roe deer management in central Europe. *Journal of Wildlife Management* 44:837-848.
- Bodmer, R.E. 1990. Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplains. *Journal of Tropical Ecology* 6:191-201.
- Bodmer, R.E., R. Aquino, P. Puertas, C. Reyes, T. Fang y N. Gottdenker. 1997. Manejo y uso sustentable de pecaríes en la Amazonía Peruana. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission No.18. UICN-Sur, Quito. 102 pp.
- Bodmer, R.E., T.G Fang y L. Moya Ibáñez. 1988. Ungulate management and conservation in the Peruvian Amazon. *Biological Conservation* 45: 303-310.
- Bolivia. 1987. Decreto supremo No. 21772, 26 de noviembre de 1987. Presidencia de la República, La Paz. 5 pp.
- Bonino, N. 1986a. La liebre europea I. Aspectos bioecológicos e importancia económica. Series Folletines Fauna Silvestre (INTA) 2:1-4.
- Bonino, N. 1986b. La liebre europea II. La liebre como problema. Métodos de control. Series Folletines Fauna Silvestre (INTA) 3:1-4.
- Boo, E. 1990. Ecotourism: The potentials and pitfalls. *World Wildlife Fund*, Washington, D.C. 71 pp.
- Borge Carvajal, C. 1983. Importancia de la cacería en las poblaciones indígenas del suroeste del Valle de Talamanca. *América Indígena* 43:85-95.
- Borrero, J.I. 1972. Aves de caza colombianos. Universidad del Valle, Cali. 79 pp.
- Bourlière, F. y M. Hadley. 1983. Present-day savannas: an overview. 1-17, en F. Bourlière, ed. *Ecosystems of the World*, 13. Tropical Savannas. Elsevier, Amsterdam.
- Bourne, G.R. y D.R Osborne. 1978. Black-bellied whistling duck utilization of rice culture habitats. *Interciencia* 3:152-159.
- Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology* 68:203-220.
- Boyd, H. 1983. Intensive regulation of duck hunting in North America: its purpose and achievements. Occasional Papers, Canadian Wildlife Service 50:1-24.
- Brack Egg, A. 1980. Conservación de la vicuña en el Perú. Ministerio de Agricultura y Alimentación, Lima. 33 pp.
- Brack Egg, A. 1994. Medio ambiente, economía y viabilidad en la Amazonia. 45-62, en J.M. Toledo, ed. *Biodiversidad y desarrollo sostenible de la Amazonia en una economía del mercado*. Lima, Perú.
- Brack Egg, A., D. Hoces y J. Soletto. 1981. Situación actual de la vicuña en el Perú y acciones a ejecutarse para su manejo en el año 1981. Ministerio de Agricultura y Alimentación, Lima. 71 pp.
- Branan, W.V. y R.L. Marchinton. 1987. Reproductive ecology of the white-tailed and red brocket deer in Suriname. 344-351, en C.M. Wemmer, ed. *Biology and management of the Cervidae*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Brant, D.H. 1962. Measures of the movements and population densities of small rodents. *University of California Publications in Zoology* 62:105-183.
- Brasil. 1967. Lei No. 5197 de 3 de Janeiro de 1967: Dispõe sobre a proteção a fauna e da outras providências. *Diário Oficial*, Brasília.
- Brennan, L.A., W.M. Block y R.J. Gutierrez. 1986. The use of multivariate statistics for developing habitat suitability index models. 177-182, en J. Verner, M.L. Morrison y C.J. Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling habitat relationship of terrestrial vertebrates*. University of Wisconsin Press, Madison.
- Broad, S. 1986. Imports of Psittacines into the UK (1981-1984). *Traffic Bulletin* 3:36-44.
- Brockelman, W.Y. 1980. The use of line transect sampling method for forest primates. 367-372, en J.I. Furtado,

- ed. Tropical Ecology and Development. Kuala Lumpur.
- Brody, S. 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold Publ. Co., New York. 1023 pp.
- Brokx, P.A. 1972a. A study of the biology of the Venezuelan white-tailed deer (*Odocoileus virginianus gymnotis* Wiegmann 1833), with a hypothesis on the origin of South-American cervids. Tesis doctoral. University of Waterloo, Canada. 355 pp.
- Brokx, P.A. 1972b. Age determination in the Venezuelan white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 36:1060-1067.
- Brokx, P.A. 1984. South America. 525-546, en L.K. Halls, ed. White-tailed deer. Ecology and management. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- Brown, D.E. y R.A. Ockenfels. 1986. Status reports. Arizona. 13-18, en R.A. Ockenfels, G.I. Day y V.C. Supplee, eds. Proceedings of the peccary workshop. Arizona Game and Fish Department, Phoenix, Arizona.
- Brown, K.S. 1982. Paleoecology and regional patterns of evolution in Neotropical butterflies. en G.T. Prance, ed. Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, New York.
- Brownie, C., D.R. Anderson, K.P. Burnham y D.S. Robson. 1985. Statistical inference from band recovery data. A handbook. U.S. Fish and Wildlife Service. Resource Publication 156:1-305.
- Bucher, E.H. 1980. Ecología de la fauna chaqueña. Una revisión. *Ecosur* 7:111-156.
- Bucher, E.H. 1982. Colonial breeding of the eared dove (*Zenaida auriculata*) in northeastern Brazil. *Biotropica* 14:255-261.
- Bucher, E.H. 1983. Las aves como plaga en la Argentina. 74-90, en D.J. Elías, ed. *Simposium: Zoología económica y vertebrados como plagas de la agricultura*. Arequipa, Perú.
- Bucher, E.H. 1987. Herbivores in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:265-273.
- Bucher, E.H. 1989. Conservación y desarrollo en el Neotrópico: en búsqueda de alternativas. *Vida Silvestre Neotropical* 2:3-6.
- Bucher, E.H. y M. Nores. 1976. Ecología de la alimentación de la paloma *Zenaida auriculata*. *Physis* C35 (90):17-32.
- Buckland, S.T., D.R. Anderson, K.P. Burnham y J.L. Laake. 1993. Distance sampling: Estimating abundance of biological populations. Chapman & Hall, London. 446 pp.
- Bull, J.J. y R.C. Vogt. 1979. Temperature-dependant sex determination in turtles. *Science* 206:1186-1188.
- Bulla, L.A. 1990. Entomofauna de las sabanas venezolanas. 295-332, en G. Sarmiento, ed. Las sabanas americanas. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Bulla, L.A., J.M. Pacheco y R. Miranda. 1980. Ciclo estacional de la biomasa verde, muerta y raíces en una sabana inundada de estero en Mantecal (Venezuela). *Acta Científica Venezolana* 3:339-344.
- Bulla, L.A., J.M. Pacheco y R. Miranda. 1981. A simple model for the measurement of primary production in grasslands. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 36 (139):281-304.
- Bunnell, F.L. y A.S. Harestad. 1983. Dispersal and dispersion of black-tailed deer: models and observations. *Journal of Mammalogy* 64:201-209.
- Burnham, K.P. 1979. A parametric generalization of the Hayne estimator for line transect sampling. *Biometrics* 35:587-595.
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson 1976. Mathematical models for nonparametric inferences for line transect data. *Biometrics* 32:325-336.

- Burnham, K.P., D.R. Anderson y J.L. Laake. 1980. Estimation of density of biological populations. *Wildlife Monographs* 44 (2):1-202.
- Burnham, K.P., G.C. White y D.R. Anderson. 1984. Estimating the effect of hunting and annual survival rates of adult mallards. *Journal of Wildlife Management* 48:350-359.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24:346-352.
- Bush, M.B. 1994. Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography* 21:5-17.
- Byers, C.R., R.K. Steinhorst y P.R. Krausman. 1984. Classification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48:1050-1053.
- Cabrera, A. y J. Yépez. 1960. Mamíferos Sud Americanos. 2. edición. Tomos I y II. Ediar, Buenos Aires.
- Cabrera, A.L. y A. Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C. 120 pp.
- Cabrera Reyes, J. 1987. Problemática de la cacería furtiva de aves canoras y de ornato en el Territorio Federal Delta Amacuro. 40-42, en Memoria, 62 Reunión de la Comisión de Supervivencia de Especies SSC-UICN. Fudena, Caracas.
- Cajal, J.L. 1983. La vicuña en Argentina: pautas para su manejo. *Interciencia* 8:19-22.
- Calhoun, J.B. y J.U. Casby. 1958. Calculation of home range and density of small mammals. U.S. Public Health Service Monograph 55:1-24.
- Campos Roza, C., A. Ulloa y H. Rubio Torgler, comp. 1996. Manejo de fauna con comunidades rurales. Fundación Natura, OREWA, OEI y Ministerio de Medio Ambiente, Santafé de Bogotá. 281 pp.
- Canfield, R.H. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. *Journal of Forestry* 39:388-394.
- Cant, J.G.H. 1977. Census of the agouti (*Dasyprocta punctata*) in seasonally dry forest at Tikal, Guatemala, with comments on strip censusing. *Journal of Mammalogy* 58:688-690.
- Carr, A., A. Meylan, J. Mortimer, K. Bjorndal y T. Carr. 1982. Survey of sea turtle populations and habitats in the western Atlantic. U.S. Department of Commerce, Washington, D.C. 82 pp.
- Cartaya, E.J. y M. Aguilera. 1985. Estudio de la comunidad de roedores plaga en un cultivo de arroz. *Acta Científica Venezolana* 36:250-257.
- Carvalho, J.C.M. de. 1967. A conservação da natureza e recursos naturais na Amazônia brasileira. Atas do Simpósio da Biota Amazônica 7:1-47.
- Carvalho, J.C.M. de 1981. A conservação da natureza e recursos naturais na Amazônia brasileira. *Revista CVRD* 2:5-47.
- Carvalho, N.O. de. 1986. Hidrología da bacia do alto Paraguai. 43-49, en Anais, 1. Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-Economicos do Pantanal. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Brasília.
- Casas Andreu, G. y M. Guzman Arroyo. 1970. Estado actual de las investigaciones sobre cocodrilos mexicanos. Instituto Nacional de Investigaciones de Biología Pesquera, Serie Divulgativa 3(52):11-50.
- Case, T.J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in terrestrial vertebrates. *Quarterly Review of Biology* 53:243-282.
- Castaño Uribe, 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, EEC y UICN, Quito. 111 pp.

- Castellanos, H.G. 1982. Patrones de movimiento y uso de hábitat del báquiro de collar *Tayassu tajacu* en los Llanos centrales de Venezuela. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 138 pp.
- Castro, N., J. Revilla y M. Neville. 1976. Carne de monte como una fuente de proteínas en Iquitos, con referencia especial en monos. *Revista Forestal del Perú* 6:19-32.
- Caughley, G. 1966. Mortality patterns in mammals. *Ecology* 47:906-918.
- Caughley, G. 1970. Liberation, dispersal, and distribution of Himalayan thar *Hemitragus jemlahicus* in New Zealand. *New Zealand Journal of Science* 13:220-239.
- Caughley, G. 1974. Bias in aerial surveys. *Journal of Wildlife Management* 38:921-933.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. John Wiley & Sons, New York. 234 pp.
- Caughley, G. 1985. Harvesting of wildlife: Past, present, and future. 3-14, en S.L. Beasom y S.F. Roberson, eds. *Game harvest management*. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville, Texas.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63:215-244.
- Caughley, C. y L.C. Birch. 1971. Rate of increase. *Journal of Wildlife Management* 35:658-663.
- Caughley, G. y D. Grice. 1982. A correction factor for counting emus from the air, and its application to counts in western Australia. *Australian Wildlife Research* 9:253-259.
- Caughley, G. y A.R.E. Sinclair. 1994. *Wildlife ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 334 pp.
- Caughley, G., R. Sinclair y D. Scott-Kemmis. 1976. Experiments in aerial survey. *Journal of Wildlife Management* 40:290-300.
- Caulin, A. 1759 (1966) *Historia de la Nueva Andalucía*. P. Ojer, ed. Biblioteca de la Academia de la Historia, Vols. 81, 82., Caracas.
- Causton, D.R. 1988. *Introduction to vegetation analysis*. Unwin Hyman, London. 342 pp.
- Cayot, L.J. y A. Izurieta. 1993. Manejo en cautiverio y conservación de reptiles en las Islas Galápagos. 237-260, en P.A. Mena y L. Suárez, eds. *La investigación para la conservación de la diversidad biológica en el Ecuador*. Ecociencia, Quito.
- CDEA (Commission on Development and Environment for Amazonia). 1992. *Amazonia without myths*. Inter-American Development Bank, UNDP y Tratado de Cooperación Amazónica. 99 pp.
- Ceballos Lascurain, H. 1993. UICN Ecotourism consultancy programme. México, D.F. 4 pp.
- Chapman, D.G. 1951. Some properties of the hypergeometric distribution with applications to zoological censuses. *University of California Publications in Statistics* 1:131-160.
- Chapman, D.G. 1955. Population estimates based on change of composition caused by selective removal. *Biometrics* 21:921-935.
- Charles, R. 1995. The use, value, management and conservation of Amazon wildlife. National report of Guyana. Georgetown. 22 pp. (informe inédito).
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9:129-136.
- Chehébar, C. 1990. Action plan for Latin American otters. 64-73, en P. Foster-Turley, S. Macdonald y C. Mason, eds. *Otters. Action plan for their conservation*. UICN, Gland, Suiza.
- Child, G. y W.K. Nduku. 1986. *Wildlife and human welfare in Zimbabwe. Working party on wildlife management and national parks*. Bamako, Mali. 15 pp.
- Chile. 1929 (1965). Ley No. 4601 de 18 de Junio de 1929 sobre caza y su reglamento (actualizado). Ministerio de Agricultura, Santiago. 27 pp.
- CITES. 1996. Resoluciones en vigor de la Conferencia de las Partes aprobadas durante las primeras ocho reuniones. CITES, Ginebra, Suiza. 58 pp.

- Clark, C.W. 1989. Bioeconomics. 275-286, en J. Roughgarden, R.M. Day y S.A. Levin, eds. Perspectives in ecological theory. Princeton University Press, Princeton.
- Clark, W.R. 1987. Effects of harvest on annual survival of muskrats. *Journal of Wildlife Management* 51:265-272.
- Clubb, S.A. 1992. The role of private aviculture in the conservation of Neotropical psittacines. 117-131, en S.R. Beissinger y N.F.R. Snyder, eds. *New World parrots in crisis*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Cochran, W.G. 1977. *Sampling techniques*. 3. Edición. John Wiley & Sons, New York. 428 pp.
- Codazzi, A. 1841. *Resumen de Geografía de Venezuela*. H. Fournier & Compagne, Paris. 648 pp.
- Coimbra Filho, A. 1973. Situação mundial de recursos faunísticos na faixa intertropical. *Brasil Florestal* 17:12-37.
- Coimbra Filho, A. 1977. Exploração da fauna brasileira. 28-54, en *Encontro Nacional de Conservação da Fauna e Recursos Faunísticos*. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal y Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza, Brasília
- Coimbra Filho, A. 1986. *O Centro de Primatologia do Rio de Janeiro*. Fundação Estadual de Engenharia do Meio Ambiente (FEEMA), Rio de Janeiro. 20 pp.
- Cole, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quarterly Review of Biology* 29:103-137.
- Colinvaux, P. 1987. Amazon diversity in light of the paleoecological record. *Quaternary Science Review* 6:93-114.
- Collar, N.J. y A.T. Juniper. 1992. Dimensions and causes of the parrot conservation crisis. 1-24, en S.R. Beissinger y N.F.R. Snyder, eds. *New World parrots in crisis*. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Collett, S.F. 1981. Population characteristics of *Agouti paca*, (Rodentia) in Colombia. *Publications of the Museum, Michigan State University, Biological Series* 5:485-602.
- Colmenero, L.C. y B.E. Zárate 1990. Distribution, status, and conservation of the West Indian manatee in Quintana Roo, Mexico. *Biological Conservation* 52:27-35.
- Colombia. 1974. Decreto No. 2811/1974. Código Nacional de Recursos Naturales Renovables y de Protección al Medio Ambiente. Bogotá.
- Colombia. 1978. Decreto No. 1608/1978. Reglamento del Código Nacional de Recursos Naturales Renovables y de Protección al Medio Ambiente y la Ley de 1973 en Materia de Fauna Silvestre. Bogotá.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J.H. y R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Connolly, G.E. 1978. Predators and predator control. 369-394, en J.L. Schmidt y D.L. Gilbert, eds. *Big Game of North America. Ecology and Management*. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- Conway, W.G. 1980. An overview of captive propagation. 199-208, en M.E. Soulé y B.A. Wilcox, eds. *Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Cooke, R.G. 1981. Los hábitos alimentarios de los indígenas precolombinos de Panamá. *Revista Médica de Panamá* 6:65-89.
- Coppens, W., ed. 1988. *Los aborígenes de Venezuela*. Vol. III. Fundación La Salle y Monte Ávila Editores, Caracas. 736 pp.

- Cordero R., G.A. 1983. Características demográficas de una población de rabipelado, *Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758 en un bosque húmedo al norte de Venezuela. Trabajo de ascenso. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 115 pp.
- Cordero R., G.A. 1990. Aprovechamiento de la fauna silvestre en Barlovento, Estado Miranda, Venezuela. *Vida Silvestre Neotropical* 2(2):70-74.
- Cordero R., G.A. y Nicolas B., R.A. 1987. Feeding habits of the opossum (*Didelphis marsupialis*) in northern Venezuela. *Fieldiana Zoology, New Series* 39:125-131.
- Cordero R., G.A. y J. Ojasti. 1981. Comparison of capybara populations of open and forested habitats. *Journal of Wildlife Management* 45:267-271.
- Cormack, R.M., G.P. Patil y D.S. Robson, eds. 1979. Sampling biological populations. International Cooperative Publishing House, Burtonsville, Maryland.
- Cornelius, S.E., M. Alvarado U., J.C. Castro, M. Mata del Valle y D.C. Robinson. 1991. Management of olive ridley sea turtles (*Lepidochelys olivacea*) nesting at playas Nancite and Ostional, Costa Rica. 111-135, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. Neotropical wildlife use and conservation. University of Chicago Press, Chicago.
- Correa V., M. 1978. Comparación de cuatro métodos para la estimación de la densidad poblacional del venado caramerudo (*Odocoileus virginianus gymnotis*). Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 88 pp.
- Costa Rica. 1984. Ley #6961. Ley de conservación de la fauna silvestre. *Diario Oficial* 106 (8):1-3.
- Cottam, G. y J.T. Curtis. 1956. The use of distance methods in phytosociological sampling. *Ecology* 37:451-460.
- Coulson, R.A. 1984. How metabolic rate and anaerobic glycolysis determine the habits of reptiles. *Symposium of the Zoological Society of London* 52: 425-441.
- Coutinho, J. 1868. Sur les tortues de l' Amazone. *Bull. Soc. Zool. d'Acclim.* 5, 2. Serie. (referido según Smith 1974).
- Cowardin, L.M., V. Carter, F.C. Colet y E.T. Laroe. 1979. Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. 103 pp.
- Cox, C.B. 1994. Common inheritance v. convergent evolution - Africa and South America compared. *Journal of Biogeography* 21:119-120.
- Crawford, H.S. 1984. Habitat management. 629-646, en L.K. Halls, ed. White-tailed deer. Ecology and management. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- Crawshaw, P.G. Jr. 1992. Recommendations for study design of research projects on Neotropical felids. 187-222, en Felinos de Venezuela. Biología, ecología y conservación. FUDECI, Caracas.
- Crawshaw, P.G. Jr. y H.B. Quigley 1984. Ecologia do jaguar ou onça pintada no Pantanal. Relatoria final. IBDF, Brasília. 110 pp.
- Creed, W.A., F. Haberland, B.E. Kohn y K.R. McCaffery. 1984. Harvest management: the Wisconsin experience. 243-260, en L.K. Halls, ed. White-tailed deer. Ecology and management. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- Crespo, J.A. 1971. Ecología del zorro gris *Dusicyon gymnocercus antiquus* (Ameghino) en la Provincia de Pampa. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*
- Crespo, J.A. y J.M. De Carlo. 1963. Estudios ecológicos de una población de zorros colorados *Dusicyon culpaeus culpaeus* (Molina) en el oeste de Neuquén. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Ecológica* 1 (1):1-55.
- Crockett, C.M. y R. Rudrant. 1987. Red howler monkey birth data I. Seasonal variation. *American Journal of Primatology* 13:347-368.
- Dabbene, R. 1972. Las aves de caza de la República Argentina. Editorial Albatros, Buenos Aires. 237 pp.
- Dallmeier, F. 1991. Whistling-ducks as a manageable and sustainable resource in Venezuela. *Balancing eco-*



- conomic costs and benefits. 266-287, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. Neotropical Wildlife Use and Conservation. University of Chicago Press, Chicago.
- Dalrymple, G.M., W.F. Loftus y F.S. Bernardino. 1988. Wildlife in the Everglades and Latin American wetlands. Florida International University, Miami. 72 pp.
- Daniels, H. 1987. Ecología nutricional del venado caramerudo *Odocoileus virginianus gymnotis* en los Llanos centrales. Tesis doctoral. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 243 pp.
- Dapson, R.W. 1980. Guidelines for statistical usage in age - estimation technics. *Journal of Wildlife Management* 44:541-548.
- Dapson, R.W. y J.M. Irland. 1972. An accurate method of determining age in small mammals. *Journal of Mammalogy* 53:100-106.
- Davidson, W.R., F.A. Hayes, V.F. Nettles y F.E. Kellogg. 1981. Diseases and parasites of white-tailed deer. Miscellaneous Publication 7, Tall Timber Research Station, Tallahassee, Florida. 458 pp.
- Davis, D.E., ed. 1982. CRC handbook of census methods for terrestrial vertebrates. CRC Press, Boca Raton, Florida. 397 pp.
- Davis D.E. y F.B. Golley. 1963. Principles of mammalogy. Reinhold Publication Corporation, New York. 335 pp.
- Davis, D.E. y R.L. Winstead. 1980. Estimating the numbers of wildlife populations. 221-245, en S.D. Schemnitz, ed., *Wildlife Management Techniques Manual*. 4. edición, The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Davis, J.W., L.H. Karstad y D.O. Trainer. 1972. Enfermedades infecciosas de los mamíferos salvajes. Editorial Acribia, Zaragoza. 513 pp.
- Davis, L.S. y J.A. Henderson. 1977. Many uses and many users: Some desirable characteristics of a common land and water classification system. 13-34, en *Classification, inventory, and analysis of fish and wildlife habitat*. U.S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service (FWS/OBS-78/76), Washington, D.C.
- Deevey, E. S. 1947. Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology* 22:283-314.
- Delacour, J. y D. Amadon. 1973. Curassows and related birds. American Museum of Natural History, New York. 247 pp.
- Del Conte Ayala, E. y A. González-Fernández. 1995. Nidos artificiales para guacamayas bandera (*Ara macao*) en la reserva privada "Mataclara", Estado Cojedes, Venezuela. 19-29, en *Cursillo de Manejo de Fauna y Zootecnia*, UNELLEZ, Guanare, Venezuela.
- De Lury, D.B. 1947. On the estimation of biological populations. *Biometrics* 3:145-167.
- Dinerstein, E., D.M. Olson, D.J. Graham, A.L. Webster, S.A. Primm, M.P. Bookbinder y G. Ledec. 1995. Una evaluación del estado de conservación de las ecoregiones terrestres de América Latina y el Caribe. Banco Mundial, Washington. 135 pp., mapa 1: 15.000.000.
- Doak, D.F. y L.S. Mills. 1994. A useful role for theory in conservation. *Ecology* 73:615-626.
- Domming, D.P. 1982. Commercial exploitation of manatees *Trichechus* in Brasil c. 1785-1973. *Biological Conservation* 22:101-126.
- D'Orbigny, A. 1945. Viaje a la América meridional realizado en 1826 a 1833. Editorial Futuro, Buenos Aires. 816 pp.
- Dorney, R.S., D.R. Thompson, G.B. Hale y R.F. Wendt. 1958. An evaluation of ruffed grouse drumming counts. *Journal of Wildlife Management* 22:35-40.
- Dourojeanni, M.J. 1974. Impacto de la producción de fauna silvestre en la economía de la Amazonía peruana. *Revista Forestal del Perú* 5:15-27.
- Dourojeanni, M.J. 1985. Over - exploited and under - used animals in the Amazon region. 419-433, en G.T.

- Prance y T.E. Lovejoy, eds. Key environments. Amazonia. Pergamon Press, Oxford.
- Dourojeanni, M.J. 1990. Amazonía ¿Qué hacer?. Centro de Estudios Teológicos de la Amazonía, Iquitos. 444 pp.
- Downing, R.L. 1980. Vital statistics of animal populations. 247-267, en S.D. Schemnitz, ed. Wildlife Management Techniques Manual. 4. edición. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Downing, R.L. y D.C. Guynn. 1985. A generalized sustained yield table for white-tailed deer. 95-103, en S.L. Beasom y S.F. Roberson, eds. Game harvest management. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville, Texas.
- Dubost, G. 1968. Les niches écologiques des forets tropicales Sud-Américaines et Africaines, sources de convergences remarquables entre rongeuses et artiodactyles. Terre Vie 22: 3-28.
- Duellman, W.E. 1979. The South American Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. Monograph of the Museum of Natural History, The University of Kansas 7:1-485.
- Dunnmire, W.W. 1955. Sex dimorphism in the pelvis of rodents. Journal of Mammalogy 36:356-361.
- Duno, G.M. 1996. Dinámica poblacional de *Sigmodon alstoni* (Rodentia, Cricetidae), reservorio de la fiebre hemorrágica venezolana: Bases para su manejo. Tesis de maestría. UNELLEZ, Guanare, Venezuela. 73 pp.
- Duplaix, N. 1980. Observations on the ecology and behavior of the giant river otter *Pteronura brasiliensis* in Suriname. Revue d'Ecologie 34:495-618.
- Dyer, M.I. y P. Ward. 1977. Assessing the potential impact of granivorous birds in ecosystems. 205-266, en J. Pinowski y S.C. Kendeigh, eds. Granivorous birds in ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Eberhardt, L.L. 1968. A preliminary appraisal of line transects. Journal of Wildlife Management 32:82-88.
- Eberhardt, L.L. 1978a. Appraising variability in population studies. Journal of Wildlife Management 42:207-238.
- Eberhardt, L.L. 1978b. Transect methods for population studies. Journal of Wildlife Management 42:1-31.
- Eberhardt, L.L. y M.A. Simmons. 1987. Calibrating population studies by double sampling. Journal of Wildlife Management 51: 665-675.
- Eberhardt, L.L. y R.C. Van Etten. 1956. Evaluation of the pellet group count as a deer census method. Journal of Wildlife Management 20:71-74.
- Echegoyen, H. 1917. Necesidad de conservar algunas especies útiles de la fauna y de la flora de Atacama. Actas de la Sociedad Científica de Chile 15:16-73. (Referido según Iriarte y Jaksic, 1986).
- Ecuador. 1981. Ley Forestal y de Conservación de Áreas Naturales y Vida Silvestre. Registro Oficial 64, 24 de agosto de 1981, Quito.
- Eden, M.J. y J.T. Parry, eds. 1986. Remote sensing and tropical land management. John Wiley & Sons, New York. 366 pp.
- Ehrenfeld, D. 1992. The business of conservation. Conservation Biology 6:1-3.
- Ehrenfeld, D. 1995. Options and limitations in the conservation of sea turtles. 457-463, en K.A. Bjorndal, ed. Biology and conservation of sea turtles. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Eichler, A. 1966. Conservación. Tomos I y II. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Eisenberg, J.F. 1980. The density and biomass of tropical mammals. 35-55, en M.E. Soulé y B.A. Wilcox, eds. Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Eisenberg, J.F. 1981. The mammalian radiations. Chicago University Press, Chicago. 610 pp.

- Eisenberg, J.F., M.A. O'Connell y P.V. August. 1979. Density, productivity, and distribution of mammals in two Venezuelan habitats. 187-207, en J.F. Eisenberg, ed. Vertebrate ecology in the northern Neotropics. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Eisenberg, J.F., C. Santiapillai y M. Lockhart. 1970. The study of wildlife populations by indirect methods. Ceylon Journal of Science, Biological Series 8 (2):53-62.
- Eiten, G. 1982. Brazilian "Savannas". 25-47, en B.Z. Huntley y B.H. Walker, eds. Ecology of Tropical Savannas. Springer Verlag, Berlin.
- Elías, D.J. y G. Valencia D. 1984. La agricultura latinoamericana y los vertebrados plagas. Interciencia 9:223-229.
- Emlen, J.T. 1971. Population densities of birds derived from transect counts. The Auk 88:323-342.
- Emmons, L.H. 1984. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. Biotropica 16: 210-222.
- Emmons, L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainforest. Behavioral Ecology and Sociobiology 20:271-283.
- Emmons, L.H. 1988. A field study of ocelot in Peru. Revue d'Ecologie 43:133-157.
- Emmons, L.H. 1989. Jaguar predation on chelonians. Journal of Herpetology 23:311-314.
- Emmons, L.H. y V.M. Stark. 1979. Elemental composition of a natural mineral lick in Amazonia. Biotropica 11:311-313.
- Encarnación, F., Moya, J. Moro y C. Málaga. 1990. Misión y objetivos del Proyecto Peruano de Primatología. 3-14, en La primatología en el Perú. Proyecto Peruano de Primatología, Lima.
- Ergueta S., P. y C. de Morales, eds. 1996. Libro rojo de los vertebrados de Bolivia. CDC-Bolivia, La Paz. 347 pp.
- Errea, E., R. Cayssials y D. Panario. 1987. Perfil de la República Oriental de Uruguay y el estilo de desarrollo, el ambiente y los recursos. 63-104, en Patrimonio natural y las evaluaciones del desarrollo. Subsecretaría de la Política Ambiental, Buenos Aires.
- Errington, P.L. 1945. Some contributions of a 15 year local study of the northern bobwhite to a knowledge of population phenomena. Ecological Monographs 15:1-34.
- Errington, P.L. 1956. Factors limiting higher vertebrate populations. Science 124:304-307.
- Escobar B., A. 1977. Estudio de sabanas inundables de *Paspalum fasciculatum*. Tesis de maestría. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Caracas. 152 pp.
- Escobar B., A. y E. González Jiménez. 1976. Estudio de la competencia alimenticia de los herbívoros mayores del llano inundable, con referencia especial al chiguire (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Agronomía Tropical (Maracay) 26:215-22
- Ewel, J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. Biotropica 12 (Suplemento: Tropical succession):2-7.
- Ezcurra, E. y S. Gallina. 1981. Biology and population dynamics of white-tailed deer in northwestern Mexico. 79-108, en P.F. Ffolliott y S. Gallina, eds. Deer Biology, Habitat Requirements and Management in Western North America. Instituto de Ecología, México.
- Fagen, R. 1988. Population effects of habitat change: a quantitative assessment. Journal of Wildlife Management 52:41-46.
- Fancy, S.G. y R.G. White. 1985. Incremental cost of activity. 143-159, en R.J. Hudson y R.G. White, eds., Bioenergetics of wild herbivores. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- FAO. 1990. Directrices relativas a la formulación de proyectos con cargo a fondos fiduciarios. FAO, Roma. 24 pp.

- FAO. 1995a. Evaluación de los recursos forestales 1990. Países tropicales. Estudio FAO Montes (Roma) #112: 63+43 pp.
- FAO. 1995b. Consulta de expertos sobre productos forestales no madereros para América Latina. FAO, Santiago, Chile. 332 pp.
- FAO/PNUMA. 1985. Manejo de fauna silvestre y desarrollo rural. Información sobre siete especies de América Latina y del Caribe. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile. 161 pp.
- FAO/PNUMA. 1988a. Manejo de áreas protegidas costeras tropicales. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile. 64 pp.
- FAO/PNUMA. 1988b. Informe del taller sobre estrategias para el manejo y el aprovechamiento racional de capibara, caimán y tortugas de agua dulce. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile. 45 pp.
- FAO/PNUMA. 1992. Informe del taller internacional sobre manejo y aprovechamiento de iguana verde. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe. 49 pp.
- FAO/PNUMA. 1994. Estado de conservación de la fauna silvestre del Cono Sur Sudamericano. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile. 120 pp.
- Farmer, A.H. 1977. The habitat evaluation procedures. 407-419, en Classification, inventory, and analysis of fish and wildlife habitat. U.S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. (FWS/OBS-78/76).
- Favre, D. 1995. A precautionary tale. 336-339, en J.A. Bissonette y P.R. Krausman, eds. Integrating people and wildlife for a sustainable future. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland.
- Feekes, F. 1991. The black bellied whistling duck in Mexico - from traditional use to sustainable management. Biological Conservation 56:123-131.
- Fergusson Laguna, A. (s/f). El cachicamo sabanero. Aspectos de su biología y ecología. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas. 129 pp.
- Filion, F.L. 1980. Human surveys in wildlife management. 441-453, en S.D. Schemnitz, ed. Wildlife management techniques manual. 4 edición. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Finger, S.E., I.L. Brisbin, M.H. Smith y D.F. Urbston. 1981. Kidney fat as a predictor of body condition in white-tailed deer. Journal of Wildlife Management 45:964-968.
- Fitch, H.S., R.W. Henderson y D.M. Hillis. 1982. Exploitation of iguanas in Central America. 397-417, en G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. Iguanas of the World. Noyes Publishers, Park Ridge, New Jersey.
- Fittkau, E.J. 1976. Crocodiles and the nutrient metabolism of Amazonian waters. Amazoniana 4:103-133.
- Fitzgerald, L.A. 1989. An evaluation of stomach flushing techniques for crocodylians. Journal of Herpetology 23:170-172.
- Fitzgerald, L.A. 1994. Tupinambis lizards and people: A sustainable use approach to conservation and development. Conservation Biology 8:12-15.
- Fitzgerald, L.A., J.M. Chani y O.E. Donadio. 1991. Tupinambis lizard in Argentina: implementing management of a traditionally exploited resource. 303-316, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. Neotropical Wildlife Use and Conservation. University of Chicago Press, Chicago.
- Fleming, T.H., R. Breitwisch y G.H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 18:91-109.
- Flores, E. 1995. Políticas, estrategias y plan de acción de conservación y gestión de la vida silvestre en Bolivia. Proyecto RLA/92/G32, La Paz. 28 pp. (informe no publicado).

- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruit fall on Barro Colorado island. 151-172, en E.G. Leigh, A.S. Rand y D.M. Windsor, eds. The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long term changes. Oxford University Press, Oxford.
- Fowler, C.W. 1981. Density dependence as related to life history strategy. *Ecology* 62:602-610.
- Fowler, C.W. y T.D. Smith. 1981. Dynamics of large mammal populations. John Wiley & Sons, New York. 477 pp.
- Fracker, S.B. y J.A. Brischle. 1944. Measuring the local distribution of *Ribes*. *Ecology* 25:283-303.
- Fragoso, J.M.V. 1998. Home range and movements patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the northern Amazon. *Biotropica* 30:458-469.
- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. 135-149, en M.E. Soulé y B.A. Wilcox, eds. Conservation biology, an evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Franklin, W.L. 1982. Biology, ecology, and relationship to man of the South American camelids. 457-489, en M.A. Mares y H.H. Genoways, eds. Mammalian biology in South America. Special Publication Series v. 6/Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh.
- Franklin W.L. y M.A. Fritz. 1991. Sustained harvesting of the Patagonia guanaco: is it possible or too late? 317-336, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. Neotropical Wildlife Use and Conservation. University of Chicago Press, Chicago.
- Frazier, J. y S. Salas. 1986. Tortugas marinas del Pacífico oriental ¿Recurso que nunca acabará? 87-98, en P.G. Aguilar, ed. Conservación y Manejo de la Fauna Silvestre en Latinoamérica. APECO, Lima.
- Freese, C.H., P.G. Heltne, N. Castro R. y G. Whitesides. 1982. Patterns and determinants of monkey densities in Peru and Bolivia, with notes on distributions. *International Journal of Primatology* 1:53-90.
- Fretwell, S.D. 1972. Populations in a seasonal environment. Princeton University Press, Princeton. 217 pp.
- Fretwell, S.D. y H.L. Lucas. 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheorica* 19:16-36.
- Froehlich, J.W., R.W. Thorington y J.S. Otis. 1981. Demography of howler monkey (*Alouatta palliata*) on Barro Colorado island, Panama. *International Journal of Primatology* 2:207-236.
- Frost, D.R., ed. 1985. Amphibian species of the world. Allen Press & Association of Systematic Collections, Lawrence, Kansas. 732 pp.
- FUDECI/PROFAUNA/FEDECAVE. 1991. El venado en Venezuela. Conservación, manejo, aspectos biológicos y legales. Raúl Clemente Editores, Valencia, Venezuela. 165 pp.
- Fuller, K.S. y B. Swift. 1985. Latin American wildlife trade laws. Leyes del comercio de vida silvestre en América Latina. Segunda edición. Traffic-USA y World Wildlife Fund, Washington, D.C. 392 pp.
- Gaines, M.S. y L.R. McClenaghan. 1980. Dispersal in small mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:163-196.
- Galiano, W. y E. Molleapaza 1986. Problemática actual de la conservación del Parque Nacional Manu. 15-21, en P.G. Aguilar, ed. Conservación y manejo de la fauna silvestre en Latinoamérica. APECO, Lima.
- Gallina, S. y Haffner, G. 1980. La fauna, parte del patrimonio nacional. *PANAGFA* 8:19-24.
- Gallina, S., E. Maury y V. Serrano. 1981. Food habits of white-tailed deer. 133-148, en P.F. Ffolliott y S. Gallina, eds. Deer biology, habitat requirements and management in western North America. Instituto de Ecología, México.
- Gallizioli, S. 1970. The wildlife of Venezuela. *Arizona Wildlife Views* 17 (2):12-115.

- García, A. 1987. Definición y magnitud del problema alimentario en América Latina. *Estudios Rurales de Latinoamérica* 10:135-162.
- Garcilaso de la Vega, I. 1617 (1973). *Comentarios reales de los incas*. Ediciones Peisa, Lima. 3 tomos.
- Gates, C.E., W. Evans, D.R. Gober, F.S. Gothery y W.E. Grant. 1985. Line transect estimation of animal densities from large data sets. 37-50, en S.L. Beasom y S.F. Roberson, eds. *Game harvest management*. Caesar Kleberg Wildlife Reserach Institute, Kingsville, Texas.
- Gates, C.E., W.H. Marshall y D.P. Olson. 1968. Line transect method of estimating grouse population densities. *Biometrics* 24:135-145.
- Gauch, H.C. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 298 pp
- Gautier-Hion, A. y G. Michaloud. 1989. Are figs allways keystone resources for tropical frugivorous vertebrates? A test in Gabon. *Ecology* 70:1826-1833.
- Gautier-Hion, A., J.M. Duplantier, L. Emmons, F. Feer, P. Heckestweier, A. Mounqazi, R. Quris y C. Sourd. 1985a. Coadaptation entre rythmes de frutification et frugivorie en foret tropicale humide du Gabon: mythe ou réalité. *Revue d'Ecologie* 40:405-434.
- Gautier-Hion, A., J.M. Duplantier, R. Quris, F. Feer, C. Sourd, J.P. Decoux, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, P. Hecketsweiler, A. Mounqazi, C. Roussillon y J.M. Thiollay. 1985b. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65:324-337.
- Gentry, A.H. 1988. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 85:156-159.
- Gessaman, J.A. 1973. *Ecological energetics of homeotherms*. Utah State University Press, Logan, Utah. 155 pp.
- Gibbons, J.W. 1976. Aging phenomena in reptiles. 454-475, en M.F. Elias, B.E. Eleftheriou y P.K. Elias, eds. *Experimental aging research*. EAR, Inc. Bar Harbor, Maine.
- Gibbons, J.W. 1982. Reproductive patterns in freshwater turtles. *Herpetologica* 38:222-227.
- Gibbons, J.W. y R.D. Semlitsch. 1981. Terrestrial drift fences with pit fall traps: an effective technique for qualitative sampling of animal populations. *Brimleyana* 7:1-16.
- Giles, R.H., ed. 1971. *Wildlife management techniques*. 3. edición. The Wildlife Society, Washington C.D. 633 pp.
- Giles, R.H. 1978. *Wildlife Management*. W.H. Freeman Company, San Francisco. 416 pp.
- Gilij, F.S. 1782 (1965). *Ensayo de historia americana o sea la historia natural, civil y sacra de los reinos y de las provincias españolas de tierra firme en la América Meridional*. Tomo I. De la historia geográfica y natural de la provincia del Orinoco. Editorial Sucre, Bogotá.
- Gillon, Y. 1967. Méthodes d'estimation des nombres et des biomasses d'arthropodes en savane tropicale. 519-543, en K. Petruszewicz, ed. *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Polish Academy of Science, Warszawa.
- Gilpin, M.E. y M.E. Soulé. 1986. Minimum viable populations: Processes of species extinctions. 19-34, en M.E. Soulé, ed. *Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachussets.
- Ginsberg, J.R. y E.J. Milner-Guilland. 1994. Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates: Implications for conservation and sustainable use. *Conservation Biology* 8:157-166.
- Glade, A.A., ed. 1988. *Libro rojo de los vertebrados terrestres del Chile*. Corporación Nacional Forestal, Santiago. 65 pp.
- Glanz, W.E. 1991. Mammalian densities at protected versus hunted sites in central Panama. 163-173 en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. *Neotropical wildlife use and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.

- Goldstein, I. y L. Salas. 1993. Patrón de explotación de *Puya* sp. (Bromeliaceae) por *Tremarctos ornatus* (Ursidae) en el Páramo El Tambor, Venezuela. *Ecotrópicos* 6(2):24-29.
- Golley, F.B. 1957. An appraisal of ovarian analysis in determining reproductive performance of black-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 21:62-65.
- Golley, F.B. y H.K. Buechner. 1969. A practical guide to the study of the productivity of large herbivores. Blackwell, Oxford. 320 pp.
- Gómez, J.A. 1985. Reproducción de *Dendrocygna autumnalis* (Anseriformes, Anatidae) en cajas de anidación, laguna El Jocotal. Tesis de licenciatura. Universidad de El Salvador, San Salvador.
- Gómez Cely, M., R. Polanco Ochoa y A. Villa Lopera. 1994. Uso sostenible y conservación de la fauna silvestre en los países de la cuenca de Amazonas. Colombia. Informe nacional. Santafé de Bogotá. 86 pp., 9 anexos (informe no publicado).
- Gómez-Dallmeier, F. y A.T. Cringan. 1989. Waterfowl in Venezuela. Biology, conservation and management. Editorial Ex Libris, Caracas. 351 pp.
- Gómez-Nuñez, J.C. 1986. Análisis comparativo de las temporadas de caza deportiva 1981-1982 y 1982-1983. Dirección de Suelos, Vegetación y Fauna, MARNR, Caracas. Serie de Informes Técnicos DGSIIA/IT/203.
- Gómez-Pompa, A. y F.W. Burley. 1991. The management of natural tropical forests. 3-18, en A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore y M. Hadley, eds. Rain Forest Regeneration and Management. UNESCO y Parthenon Publishing Company, London.
- Gondelles Amengual, R., G. Medina Padilla, J.L. Méndez Arocha y C. Rivero Blanco. 1981. Nuestros animales de caza. Guía para su conservación. Fundación de Educación Ambiental, MARNR, Caracas. 119 pp.
- González-Fernández, M.J. y M. Quero de Peña. 1995. Programa de aprovechamiento comercial de la especie chiguire (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en Venezuela. Temporadas 1991-1995. Profauna, Caracas. 15 pp.
- González Jiménez, E. 1977. El capibara, una fuente indígena de carne de América tropical. *Revista Mundial de Zootecnia* 21:24-30.
- González Jiménez, E. 1995. El capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). Estado actual de su producción. Estudio FAO Producción y Sanidad Animal (Roma) 122:1-110.
- Goodland, R. 1995. The concept of environmental sustainability. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26:1-24.
- Goodwin, M.L. y C. Rodner. 1987. Flamingos (*Phoenicopterus r. ruber*). Informe sobre los sitios de alimentación. 109-114, en Memoria, Reunión de la Comisión de Supervivencia de Especies SSC-IUCN. FUDENA, Caracas.
- Gordon, H.S. 1954. The economic theory of a common-property resource: The fishery. *Journal of Political Economy* 62:124-142.
- Gorzula, S. 1995. Diagnóstico faunístico del Estado Amazonas. Propuestas para su manejo sustentable. 247-294, en A. Carrillo y M.A. Perera, eds., Amazonas. Modernidad en tradición. GTZ, Sada Amazonas, CAIAH y ORPIA, Caracas.
- Gorzula, S. y A.E. Seijas. 1989. The common caiman. 44-61, en Crocodiles, Their Ecology, Management, and Conservation. IUCN, Gland, Suiza.
- Gosling, L.M., L.W. Huson y G.C. Addison. 1980. Age estimation of coypus (*Myocastor coypus*) from eye lens weight. *Journal of Applied Ecology* 17:641-647.
- Green, K.M. 1976. Nonhuman primate trade in Colombia. 85-98, en R.W. Thorington y P.G. Heltne, eds. Neotropical primates. Field studies and conservation. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- Green, K.M., J.F. Lynch, J. Sicar y L.S.Z. Greenberg. 1987. Landsat remote sensing to assess habitat for migra-

- tory birds in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Vida Silvestre Neotropical* 1(2):27-37.
- Green, R.F. 1990. Putting ecology back to optimal foraging theory. *Comments. Theoretical Biology* 1:387-410.
- Greene, W.H. y J.B. Losos. 1988. Systematics, natural history, and conservation. *BioScience* 38:457-462.
- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior* 28:1140-1162.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3. Edición. Butterworth, London.
- Gremone, C. y J.L. Gómez. 1979. Isla de Aves como área de desove de la tortuga verde *Chelonia mydas*. FUDENA, Caracas. 57 pp.
- Grigera, D.E. y E.H. Rappoport. Status and distribution of the European Hare in South America. *Journal of Mammalogy* 64:163-165.
- Grimwood, I.R. 1969. The distribution and status of some Peruvian mammals. Special Publication No. 21, American Committee for International Wildlife Protection and New York Zoological Society, Bronx, New York. 86 pp.
- Grodzinski, W., R.Z. Klekowski y A. Duncan. 1975. Methods for ecological bioenergetics. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 367 pp.
- Grodzinski, W., Z. Pueck y L. Ryszkowski. 1966. Estimation of rodent numbers by means of prebaiting and intensive removal. *Acta Theriologica* 11:297-314.
- Grodzinski, W. y J. Weiner. 1984. Energetics of small and large mammals. *Acta Zoologica Fennica* 172:7-10.
- Gross, D. 1975. Protein capture and cultural development in the Amazon basin. *American Anthropologist* 77:526-549.
- Grue, H. Y B. Jensen. 1979. Review of the formation of incremental lines in tooth cementum of terrestrial mammals. *Danish Review of Game Biology* 11(3):1-48.
- Groom, M.J., R.D. Podolsky y C.A. Munn. 1991. Tourism as a sustained use of wildlife: A case study of Madre de Dios, southeastern Peru. 393-412, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. *Neotropical wildlife use and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Guatemala. 1970. Ley general de caza. Decreto 8-70. El Guatemalteco, 16 de abril de 1970.
- Guillotín, M. 1982. Place de *Proechimys cuvieri* (Rodentia, Echimyidae) dans les peuplements micromammaliens terrestres de la forêt guyanaise. *Mammalia* 46:299-318.
- Gumilla J.P. 1741 (1963). *El Orinoco ilustrado y defendido*. Biblioteca de la Academia Nacional de la Historia, Vol. 68, Caracas.
- Gutiérrez Olguín, T. 1966. Significación económica y turística de la caza y la pesca deportiva. 179-222, en *Problemas de caza y pesca deportivas en México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México.
- Gypher, B.L. 1991. A technique to improve spotlight observations on deer. *Wildlife Society Bulletin* 19:391-393.
- Gysel, L.W. y L.J. Lyon. 1980. Habitat analysis and evaluation. 304-327, en S.D. Schemnitz, ed. *Wildlife Management Techniques Manual*, 4. edición, The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165:131-137.
- Hale, J.B. 1949. Aging cottontail rabbits by bone growth. *Journal of Wildlife Management* 13:216-225.
- Halfpeter, G., ed. 1992. *La Diversidad biológica de Iberoamérica*. Instituto de Ecología, México.



- Hall, L.S., P.R. Krausman y M.L. Morrison. 1997. The habitat concept and plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173-182.
- Hallé, J.F., R.A.A. Oldemann y P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis.* Springer Verlag, Berlin. 441 pp.
- Halls, L.K. y T.R. Dell. 1966. Trial of ranked-set sampling of forage yields. *Forage Science* 12:22-26.
- Hames, R.B. 1979. Comparison of the efficiencies of the shotgun and bow in Neotropical forest hunting. *Human Ecology* 7:219-251.
- Hames, R.B. 1980. Game depletion and hunting zone rotation among the Ye'kwana and Yanomamo of Amazonas, Venezuela. 31-62, en T.W. Vickers y K.M. Kensinger, eds. *Working papers on South American Indians.* Bennington College, Vermont.
- Handely, C.O., Jr. Game mammals of Guatemala. 141-162, en *A fish and wildlife survey of Guatemala.* U.S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, D.C.
- Hanks, J. 1981. Characterization of population condition. 47-73, en C.W. Fowler y T.D. Smith, eds. *Dynamics of large mammal populations.* John Wiley & Sons, New York.
- Hanski, I. y M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics. A brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:17-38.
- Hanson, W.R. 1963. Calculation of productivity, survival and abundance of selected vertebrates from sex and age ratios. *Wildlife Monographs* 9:1-60.
- Hanson, W.R. 1968. Estimating the numbers of animals: a rapid method for unidentified individuals. *Science* 162:675-676.
- Hansson, L. 1975. Comparison between small mammal sampling with small and large removal quadrats. *Oikos* 26:398-404.
- Hansson, L. 1991. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:89-103.
- Hardin, G. The tragedy of the commons. *Science* 162:1243-1248.
- Harestad, A.S. y F.L. Bunnell. 1979. Home range and body weight – a reevaluation. *Ecology* 60:389-402.
- Harlow, R.F. 1984. Habitat evaluation. 601-628, en L.K. Halls, ed. *White-tailed deer. Ecology and management.* Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- Harris, L.D. y I.H. Kochel. 1981. A decision making framework for population management. 221-239, en C.W. Fowler y T.D. Smith, eds. *Dynamics of large mammal populations.* John Wiley & Sons, New York.
- Hayne, D.W. 1949a. An examination of the strip census method for estimating animal populations. *Journal of Wildlife Management* 13:145-157.
- Hayne, D.W. 1949b. Calculating the size of home range. *Journal of Mammalogy* 30:1-18.
- Heady, H.F. 1975. *Rangeland management.* McGraw-Hill, New York. 460 pp.
- Heinen, J. y G.H. Cross 1983. An approach to measure interspersed, juxtaposition, and spatial diversity from cover type maps. *Wildlife Society Bulletin* 11:232-237.
- Henny, C.J. y D.R. Anderson. 1979. Osprey distribution, abundance, and status in western North America III. The Baja California and Gulf of California populations. *Bulletin of South California Academy of Science* 78:89-106.
- Hernández Camacho, J., T. Walschburger B., R. Ortiz Quijano y A. Hurtado Guerra. 1992. Origen y distribución de la biota suramericana y colombiana. 55-104, en G. Halffter, ed. *La diversidad biológica de Iberoamérica.* Instituto de Ecología, México.
- Hernández Corso, R. 1969. La investigación de la fauna silvestre y el desarrollo económico. *Bosques (México)* 4:15-23.

- Hernández Corso, R. 1970. Fauna Silvestre. Expresiones y planteamientos de un recurso, 1964-1970. Subsecretaría Forestal y de la Fauna, México. 272 pp.
- Hernández Huerta, A. 1992. Los carnívoros y sus perspectivas de conservación en las áreas protegidas de México. *Acta Zoológica Mexicana* 54:1-23.
- Herrejón, M. 1963. La vida silvestre mexicana. Secretaría de Educación Pública, México. 233 pp.
- Herrera, E.A. 1986. The behavioural ecology of the capybara, *Hydrochoerus hydrochaeris*. Tesis doctoral. University of Oxford, Oxford. 227 pp.
- Hess, M. 1985. Nevada's use of change-in-ratio estimates to establish deer hunting quotas. 67-81, en S.L. Beasom y S.F. Roberson, eds. Game harvest management. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville, Texas.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427-432.
- Hilty, S.L. y W.L. Brown. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton. 836 pp.
- Hiraoka, M. 1995. Acuatric and land fauna management among the floodplain ribereños of the Peruvian Amazonas. 53-70, en T. Nishizava y J.I. Uitto, eds. The fragile tropics of Latin America. Sustainable Management of Environments. United Nations University Press, Tokyo.
- Hobbs, N.T. y T.A. Hanley. 1990. Habitat evaluation: do use/availability data reflect carrying capacity. *Journal of Wildlife Management* 54:515-522.
- Hobbs, R.J. y Mooney, H.A. 1990. Remote sensing of the biosphere functioning. Springer Verlag, New York.
- Hodgson, M.E., J.R. Jensen, H.E. Markey y M.C. Coulter. 1988. Monitoring wood stork foraging habitats using remote sensing and geographic information systems. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing* 54:1601-1607.
- Hofmann, R.K., K.C. Otte, C.F. Ponce y M.A. Ríos. 1983. El manejo de la vicuña silvestre. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit, Eschborn. 705 pp. 2 tomos.
- Holdridge, L.R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105:367-368.
- Honacki, J.H., K.E. Kinman y J.W. Koepl. 1982. Mammal species of the world. Allen Press, Lawrence, Kansas. 694 pp.
- Hoogesteijn, R. y E. Mondolfi. 1992. El jaguar, tigre americano. Armitano Editores, Caracas. 183 pp.
- Hook, D.D., W.H. McKee, H.K. Smith, J. Gregory, V.G. Burrell, M.R. DeVoe, R.E. Sojka, S. Gilbert, R. Banks, L.H. Stolzy, C. Brooks, T.D. Matthew y T.H. Shear. 1988. The ecology and management of wetlands: Vol. 2: Management, use and value of wetlands. Timber Press, Portland, Oregon. 394 pp.
- Howard W.E. 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates. *American Midland Naturalist* 63:152-161.
- Howard, W.E. 1983. Aspectos ecológicos de control de plagas vertebradas. 11-26 en D.J. Elías, ed. Simposium: Zoología económica y vertebrados como plagas de la agricultura. Arequipa, Perú.
- Huber, O. (ed.). 1986. La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas. 288 pp.
- Huber, O. y C. Alarcón. 1988. Mapa de vegetación de Venezuela. MARNR y Bioma, Caracas. Mapa 1: 2 000 000.
- Huber, O. y S. Gorzula. 1986. Las exploraciones científicas en Latinoamérica. Ayer, hoy y mañana. *Interciencia* 11:65-66.
- Hudson, R.H., R.K. Tucker y M.A. Haegele. 1984. Handbook of toxicity of pesticides to wildlife. U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. 90 pp.

- Hudson, R.J. y R.J. Christopherson. 1985. Maintenance metabolism. 121-142, en R.J. Hudson y R.G. White, eds. *Bioenergetics of Wild Herbivores*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Hueck, K. y P. Seibert. 1972. Vegetationskarte von Südamerika mit Erläuterungen. Fischer Verlag, Stuttgart. 90 pp., mapa 1: 8.000.000.
- Huggett, A.G. y F.W. Widdas. 1951. The relationship between mammalian foetal weight and conception age. *Journal of Physiology* 114:306-317.
- Humboldt, A. 1819 (1941). Viajes a las regiones equinociales del Nuevo Continente hecho en 1799, 1800, 1801, 1802, 1803 y 1804 por A. de Humboldt y A. Bonpland. (5 tomos). Ministerio de Educación, Caracas.
- Humphreys, W.F. 1979. Production and respiration in animal populations. *Journal of Animal Ecology* 48:427-453.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:277-303.
- Hurtado de Mendoza, L. 1987. Notas arqueológicas y etnohistóricas acerca de la vicuña en el antiguo Perú. 13-23, en H. Torres, ed. *Técnicas para el manejo de la vicuña*. IUCN, Santiago, Chile.
- Huss, D. 1993. Papel del ganado doméstico en el control de la desertificación. FAO, Santiago, Chile. 113 pp.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415-427.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93:145-159.
- Hutto, R.L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. 455-476, en M.I. Cody, ed. *Habitat selection in birds*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Hvindberg-Hansen, H. 1970a. Utilization of the collared peccary (*Tayassu tajacu* Linné) in Peru. FAO Forestry Research Training Project, UNDP/SF 116. La Molina, Perú. 9 pp.
- Hvindberg-Hansen, H. 1970b. Utilization of the white-lipped peccary (*Tayassu albirostris* Illiger) in Peru. FAO Forestry Research Training Project, UNDP/SF 116. La Molina, Perú. 10 pp.
- IBAMA. 1989. Projeto quelônios da Amazônia 10 anos. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, Brasília. 117 pp.
- Iriarte, J.A. y F.M. Jaksic. 1986. The fur trade in Chile: an overview of seventy-five years of export data. *Biological Conservation* 38:243-253.
- IUCN. 1984. Categories, objectives and criteria for protected areas. Proceedings, World Conference on National Parks. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- IUCN. 1994. Note by the Director General on guidelines for the ecological sustainability of nonconsumptive and consumptive uses of wild species. General Assembly Paper GA/19/94/3:41-52.
- IUCN. 1996. 1996 IUCN Red Data list of threatened animals. IUCN, Gland, Suiza. 368 pp.
- Jackson, J.E. 1986a. Determinación de edad en la vizcacha *Lagostomus maximus* en base al peso del cristalino. *Vida Silvestre Neotropical* 1:41-44.
- Jackson, J.E. 1986b. La vizcacha ¿Una plaga aprovechable? *Series Folletines Fauna Silvestre, INTA* 1:1-4.
- Jackson, J.E. 1989. Reproductive parameters of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*) in San Luis Province, Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 2:57-62.
- Jaksic, F.M., R.P. Schlatter y J.L. Yanes. 1980. Feeding ecology of central Chilean foxes, *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griceus*. *Journal of Mammalogy* 61:254-260.
- Janson, C.H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in Neotropical forests. *Science* 219:187-189.

- Janson, C.H. y J. Terborgh. 1985. Censando primates en el bosque lluvioso, con referencia a la Estación Biológica de Cocha Cashu, Parque Nacional Manú, Perú. 46 pp. Reporte Manú. Centro de Datos para la Conservación, Lima.
- Janzen, D.H. 1986. The future of tropical ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:305-324.
- Järvinen, O. y R.A. Väisänen. 1975. Estimating relative densities of breeding birds by line transect methods. *Oikos* 26:316-322.
- Jennrich, R.I. y F.B. Turner. 1969. Measurement of non-circular home range. *Journal of Theoretical Biology* 22:227-237.
- Johns, A.D. 1986. Effects of habitat disturbance on rain-forest wildlife in Brazilian Amazonia. World Wildlife Fund - U.S. Project US-302, Washington, D.C. 111 pp.
- Johns, A.D. 1992. Species conservation in managed tropical forests. 15-53, en T.C. Whitmore y J.A. Sayer, eds. *Tropical deforestation and species extinction*. Chapman & Hall, London.
- Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71.
- Johnson, D.H., G.L. Krapu, K.J. Reinecke y D.G. Jorde. 1985. An evaluation of condition indices for birds. *Journal of Wildlife Management* 49:569-575.
- Johnson, M.L. y M.S. Gaines. 1990. Evolution of dispersal: theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:449-480.
- Jolly, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and dilution - stochastic model. *Biometrika* 52:225-247.
- Jolly, G.M. 1969a. Sampling methods for aerial censuses of wildlife populations. *East African Agricultural and Forestry Journal* 34 (Special issue):46-49.
- Jolly, G.M. 1969b. Treatment errors of aerial counts of wildlife populations. *East African Agricultural and Forestry Journal* 34 (Special issue):50-55.
- Jones, K.B. 1986. Inventory and monitoring process. 1-10, en A.Y. Cooperrider, R.J. Boyd y H.R. Stuart, eds. *Inventory and monitoring of wildlife habitat*. U.S. Department of the Interior, Washington, D.C.
- Jong, C. 1961. Manatee hunts in Guiana in past centuries. *Surinaamse Landbouw* 9:93-100.
- Jorgenson, J.P. 1986. Notes on the ecology and behavior of capybara in northeastern Colombia. *Vida Silvestre Neotropical* 1:31-40.
- Karr, J.R. 1981. Surveying birds with mist nets. 62-67, en C.J. Ralph y J.M. Scott, eds. *Estimating numbers of terrestrial birds*. Studies in avian biology No. 6, Cooper Ornithological Society, Las Cruces, New Mexico.
- Karr, J.R. y K.E. Freemark. 1983. Habitat selection and environmental gradients: dynamics of the "stable" tropics. *Ecology* 64:1481-1494.
- Keast, A. 1980. Synthesis: the ecological basis and evolution of the Nearctic-Neotropical bird migration system. 559-576, en A. Keast y E.S. Morton, eds. *Migrant birds in the Neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Keast, A. y E.S. Morton, eds. 1980. *Migrant birds in the Neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 576 pp.
- Kelker, G.H. 1940. Estimating deer populations by a differential hunting loss in the sexes. *Proceedings of the Utah Academy of Sciences, Arts and Letters* 17:65-69 (referido según Seber 1982).
- Kendeigh, S.C. y J. Pinowski, eds. 1972. *Production, population dynamics, and systematics of granivorous birds*. Polish Academy of Science, Warszawa. 410 pp.
- Kie, J.G., M. White y D.L. Drawe. 1983. Condition parameters of white-tailed deer in Texas. *Journal of Wildlife Management* 47:583-594.

- Kiltie, R.A. 1980a. Seed predation and group size of rain forest peccaries. Tesis doctoral. Princeton University, Princeton. 170 pp.
- Kiltie, R.A. 1980b. On the significance of white-lipped peccaries in Amazon cultural ecology. *Current Anthropology* 21:541-546.
- Kiltie, R.A. 1985. Comportamiento y ecología del *Tayassu pecari* (huangana) y *Tayassu tajacu* (sajino). 7 pp. en Reporte Manu, Centro de Datos para la Conservación, Lima.
- Kirkpatrick, R.D. y L.K. SOWLS. 1962. Age determination of the collared peccary by the tooth-replacement pattern. *Journal of Wildlife Management* 26:214-217.
- Kleiber, M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6:315-353.
- Kleiber, M. 1961. *The fire of life*. John Wiley & Sons, New York. 454 pp.
- Klevezal, G.A. y S.E. Kleinenberg. 1967. Opređenje vozrasta mlekopitavchikh po sloistym structuratum zubov i kosti. *Academiya Nauk SSSP, Moskova*. 144 pp.
- Klinge, H., W.J. Junk y C.J. Revilla. 1990. Status and distribution of forested wetlands in tropical South America. *Forest Ecology and Management* 33/34:81-101.
- Knuti, L.L., M. Korpi y J.C. Hide. 1970. Profitable soil management. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. 376 pp.
- Koeppl, J.W., N.A. Slade y R.S. Hoffmann. 1975. A bivariate home range model with possible application to ethological data analysis. *Journal of Mammalogy* 56:81-90.
- Koetsier, P., P. Dey, G. Mladenka y J. Check. 1990. Rejecting equilibrium theory - a cautionary note. *Bulletin of the Ecological Society of America* 71:229-231.
- Koford, C. 1976. Latin American cats: economic values and future prospects. 67-73, in R.L. Eaton, ed. *The World's Cats*. University of Washington, Seattle.
- Korschgen, L.J. 1980. Procedures for food habits analyses. 129-142, en S.D. Schemnitz, ed. *Wildlife management techniques manual*. 4. edición. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Krebs, C.J. 1966. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological Monographs* 36:239-273.
- Kropac, Z. 1966. Estimating of weed seeds in arable soil. *Pedobiología* 6:105-128.
- Laake, J.L., S.T. Buckland, D.R. Anderson y K.P. Burnham. 1994. *DISTANCE User's Guide*. Colorado Cooperative Fish and Wildlife Unit, Fort Collins, Colorado. 84 pp.
- Laake, J.L., K.P. Burnham y D.R. Anderson. 1979. User's manual for program TRANSECT. Utah State University Press. Log, Utah. 26 pp.
- Lacy, R.C. 1993. VORETX: a computer simulation model for population viability analysis. *Wildlife Research* 20:45-65.
- Lagueux, C.J. 1991. Economic analysis of sea turtle eggs in a coastal community on the Pacific Coast of Honduras. 136-144, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. *Neotropical Wildlife Use and Conservation*. University of Chicago Press. Chicago.
- Laidler, L. 1982. Bring back the giant. *New Scientist* 1982: 825-828.
- La Marca, E. 1997. Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida. Mérida, Venezuela. 298 pp.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-1460.
- Langer, P. 1985. Large mammalian herbivores in tropical forests with either hindcutp or forestomach-fermentation. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 51:173-187.
- Larson, J.S. y R.D. Taber. 1980. Criteria of sex and age. 143-202, en S.D. Schemnitz, ed. *Wildlife management*

- techniques manual, 4. Edición. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Lasiewski, R.C. y Dawson W.R. 1967. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* 69:13-23.
- Laurance, W.F. y E. Yensen. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55:77-92.
- Leal, R.P. 1977. Exploração dos recursos faunísticos terrestres. 73-78, en *Encontros Regionais de Conservação da Fauna e Recursos Faunísticos*. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Porto Alegre.
- Leeuwenberg, F. 1995. Diagnóstico de caça e manejo da fauna cinegética com os índios Xavante, aldeia Etenhiritipá. Núcleo de Cultura Indígena, São Paulo. 45 pp.
- Leck, M.A., V.T. Parker y R.L. Simpson. 1989. Ecology of soil seed banks. Academic Press, San Diego. 462 pp.
- Legler, J. 1977. Stomach flushing: a technique for chelonian dietary studies. *Herpetológica* 33:281-284.
- Lemke, T.O. 1981. Wildlife management in Colombia: the first ten years. *Wildlife Society Bulletin* 9:28-36.
- Leopold, A. et al. (committee). 1930. Report to the American game conference on an American game policy. *American Game Conference* 17:279-309.
- Leopold, A. 1933 Game management. Charles Scribner's Sons, New York. 481 pp.
- Leopold, A.S. 1959. Wildlife of Mexico. The game birds and mammals. University of California Press, Berkeley. 568 pp.
- Lery, J. 1578 (1926). Historia de uma viagem a terra do Brasil. Companhia Editora Nacional, São Paulo. 288 pp. (referido según Nogueira Neto 1973).
- Leslie, P.H. y D.H.S. Davis. 1939. An attempt to determine the absolute number of rats on a given area. *Journal of Animal Ecology* 8:94-113.
- Levings, S.C. y D.M. Windsor. 1982. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. 355-387, en E.G. Leigh, A.S. Rand y D.M. Windsor, eds. The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long term changes. Oxford University Press, Oxford.
- Levins, R. 1970. Extinction. 77-107, en M. Gerstenhaber, ed. *Some Mathematical Problems in Biology*. American Mathematical Society, Providence.
- Lewis, S.W. 1994. Fecal and rumen analyses in relation to temporal variation in black-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 58:53-58.
- Licata D., L. 1994. La tortuga arrau y su conservación. Cuadernos Ecológicos Corpoven, Caracas. 43 pp.
- Lidicker, W.Z. 1975. The role of dispersal in the demography of small mammals. 103-128, en F.B. Golley, K. Petruszewicz y L. Ryszkowski, eds. *Small Mammals: Their Production and Population Dynamics*. Cambridge University Press, London.
- Lidicker, W.Z. 1985. An overview of dispersal in non-volant small mammals. 369-385, en M.A. Rankin, ed. *Migration: mechanisms and adaptive significance*. Contribution to Marine Sciences 27.
- Linares, O.F. 1976. "Garden hunting" in the American tropics. *Human Ecology* 4:331-349.
- Lindstedt, S.L., B.J. Miller y S.W. Buskirk. 1986. Home range, time, and body size in mammals. *Ecology* 67:413-418.
- Linhart, S.B. 1973. Age determination and occurrence of incremental growth lines in the dental cementum of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). *Journal of Mammalogy* 54:493-496.
- Lizot, J. 1979. On food taboos and Amazonian cultural ecology. *Current Anthropology* 20:150-151.
- Lizot, J. 1988. Los Yanomami. 479-583, en W. Coppins, ed. *Los aborígenes de Venezuela. Volumen III*. Fundación La Salle y Monte Ávila Editores, Caracas.

- Lochmiller, R.L., E.G. Hellgren y W.E. Grant. 1986. Reproductive responses to nutritional stress in adult female collared peccary. *Journal of Wildlife Management* 50:295-300.
- Lomnicki, A., E. Bandola y K. Janakowska. 1968. Modification of the Wiegert-Evans method for estimating of net primary production. *Ecology* 49:147-149.
- López Barbella, S. 1987. Consideraciones generales sobre la gestación del chigüire (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Acta Científica Venezolana* 38:84-89.
- López, E. 1986. Refugio de fauna silvestre de Cuare: Bases para un plan de manejo. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 145 pp.
- López Pizarro, E. 1980. Caza como factor de presión en las poblaciones de la fauna silvestre. Sus efectos perjudiciales y los beneficios al país. 1-10, en I Congreso sobre Conservación de Fauna Silvestre, San José, Costa Rica.
- Lord, R.D. 1959. The lens as an indicator of age in cottontail rabbits. *Journal of Wildlife Management* 23:358-360.
- Lord, R.D. 1961. Seasonal changes in roadside activity of cottontails. *Journal of Wildlife Management* 25:206-209.
- Lord, R.D. 1983. Ecological strategies for the prevention and control of health problems. *Bulletin of Pan American Health Organization* 17:19-34.
- Lord, R.D. y V.R. Lord. 1988. Cross checking censuses and a model of the annual cycle of mortality and reproduction in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Studies in Neotropical Fauna and Environment* 23:213-224.
- Lord, R.D., F. Murdali y L. Lazaro. 1976. Age composition of vampire bats (*Desmodus rotundus*) in northern Argentina and southern Brazil. *Journal of Mammalogy* 57:573-575.
- Lord, R.D. y F. Yunes. 1986. Colonial breeding of the eared dove *Zenaida auriculata* in northwestern Venezuela. *Vida Silvestre Neotropical* 1:62-67.
- Lovejoy, T.E. et. al. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. 257-285, en M.E. Soulé, ed. *Conservation Biology. The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Low, W.A. 1970. The influence of aridity on the reproduction of the collared peccary (*Dicotyles tajacu*) in Texas. Tesis doctoral. University of British Columbia, Vancouver. 170 pp. (referido según Sowlis 1984).
- Lowe, V.P.W. 1969. Population dynamics of the red deer (*Cervus elaphrus* L.) on Rhum. *Journal of Animal Ecology* 38:425-457.
- Ludlow, M.E. 1986. Home range, activity patterns, and food habits of the ocelot (*Felis pardalis*) in Venezuela. Tesis de maestría. University of Florida, Gainesville. 70 pp.
- Lund, T. 1995. A brief history of wildlife policy in the United States. 340-342, en J.A. Bissonette y P.A. Krausman, eds. *Integrating people and wildlife for a sustainable future*. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland.
- Luz, V.L.F., I.J. Reis, V.H. Cantarelli y L.C. Quintanilha. 1997. A criação de quelônios como alternativa de uso racional dos recursos naturais. 125-126, en Resúmenes. III Congreso Internacional sobre Manejo de Fauna Silvestre de la Amazonia, Santa Cruz, Bolivia.
- Lyster, S. 1985. *International wildlife law*. Grotious Publications, Cambridge. 470 pp.
- Llanos, A.C. y J.A. Crespo. 1952. Ecología de la vizcacha (*Lagostomus maximus maximus* Blainv.) en el nordeste de la provincia Entre Ríos. *Investigaciones Agrícolas* 6:289-378.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical ecology: Patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York. 269 pp.
- MacArthur, R.H. y E.R. Pianka. 1966. On optimal use of patchy environment. *The American Naturalist* 100:603-609.

- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. 203 pp.
- Macdonald, D.W., F.G. Ball y N.G. Hough. 1980. The evaluation of home range size and configuration using radio tracking data. 405-424, en C.J. Amlaner y D.W. Macdonald, eds. A Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking. Pergamon Press, Oxford.
- Mack, D. y R.A. Mittermeier. 1984. The international primate trade. Legislation, trade and captive breeding. Traffic (USA), Washington, D.C. 185 pp.
- Madriz, M.T., N. Márquez, M. Correa, F. Bisbal y D.G. Cordero. 1981. Evaluación de la temporada de cacería de patos silbadores *Dendrocygna* (Aves, Anatidae) con fines deportivos durante el año 1980 en Venezuela. Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle 41(115):117-128.
- Magnusson, W.E. 1985. Habitat selection, parasites, and injuries in Amazonian crocodilians. Amazoniana 9:193-204.
- Magnusson, W.E. 1995. A conservação de crocodilianos na América Latina. 5-17, en A. Larriera y L.M. Verdade, eds. La Conservación y Manejo de Caimanes y Cocodrilos de América Latina. Fundación Banco Bica, Santo Tomé, Santa Fé, Argentina.
- Magnusson, W.E., R.C. Best y V.M. da Silva. 1980. Numbers and behavior of Amazonian dolphin *Inia geoffrensis* and *Sotalia fluviatilis* in Rio Solimoes, Brasil. Aquatic Mammals 8:27-32.
- Malcolm, J.R. 1991. Comparative abundances of neotropical small mammals by trap height. Journal of Mammalogy 72:188-192.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1993. Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. Acta Zoológica Mexicana 56:1-37.
- Mann, G. 1968. Die Ökosysteme Südamerikas. 171-229, en E.J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge G.H. Schwabe y H. Sioli, eds. Biogeography and Ecology in South America. Vol. II. W. Junk Publishers, The Hague.
- Mann, G. 1986. Banco regional de datos para la conservación en Latinoamérica y el Caribe. 21-30, en Conservando el Patrimonio Natural de la Región Neotropical. UICN.
- March, I. y S. Midence. 1989. Guía práctica preliminar para el uso de sistemas de información geográfica. Flora, Fauna y Áreas Silvestres 3 (11):28-32.
- Marcum, C.L. y D.O. Loftsgaarden. 1980. A nonmapping technique for studying habitat preferences. Journal of Wildlife Management 44:963-968.
- Mares, M.A. 1986. Conservation in South America. Problems, consequences, and solutions. Science 233:734-739.
- Mares, M.A. 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. Science 255: 976-979.
- Mares, M.A. y R.A. Ojeda. 1984. Faunal commercialization and conservation in South America. BioScience 34:580-584.
- Margalef, R. 1962. Comunidades naturales. Universidad de Puerto Rico, Mayagüez. 469 pp.
- MARNR (Ministerio del Ambiente y de Recursos Naturales Renovables). 1987. Proyecto de organización de los servicios de fauna del ministerio. Caracas. 96 pp.
- MARNR. 1995a. Política de fauna. Serie de Informes Técnicos Profauna 7: 1-52.
- MARNR. 1995b. Balance ambiental de Venezuela 1994-1995. Ministerio del Ambiente y de Recursos Naturales Renovables, Caracas. 166 pp.
- MARNR/UICN/INPARQUES. 1992. Parques nacionales de Latinoamérica y el Caribe, comprometidos con el futuro del planeta. IV Congreso Mundial de Parques Nacionales, Caracas. 39 pp.



- Márquez D., N. 1984. Aspectos ecológicos y de manejo de tres especies de patos del género *Dendrocygna* en Calabozo, Edo. Guárico. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 128 pp.
- Martin, P.S. y H.E. Wright, eds. 1967. Pleistocene extinctions. The search for a cause. Yale University Press, New Haven. 433 pp.
- Martínez, E. y E. Rodríguez. 1997. Manejo participativo de la tortuga charapa (*Podocnemis expansa*) en la zona de influencia de área protegida amazónica colombiana. 175-179, en T.G. Fang, R.E. Bodmer, R. Aquino y M. Valqui, eds. Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonia. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana y University of Florida, Iquitos, Perú.
- Martins, E. 1992. A caça de subsistência de extractivistas na Amazônia: sustentabilidade, biodiversidade e extinção de espécies. Tesis de maestría. Universidade de Brasília, Brasília. 114 pp.
- Matamoros H., Y. 1980. Contribución al estudio de la biología del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en cautiverio. Tesis de licenciatura. Universidad de Costa Rica, San José. 75 pp.
- Mauro, R.A. 1993. Abundancia e padrão de distribuição de cervo-do-pantanal *Blastocerus dichotomus* (Illiger, 1815) no Pantanal Mato-Grossense. Tesis de maestría. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. 48 pp.
- Mautz, W.W. 1978. Nutrition and carrying capacity. 321-348, en J.L. Schmidt y D.L. Gilbert, eds. Big game of North America. Ecology and management. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- May, P.M. 1972. Stability and complexity of model ecosystems. Princeton University Press, Princeton.
- McCaffery, K.R. 1973. Road-kills show trends in Wisconsin deer population. *Journal of Wildlife Management* 37:212-216.
- McCaffery, K.R. 1976. Deer trail counts as an index to population and habitat use. *Journal of Wildlife Management* 40:308-316.
- McCoy, M.B., C.S. Vaughan, M.A. Rodríguez y D. Kitchen. 1990. Seasonal movements, home range, activity and diet of collared peccaries (*Tayassu tajacu*) in Costa Rican dry forest. *Vida Silvestre Neotropical* 2(2):6-20.
- McCullough, D.R. 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of a K - selected species. University of Michigan, Ann Arbor, Michigan. 271 pp.
- McCullough, D.R. 1982. Evaluation of night spotlighting as a deer study technique. *Journal of Wildlife Management* 46:963-973.
- McCullough, D.R. 1984. Lessons from the George Reserve, Michigan. 211-242, en L.K. Halls, ed. White-tailed deer. Ecology and management. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- McCullough, D.R. 1985. Long range movements of large terrestrial mammals. 444-464, en M.A. Rankin, ed. Migration: mechanisms and adaptive significance. Contribution to Marine Sciences 27.
- McCullough, D.R. 1996. Spatially structured populations and harvest theory. *Journal of Wildlife Management* 60:1-9.
- McCullough, D.R. y D.H. Hirth. 1988. Evaluation of the Petersen-Lincoln estimator for white-tailed deer populations. *Journal of Wildlife Management* 52:534-543.
- McIntyre, A.D. y C.F. Mills. 1974. Ecological toxicology research. Plenum Press, New York. 323 pp.
- McIntyre, G.A. 1953. Estimation of plant density using line transect. *Journal of Ecology* 41:319-330.
- McNab, B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist* 97:133-139.
- McNab, B.K. 1980a. Eco-fisiología animal. La estrategia de la adaptación. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 34(137):45-78.
- McNab, B.K. 1980b. On estimating thermal conductance in endotherms. *Physiological Zoology* 53:145-156.

- McNab, B.K. 1982. The physiological ecology of South American mammals. 187-207, en M.A. Mareas y H.H. Genoways, eds. *Mammalian biology in South America. The Pymatuning Symposia in Ecology* 6. University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- McNaughton, S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationship in the Serengeti. *The American Naturalist* 113:691-703.
- McNeely, J.A. 1988. Economics and biological diversity. UICN, Gland, Suiza. 236 pp.
- McNeely, J.A., K.R. Miller, W.V. Reid, R.A. Mittermeier y T.B. Verner. 1990. Conserving the world's biological diversity. IUCN, WRI, CI, WWF y WB., Gland, Suiza. 191 pp.
- Meade, R.H. y L. Koehnken. 1991. Distribution of the river dolphin *Inia geoffrensis* in the Orinoco river basin of Venezuela and Colombia. *Interciencia* 16:300-312.
- Medem, F. 1981. Los crocodylia de Sur America, Vol. I. Los crocodylia de Colombia. Colciencias, Bogotá. 354 pp.
- Medem, F. 1983. Los crocodylia de Sur America, Vol II. Colciencias, Bogotá. 271 pp.
- Medina, A.R. 1965. Diferentes aspectos de la caza en Venezuela. Edición privada, Caracas. 264 pp.
- Melquist, W.E. 1984. Status survey of the otters (Lutrinae) and cats (Felidae) in Latin America. UICN, Contrato 9006. 267 pp.
- Mena Moya, R.A. 1978. Fauna y caza en Costa Rica. Edición privada. San José. 255 pp.
- Méndez, E. 1979. Las aves de caza de Panamá. Edición privada, Panamá. 290 pp.
- Méndez, E. 1984. Mexico and Central America. 513-524, en L.K. Halls, ed. *White-tailed deer. Ecology and management*. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- Méndez Arocha, J.L. y G. Medina Padilla. 1982. Fauna silvestre de Venezuela. Sistemas ambientales venezolanos, Proyecto Ven/79/001, MARNR, Caracas. 102 pp.
- México. 1951. Ley federal de caza. Diario Oficial.
- México. 1981. Informe vademecum. Dirección General de la Fauna Silvestre, México. 41 pp.
- Miller, F. 1987. Management of barren-ground caribou (*Rangifer tarandus groenlandicus*) in Canada. 523-534, en C.M. Wemmer, ed. *Biology and management of Cervidae*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Minta, S. y M. Mangel. 1989. A simple population estimate based on simulation for capture-recapture and capture-resight data. *Ecology* 70:1738-1751.
- Mittermeier, R.A., J.F. Oates, A.E. Eudey y J. Thornback. 1986. Primate conservation. 3-72, en *Comparative Primate Biology. Vol. 2. Behavior, conservation, and ecology*. Alan R. Liss Inc.
- Moen, A.N. 1973. *Wildlife Ecology. An analytical approach*. W.H. Freeman & Company, San Francisco. 458 pp.
- Moll, D. 1986. The distribution, status, and level of exploitation of the freshwater turtle *Dermatemys mawei* in Belize, Central America. *Biological Conservation* 35:87-96.
- Mondolfi, E. 1956. La conservación de nuestra fauna autóctona. *Conservación (Caracas)* 3:3-18.
- Mondolfi, E. 1972. Mamíferos de caza de Venezuela. La lapa o paca. *Defensa de la Naturaleza* 2 (5):4-16.
- Mondolfi, E. 1976. Fauna silvestre de los bosques húmedos de Venezuela. 113-181, en L.S. Hamilton, J. Steyermark, J.P. Veillon y E. Mondolfi, eds. *Conservación de los bosques húmedos de Venezuela*. Sierra Club y Consejo de Bienestar Rural, Caracas.
- Montanari, J.H. 1988. Planing and organizing for large wetland resource inventories. 63-73, en D.D. Hook

- et al., eds. Ecology and management of wetlands. Vol. 2: Management, Use, and Value of Wetlands. Timber Press, Portland, Oregon.
- Montgomery, G.G. 1985. Movements, foraging and food habits of the four extant species of Neotropical vermilinguas (Mammalia, Myrmecophagidae). 365-377, en G.G. Montgomery, ed. The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Montgomery, G.G., R.C. Best y M. Yamakoshi. 1981. A radio tracking study of the Amazonian manatee *Trichechus inunguis* (Mammalia: Sirenia). Biotropica 13:81-85.
- Moore, A. y C. Ormazábal. 1988. Manual de planificación de sistemas nacionales de áreas silvestres protegidas. FAO/PNUMA, Oficina regional de la FAO para América Latina y el Caribe. Santiago. Chile. 137 pp.
- Morales, C. 1996. El ñandai (*Nandayus nendai*) (Aves: Psittacidae) bases para su uso sustentable en el Chaco paraguayo. Tesis de maestría. UNELLEZ, Guanare. 71 pp.
- Morales, G. 1980. Grupos de edad, hábitos alimentarios y ciclo reproductivo de la perdiz sabanera (*Colinus cristatus*, Aves, Galliformes) en el Alto Apure, Venezuela. Acta Biologica Venezuelica 10:215-239.
- Morales, G. (s/f). Las aves acuáticas del Alto Apure. Ediciones Corpoven, Caracas. 56 pp.
- Morales, G., J. Pinowski, J.M. Pacheco, M. Madriz y F. Gómez. 1981. Densidades poblacionales, flujo de energía y hábitos alimentarios de las aves ictiófagas de los Módulos de Apure, Venezuela. Acta Biologica Venezuelica 111:1-45.
- Morales Z., C. 1970. Control de la fauna perjudicial. 218-241, en Fauna Silvestre. Expresiones y plantamientos de un recurso. 1964-1970. Subsecretaría Forestal y de la Fauna, México.
- Morello, J. 1984. Perfil ecológico de Sudamérica. Instituto de Cooperación Iberoamericana, Barcelona, España. 93 pp.
- Morello, J. y J. Adámoli. 1974. Los grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino II. Revista de Investigación Agropecuaria INTA, Serie Fitogeografía 13:1-130.
- Morris, D.W. 1989. Density-dependent habitat selection: testing the theory with fitness data. Evolutionary Ecology 3:80-94.
- Morris, P. 1972. A review of mammalian age determination methods. Mammalian Review 2:69-104.
- Morris, R.F. 1959. Single-factor analysis in population dynamics. Ecology 40:580-588.
- Morris, R.F. 1960. Sampling insect populations. Annual Review of Entomology 5:243-264.
- Morrison, B.L. 1985. Utilization of aerial survey data to set pronghorn harvest quotas in New Mexico. 51-55, en S.L. Beasom y S.F. Roberson, eds. Game harvest management. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville, Texas.
- Mosqueira Manso, J.M. 1960. Las tortugas del Orinoco. Editorial Gitania, Buenos Aires. 148 pp.
- Mourão, G.M., P. Bayliss, M.E. Coutinho, C.L. Abercrombie y A. Arrunda. 1994. Test of an aerial survey for caiman and other wildlife in the Pantanal, Brazil. Wildlife Society Bulletin 22:50-56.
- Mourão, G. y Z. Campos. 1995. Survey of broad-snouted caiman *Caiman latirostris*, marsh deer *Blastoceros dichotomus* and capybara *Hydrochaeris hydrochaeris* in the area to be inundated by Porto Primavera dam, Brazil. Biological Conservation 73:27-31.
- Moya, L., C. Ique y P. Soini. 1990. Introducción experimental y desarrollo de una población de *Saguinus mystax* en Padre Isla, Iquitos, Perú. 526-536, en La primatología en el Perú. Proyecto Peruano de Primatología, Lima.
- Mueller-Dumbois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York. 547 pp.

- Muñoz, M.C. 1990. Utilización del hábitat y dispersión de la baba (*Caiman crocodilus*) en una localidad del Estado Guárico. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 180 pp.
- Murray, B.G. 1985. Evolution of clutch size in tropical species of birds. 505-519, en P.A. Buckley, S.M. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridley y F.G. Buckley, eds. Neotropical Ornithology. The American Ornithological Union, Washington, D.C.
- Myllymäki, A. 1975. Control of field rodents. 311-338, en F.B. Golley, K. Petruszewicz y L. Ryszkowski, eds. Small mammals: their productivity and population dynamics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Naciones Unidas. 1992a. Convenio sobre la Diversidad Biológica. 24 pp.
- Naciones Unidas. 1992b. Declaración de Río sobre Medio Ambiente y el Desarrollo. 7 pp.
- Naciones Unidas. 1994. Contabilidad ambiental y económica integrada. ST/ESA/STAT/SER.F/61. Naciones Unidas, New York. 191 pp.
- Nagy, K.A. 1982. Energy requirement of the free-living iguanid lizards. 49-59, en G.M. Burghardt y A.S. Rand, eds. Iguanas of the world. Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey.
- Nagy, K.A. 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. Ecological Monographs 57:111-128.
- Neff, D.J. 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review. Journal of Wildlife Management 32:597-614.
- Nettles, V.F. 1981. Necropsy procedures. 6-16, en F.A. Davidson, F.A. Hayes, V.F. Nettles y F.E. Kellogg, eds. Diseases and parasites of white-tailed deer. Miscellaneous Publication 7, Tall Timber Research Station, Tallahassee, Florida.
- Neu, C.W., C.R. Byers y J.M. Peek. 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. Journal of Wildlife Management 38:541-545.
- Newson, J. y D. Chitty. 1962. Haemoglobin levels, growth and survival in two *Microtus* populations. Ecology 43:733-738.
- Nicaragua. 1956. Decreto 206 (Ley de Caza). Gaceta 250, 3.11. 1956.
- Nichols, J.D. y K.H. Pollock. 1983. Estimating methodology in contemporary small mammal capture-recapture studies. Journal of Mammalogy 64:253-260.
- Nogueira, S.S., S.L.G. Nogueira-Filho, E. Otta, C.T. dos Santos Dias y A. de Carvalho. 1999. Determination of the causes of infanticide in capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) groups in captivity. Applied Animal Behaviour Science 62:351-357.
- Nogueira Filho, S.L.G. 1996. Criação de capivara. Centro de Produções Técnicas. Visçosa, Mato Grosso. 50 pp. y video.
- Nogueira-Neto, P. 1973. A criação de animais indígenas vertebrados. Peixes - anfíbios - répteis - aves - mamíferos. Edições Tecnapis, São Paulo. 327 pp.
- Norman, D.R. 1987. Man and the tegu lizards in eastern Paraguay. Biological Conservation 41:39-56.
- Norton-Griffiths, M. 1978. Counting animals. 2. edición. African Wildlife Leadership Foundation, Nairobi. 110 pp.
- Norton-Griffiths, M. y H. Torres. 1980. Evaluation of ground and aerial census work on vicuña in Pampa Galera, Peru. WWF/UICN, Gland, Suiza. 96 pp.
- Novak, J.M., K.T. Scribner, W.D. Dupont y M.H. Smith. 1991. Catch-effort estimation of white-tailed deer population size. Journal of Wildlife Management 55:31-38.
- Novaro, A.J. 1995. Sustainability of harvest of culpeo foxes in Patagonia. Oryx 29:18-22.
- Noy-Meir, I. 1975. Stability of grazing systems: an approach of predator-prey graphs. Journal of Ecology 63:459-483.

- NRC (National Research Council). 1981. Techniques for the study of primate population ecology. National Academy Press, Washington, D.C.
- Nudds, T.D. 1980. Forage "preference": theoretical considerations of diet selection by deer. *Journal of Wildlife Management* 44:755-740.
- Nucete H., M. 1986. Conceptos sobre evaluación económica de proyectos. Fudeco (Barquisimeto), Cuaderno Técnico 39:1-48.
- Nygren, T. y M. Pesonen. 1989. Hirvisaaliit ja hirvilihan tuotanto Suomessa 1964-1987. *Suomen Riista* 35:128-153.
- Ochoa, E., W. Macías y J. Marcos. 1987. Ecuador. Perfil de sus recursos costeros. Fundación Pedro Vicente Maldonado, Guayaquil. 259 pp.
- Ochoa G., J. 1989. Estructura de edades en una población de conejo sabanero (*Sylvilagus floridanus*) en el noreste de Venezuela. *Ecotrópicos* 2:57-72.
- Ochoa G., J. 1997. El aprovechamiento forestal en la Guayana venezolana: Evaluación ecológica e implicaciones para la conservación de los mamíferos de la región. Tesis doctoral, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 137 pp.
- Ochoa, G., J., J. Sánchez H., M. Bevilacqua y R. Rivero. 1988. Inventario de los mamíferos de la Reserva Forestal de Ticoporo y la serranía de Los Pijiguaos, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 39:269-280.
- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270.
- Oftedal, O.T. 1984. Body size and reproductive strategy as correlates of milk energy output in lactating mammals. *Acta Zoologica Fennica* 171:183-186.
- Oftedal, O.T. 1985. Pregnancy and lactation. 215-238, en R. J. Hudson y R. G. White, eds. *Bioenergetics of wild herbivores*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Ojasti, J. 1967. Consideraciones sobre la ecología y conservación de la tortuga *Podocnemis expansa* (Chelonia, Pelomedusidae). *Atas do Simpósio da Biota Amazônica* 7:201-206.
- Ojasti, J. 1970. La fauna silvestre produce. 275-294, en *La ciencia en Venezuela 1970*. Universidad de Carabobo, Valencia, Venezuela.
- Ojasti, J. 1971. La tortuga arrau del Orinoco. *Defensa de la Naturaleza* 1(2):3-9.
- Ojasti, J. 1973. Estudio biológico del chigüire o capibara. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Caracas. 275 pp.
- Ojasti, J. 1978. The relation between population and production of the capybara. Tesis doctoral. University of Georgia, Athens, Georgia. 204 pp.
- Ojasti, J. 1982. Estudio y manejo de la fauna silvestre en Pantanal Matogrossense con especial referencia al capivara y el jacaré. IBDF/FAO, Brasilia. 33 pp. (informe no publicado).
- Ojasti, J. 1984. Hunting and conservation of mammals in Latin America. *Acta Zoologica Fennica* 172:177-181.
- Ojasti, J., ed. 1986. Bases para el diseño de medidas de mitigación y control de las cuencas de los ríos Caris y Pao (Edo. Anzoátegui). V: Fauna. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 67 pp. (informe para Corpoven, no publicado).
- Ojasti, J. 1991. Human exploitation of capybara. 236-252, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. *Neotropical wildlife use and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ojasti, J. 1993. Utilización de la fauna silvestre en América Latina. Situación y perspectivas para un manejo sostenible. Guías FAO: Conservación, (Roma) 25. 248 pp.
- Ojasti, J. 1995. Uso, valor, manejo y conservación de la fauna silvestre amazónica. Informe nacional de Venezuela. Caracas. 105 pp. (informe para la FAO, no publicado).

- Ojasti, J., Febres Fajardo, G. y M. Cova M. 1986. Consumo de fauna por una comunidad indígena en el Estado Bolívar, Venezuela. 45-50, en P.G. Aguilar F., ed. Conservación y manejo de la fauna silvestre en Latinoamérica. APECO, Lima.
- Ojasti, J. y G. Medina Padilla. 1972. The management of capybara in Venezuela. Transactions, North American Wildlife and Natural Resources Conference 37:268-277
- Ojasti, J. y Sosa-Burgos, L.M. 1985. Density regulation in populations of capybara. Acta Zoologica Fennica 173:81-83.
- Ojeda C, M.M. y L.B. Keith. 1982. Sex and age composition and breeding biology of cottontail rabbit populations in Venezuela. Biotropica 14:99-107.
- Ojeda, R.A. y M.A. Mares. 1982. Conservation of South American Mammals: Argentina as a paradigm. 505-521, en M.A. Mares y H.H. Genoways, eds. Mammalian biology in South America. The Pymatuning Symposia on Ecology 6. University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- Ojeda, R.A. y M.A. Mares. 1984. La degradación de los recursos naturales y la fauna silvestre en Argentina. Interciencia 9:21-26.
- Olsen, S. y P. Maugle. 1988. Status and prospects for shrimp mariculture in Ecuador. 316-326, en D.D. Hook et al., eds. The ecology and management of wetlands. Vol. 2: Management, use and value of wetlands. Timber Press, Portland, Oregon.
- Orloci, L. 1978. Multivariate analysis in vegetation research. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Ormazábal C. 1988. Sistemas nacionales de áreas silvestres protegidas en América Latina. FAO/PNUMA, Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile. 205 pp.
- Otis, D.L., K.P. Burnham, G.C. White y D.R. Anderson. 1978. Statistical interference from capture data on closed animal populations. Wildlife Monographs 62:1-135.
- Ovalles F., O. 1993. Principios de Ecoturismo. Editorial Biósfera, Caracas. 189 pp.
- Owens, D.W., J.R. Hendrickson, V. Lance y I.P. Callard. 1978. A technique for determining sex of immature *Chelonia mydas* using radio immunoassays. Herpetologica 34:270-273.
- Overton, W.S. 1971. Estimating the number of animals in wildlife populations. 403-455, en R.H. Giles, ed. Wildlife Management Techniques, 3 edición. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Packard, J.M., D.B. Siniff y J.A. Cornell. 1986. Use of replicate counts to improve indices of trends in manatee abundance. Wildlife Society Bulletin 14:265-275.
- Packard, J.M., R.C. Summers y L.B. Barnes. 1985. Variation in visibility bias during aerial surveys of manatees. Journal of Wildlife Management 49:347-351.
- Packard, J.M. y O.F. Wetterquist. 1986. Evaluation of manatee habitat systems on the northwestern Florida coast. Coastal Zone Management Journal 14:279-310.
- Pádua, L.F.M, de. 1978. A legislação e a politica atual de proteção á fauna. 53-58, en Seminário sobre caça amadorista. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal y Fundação Brasileira para a Consevação da Natureza, Rio de Janeiro.
- Paine, D.P. 1975. An introduction to aerial photography for natural resource management. Oregon State University, Corvallis. 314 pp.
- Paine, R.T. 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems. Annual Review of Ecology and Systematics 2:145-164.
- Panama. 1967. Decreto No. 23. Protección y conservación de la fauna silvestre. Gaceta Oficial, Panamá. 30.01.1967.
- Paolillo, A. 1982. Aspectos de ecología de reproducción de la tortuga arrau (*Podocnemis expansa*) en las playas del Orinoco medio. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 132 pp.

- Paraguay. 1992. Ley No. 96 de Vida Silvestre. Registro Oficial, 24.12.1992.
- Parra, R. 1978. Comparison of forecut and hindcut fermentation in herbivores. 205-229, en G.G. Montgomery, ed. The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Parra, R., A. Escobar y E. González-Jiménez. 1978. El chigüire, su potencial biótico y su cría en confinamiento. 83-94, en Informe anual I.P.A., Universidad Central de Venezuela, Maracay.
- Parra Lara, A.C. 1986. Uso y manejo tradicional de la fauna silvestre y su relación con otras actividades productivas en San Pedro Jicayan, Oaxaca. Cuadernos de Divulgación, Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bióticos (Xalapa, México) 27:1-51.
- Parra Pardi, G. 1986. Aplicación de planificación ambiental en Venezuela. 73-92, en M. Aguilera y H. Trujillo P., eds. Planificación ambiental. Una visión de conjunto. Universidad Simón Bolívar y Lagoven, Caracas.
- Partridge, L. y P.H. Harvey. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* 241:1449-1454.
- Patterson, B. y R. Pascual. 1968. Evolution of mammals on southern continents. V. The fossil mammal fauna of South America. *Quarterly Review of Biology* 43:409-451.
- Patton, D.R. 1975. A diversity index for quantifying habitat edge. *Wildlife Society Bulletin* 3:171-173.
- Paulik, G.J. y D.S. Robson. 1969. Statistical calculations for change-in-ratio estimates of population parameters. *Journal of Wildlife Management* 33:1-27.
- Penfound, W.T. y E.L. Rice. 1957. An evaluation of the arms - length rectangle method in forest sampling. *Ecology* 38:660-661.
- Peres, C.A. 1989. A survey of a gallery forest primate community, Marajó island, Brazil. *Vida Silvestre Neotropical* 2 (1):32-37.
- Peres, C.A. 1990. Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biological Conservation* 54:47-59.
- Pérez, J.J. y L.E. Eguiarte. 1989. Situación actual de tres especies del género *Amazona* (*A. ochrocephala*, *A. viridigenialis* y *A. autumnalis*) en el norte de México. *Vida Silvestre Neotropical* 2 (1):63-67.
- Pérez E., J.L. 1990. Aspectos básicos de la biología, ecología y valor socioeconómico del quelonio cabezón, *Peltocephalus dumerilianus* (Schweiger), en el Territorio Federal Amazonas. Tesis de licenciatura, Universidad Simón Bolívar, Caracas. 210 pp.
- Pérez, E.M. 1992. Repartición de los recursos tróficos entre un conjunto de aves granívoras en las sabanas del Guárico, Venezuela. Tesis doctoral. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 319 pp.
- Perú. 1975. Decreto ley No. 21147: Ley forestal de fauna silvestre. Lima.
- Perú. 1996. Acuerdo de Cartagena. Régimen común sobre acceso a los recursos genéticos. Gaceta Oficial No. 213, Lima.
- Peterson, C.R., A.R. Gibson y M.E. Dorkas. 1993. Snake thermal ecology. 241-314, en R.A. Seigel y J.T. Collins, eds. *Snakes. Ecology & behavior*. McCraw-Hill, New York.
- Peterson, N.E., D.R. Roberts y F.P. Pinheiro. 1981. Programa multidisciplinario de vigilancia de enfermedades infecciosas en zonas colindantes con la carretera transamazónica en Brasil. III. Estudio de los mamíferos. *Boletín de la Oficina Sanitaria Panamericana* 91:324-336.
- Petrides, G.A. 1949. Viewpoints on the analysis of open season sex and age ratios. *Transactions, North American Wildlife and Natural Resources Conference* 14:391-410.
- Petrides, G.A. y W.G. Schwank. 1966. Estimating the productivity and energy relations of an African elephant population. *Proceedings, Internacional Grassland Congress (São Paulo)* 9:831-842.

- Petrusewicz, K., ed. 1967. Secondary productivity in terrestrial ecosystems. Polish Academy of Sciences, Warszawa - Krakoww. Vols. I, II, 879 pp.
- Peyton, B. 1980. Ecology, distribution and food habits of the spectacled bears, *Tremarctos ornatus* in Peru. *Journal of Mammalogy* 61:639-652.
- Peyton, B. 1986. A method for determining habitat components of the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*). *Vida Silvestre Neotropical* 1:68-78.
- Phelps, W.H. Jr. y R. Meyer de Schauensee. 1979. Una guía de las aves de Venezuela. Gráficas Armitano, Caracas. 484 pp.
- Phillipson, J. 1981. Bioenergetic options and phylogeny. 20-45, en C.R. Townsend y P. Calow, eds. *Physiological ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *The American Naturalist* 100:33-41.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and K- selection. *American Naturalist* 104:592-597.
- Pierret, P.V. y M.J. Dourojeanni. 1966. La caza y la alimentación humana en las riberas del río Pachitea, Perú. *Turrialba* 16:271-277.
- Pierret, P.V. y M.J. Dourojeanni. 1967. Importancia de la caza para la alimentación humana en el curso inferior del río Ucayali, Perú. *Revista Forestal del Perú* 1:10-21.
- Pickett, S.T.A., S.L. Collins y J.J. Armesto. 1987. Hierarchical considerations of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69:109-114.
- Pimlott, D.H. 1959. Reproduction and productivity of Newfoundland moose. *Journal of Wildlife Management* 23:381-401.
- Pinowski, J. y S.C. Kendeigh. 1977. Granivorous birds in ecosystems. Their evolution, population energetics, adaptations, impact and control. Cambridge University Press, Cambridge. 431 pp.
- Piso, O.M. 1658 (1957) *Historia natural e médica da India Occidental*. Instituto Nacional do Livro, Rio de Janeiro. 685 pp.
- Polisar, J. 1995. Implications of the interaction of reproductive demography and exploitation for the management of large neotropical turtle. *Vida Silvestre Neotropical* 4:10-19.
- Pollock, K.H. y M.L. Kendall. 1987. Visibility bias in aerial surveys: review of estimating procedures. *Journal of Wildlife Management* 51:502-509.
- Pollock, K.H., J.D. Nichols, C. Brownie y J.E. Hines. 1990. Statistical interference for capture-recapture experiments. *Wildlife Monographs* 107:1-97.
- Ponce, C.F. 1996. Políticas, estrategias, y acciones para la conservación de la diversidad biológica en los sistemas amazónicos de áreas protegidas. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe, Santiago, Chile. 105 pp.
- Ponce del Prado, C.F. 1973. Informe nacional sobre fauna del Perú. E:1-35, en *Simpósio internacional sobre la fauna silvestre e pesca fluvial y lacustre Amazônica*. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Manaus.
- Ponce del Prado, C.F. 1986. Lineamientos para el diseño de una política de conservación de la fauna silvestre en el Perú. 1-13, en P.G. Aguilar F., ed. *Conservación y manejo de la fauna silvestre en Latinoamérica*. APECO, Lima.
- Prance, C.T. 1979. Notes on the vegetation of Amazonia. III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. *Brittonia* 31: 26-38.
- Pritchard, P.C.H. y P. Trebbau. 1984. The turtles of Venezuela. *Society for the Study of Amphibians and Reptiles*, Ann Arbor, Michigan. 403 pp.
- Provita. 1995. Programa islas del Caribe. Conservando la biodiversidad insular para el desarrollo sustentable de las islas venezolanas. Informe final (1995). Provita, Caracas. 30 pp., 8 anexos.



- Puglisi, M.J., J.S. Lindzey y E.D. Bellis. 1974. Factors associated with highway mortality of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 38:799-807.
- Pulido C., V. 1991. El libro rojo de la fauna silvestre del Perú. INIAA, Lima. 220 pp.
- Pulido C., V. 1995. El uso, el valor, el manejo y la conservación de la fauna silvestre. Lima. 82 pp. (informe para la FAO, no publicado).
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132:652-661.
- Purdy, P.C. y R.E. Tomlinson. 1991. The eastern white-winged dove: factors influencing use and continuity of the resource 255-265, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. *Neotropical wildlife use and conservation*. Chicago University Press, Chicago.
- Pyke, G.H., H.R. Pulliam y E.L. Charnov. 1977. Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52:137-154.
- Quesada, C.A. y Jimenez, J.A. 1988. Watershed management and a wetlands conservation strategy. 12-20, en D.S. Hook et al., eds. *The ecology and management of wetlands, Vol 2: Management, use and value of wetlands*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Quintana, R.D. y J.E. Rabinovich. 1993. Assessment of capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) populations in the wetlands of Corrientes, Argentina. *Wetlands Ecology and Management* 2:223-230.
- Rabinovich, J.E. 1980. Introducción a la ecología de poblaciones. Consejo Nacional para la Enseñanza de Biología. México, 313 pp.
- Rabinovich, J.E. y J.J. Alió M. 1978. Un análisis de opciones alternativas de manejo de poblaciones silvestres de chigüires (*Hydrochoerus hydrochaeris*) en Venezuela. IVIC, Caracas. 63 pp. (informe no publicado).
- Rabinovich, J.E., A. Capurro, P. Folgarait, T. Kitzberger, G. Kramer, A. Novarro, M. Puppo y A. Travaini. 1987. Estado del conocimiento de 12 especies de la fauna silvestre argentina del valor comercial. Buenos Aires. 155 pp.
- Rabinovich, J.E., M.J. Hernández y J.L. Cajal. 1985. A simulation model of the management of vicuña populations. *Ecological Modeling* 30:275-295.
- Rabinowitz, A.R. 1986. Jaguar predation on domestic livestock in Belize. *Wildlife Society Bulletin* 14:170-174.
- Rabinowitz, A.R. y B.G. Nottingham. 1986. Ecology and behavior of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology (London)* 201:149-159.
- Rabinowitz, D., S. Cairns y T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. 182-204, en M.E. Soulé, ed. *Conservation biology. The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Raedeke, K.J. 1978. El guanaco de Magallanes, Chile. Distribución y biología. Corporación Nacional Forestal, Publicación Técnica No. 4. Santiago, Chile. 182 pp.
- Raedeke, K.J. 1980. Food habits of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Tierra de Fuego, Chile. *Turrialba* 30:177-181.
- Raedeke, K.J. 1982. Habitat use by guanacos *Lama guanicoe* and sheep on common range, Tierra de Fuego, Chile. *Turrialba* 32:309-314.
- Rahn, H., C.V. Paganelli y A. Ar. 1975. Relation of avian egg weight to body weight. *The Auk* 92:750-765.
- Raich, J.W., E.B. Rastelles, J.M. Melillo, D.W. Kicklighter, P.A. Steudler, B.J. Peterson, A.L. Grace, B. Moore III y C.J. Vörösmarty. 1991. Potential net primary production in South America. *Ecological Applications* 1:399-429.
- Ramassotto, A. 1987. Manejo y evaluación de los recursos vivos: La fauna. 154-157, en *Patrimonio natural y las evaluaciones de desarrollo*. Subsecretaría de la Política Ambiental, Buenos Aires.
- Ramia, M. 1959. Las sabanas de Apure. Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas. 134 pp.

- Ramia, M. 1967. Tipos de sabanas en los Llanos de Venezuela. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 28: 264-288.
- Ramia, M. 1972. Cambios en la vegetación de las sabanas del hato El Frío, Alto Apure, causados por diques. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 30:57-64.
- Ramírez, M.V. 1956. Estudio biológico de la tortuga "arrau" del Orinoco, Venezuela. Agricultor Venezolano 21(190):44-63.
- Ramírez-Pulido, J. y W. López-Forment. 1976. Daños de la ardilla (*Sciurus aureogaster*) en los cocoteros de Coúta Grande de Guerrero, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica 1:67-74.
- Ramo, C. 1982. Biología del galápago (*Podocnemis vogli* Muller, 1935) en el hato El Frío, Llanos de Apure, Venezuela. Doñana Acta Vertebrata 9(3):1-161.
- Ramo, C. y B. Busto. 1983. Influencia de las carreteras sobre la mortalidad de la fauna silvestre en el área Guanare-Masparro. 11 pp., en III Congreso Venezolano de Conservación, Guanare.
- Ramo C. y B. Busto. 1984. Censo aéreo de corocoras (*Eudocimus ruber*) y otras aves acuáticas en Venezuela. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 39:65-88.
- Ramo, C. y B. Busto. 1986. Censo aéreo de caimanes (*Crocodylus intermedius*) en el río Tucupido (Portuguesa, Venezuela) con observaciones sobre su actividad de asoleamiento. Proceedings, Work Meeting SSC/UICN Crocodile Specialist Group 7:109-119.
- Ramo, C., B. Busto y A. Utrera. 1992. Breeding and rearing the Orinoco crocodile *Crocodylus intermedius* in Venezuela. Biological Conservation 60:101-108.
- Ramos, S., S. Danielewski y G. Colomine. 1981. Contribución a la ecología de los vertebrados acuáticos en esteros y bajíos de sabanas modulados. Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 35(139):79-103.
- Ramsey, F.L. y J.M. Scott. 1981. Analysis of bird survey data using a modification of Emlen's method. 483-487, en C.J. Ralph y J.M. Scott, eds. Estimating the numbers of terrestrial birds. Studies in Avian Biology No. 6.
- Rand, A.S. 1968. A nesting aggregation of iguanas. Copeia 1968:552-561.
- Rappole, J.H. y G. Waggenerman. 1986. Calling males as an index of density for breeding white-winged doves. Wildlife Society Bulletin 14:151-155.
- Rappoport, E.H. 1968. Algunos problemas biogeográficos del Nuevo Mundo. Biologie del' Amerique Australe (París) 4:4-10.
- Redford, K.H. 1992. The empty forest. BioScience 42:412-422.
- Redford, K.H. y Robinson, J.G. 1987. The game choice: patterns of indian and colonist hunting in the Neotropics. American Anthropologist 89:650-667.
- Redford, K.H. y Robinson J.G. 1990. A research agenda for studies of subsistence hunting in the Neotropics. Florida Journal of Anthropology 6:117-120.
- Reig, O.A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Monographie Naturae (Mar de Plata) 1:1-162.
- Remington, R.D. y M.A. Schork. M.A. 1970. Statistics with applications to biological and health sciences. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 418 pp.
- Reyes Castillo, P. 1981. La fauna silvestre en el plan Balancan-Tenosique. Cuadernos de Divulgación, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (Xalapa, México). 45 pp.
- Reynolds, R.T., J.M. Scott y R.A. Nussbaum. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. Condor 82:309-313.

- Rexstadt, E. y K. Burnham. 1991. User's guide for interactive program Capture. Abundance estimation of closed animal populations. Colorado State University, Fort Collins. 29 pp.
- Rice, W.R. y J.D. Harder. 1977. Application of multiple aerial sampling to a mark-recapture census of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 41:197-206.
- Ricker, W.E. 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 119:1-300.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* 191:1-382.
- Ricklefs, R.E. 1967. A graphic method of fitting equations to growth curves. *Ecology* 48:978-983.
- Richards, P.W. 1952. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University Press, Cambridge. 450 pp.
- Richey, J.E. C. Nobre y C. Deser. 1989. Amazon river discharge and climate variability: 1903 to 1985. *Science* 246:101-103.
- Riney, T. 1955. Evaluating conditions of free-ranging red deer (*Cervus elaphrus*), with special reference to New Zealand. *New Zealand Journal of Science and Technology* 36B:429-463.
- Riney, T. 1982. Study and management of large mammals. John Wiley & Sons, New York. 552 pp.
- Ríos, M.A., M.J. Dourojeanni y A. Tovar. 1975. La fauna y su aprovechamiento en Genaro Herrera (Requena, Perú). *Revista Forestal del Perú* 5:73-92.
- Ripley, T.H. 1980. Planning wildlife management investigations. 1-6, en S.D. Schemnitz, ed. *Wildlife management techniques manual*. 4. Edición. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Rivero Blanco, C. 1985. Evaluación de algunos aspectos de la temporada de aprovechamiento de la baba (*Caiman crocodilus*) de 1985. MARNR, Caracas. 104 pp. (informe no publicado).
- Rivero Blanco, C. 1989. El impacto ambiental del aprovechamiento de la baba. 14 pp., en *Relatoria Final. II. Taller sobre la conservación y manejo de la baba (Caiman crocodilus)*, Unellez, Guanare, Venezuela.
- Robbins, C.T. 1983. *Wildlife feeding and nutrition*. Academic Press, Orlando, Florida. 343 pp.
- Robinette, W.L., R.B. Ferguson y J.S. Gashwiler. 1958. Problems involved in the use of deer pellet group counts. *Transactions, North American Wildlife and Natural Resources Conference* 23: 411-425.
- Robinette, W.L., C.M. Loveless y D.A. Jones. 1974. Field tests of strip census methods. *Journal of Wildlife Management* 38: 81-96.
- Robinson, J.G. y Ramírez C., J. 1982. Conservation biology of Neotropical primates. 329-344, en M.A. Mares y H.H. Genoways, eds., *Mammalian biology in South America. The Pymatuning Symposia on Ecology* 6, University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- Robinson, J.G. y K.H. Redford. 1986a. Intrinsic rate of natural increase in Neotropical forest mammals: relationship to phylogeny and diet. *Oecologia* 68:516-520.
- Robinson, J.G. y K.H. Redford. 1986b. Body size, and population density of Neotropical forest mammals. *American Naturalist* 128: 665-680.
- Robinson, J.G. y K.H. Redford (eds.). 1991. *Neotropical wildlife use and conservation*. University of Chicago Press, Chicago. 520 pp.
- Robson, D.S. y H.A. Reiger. 1964. Sample size in Petersen mark - recapture experiments. *Transactions of the American Fisheries Society* 93:215-226.
- Robson, D.S. y J.H. Whitlock. 1964. Estimation of truncation point. *Biometrika* 51:33-39.

- Rodríguez, J.P. y F. Rojas-Suárez. 1995. Libro rojo de la fauna venezolana. Provita y Fundación Polár, Caracas. 444 pp.
- Rodríguez, M.A. 1989. Crocodile farming in Colombia. 85-94, en Crocodilian Congress. Production and marketing strategies for the 1990's. Tampa, Florida.
- Rodríguez-Bejarano, D. 1991. Análisis digital del cambio de uso/cobertura del suelo: La zona fronteriza Guatemala/México. *Interciencia* 16:329-332.
- Rodríguez, R. y E. Núñez. 1987. El censo de poblaciones de vicuña. 33-57, en H. Torres, ed. Técnicas para el manejo de la vicuña. UICN/PNUMA, Santiago, Chile.
- Rodríguez, R. y H. Torres. 1981. Metodología para determinar la población de vicuñas (*Vicugna vicugna* Molina) en el Parque Nacional Lauca. Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile. 29 pp.
- Rodríguez Tarrés, R., ed. 1987. Manual de técnicas de gestión de vida silvestre. Edición en español. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland. 703 pp.
- Roeder, K., B. Denis y E.O. Garton. 1987. Estimating density from variable circular spot censuses. *Journal of Wildlife Management* 51:224-230.
- Rogers, L.L. 1987. Seasonal changes in defecation rates of free ranging white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 51:330-333.
- Roos, G. 1979. Betydelse av daglig observationsinsats vid sträckräkningar - en metodstudie. *Anser* 18:253-262.
- Roosmalen, M.G.M. van. 1985. Fruits of the Guianan flora. University of Waageningen, Utrecht. 483 pp.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the bluegray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- Roseberry, J.L. y A. Woolf. 1991. A comparative evaluation of techniques for analyzing white-tailed deer harvest data. *Wildlife Monographs* 117:1-59.
- Rosenberg, D.K., B.R. Noon y E.C. Meslow. 1995. Toward definition of biological corridors. 436-439, en J.A. Bissonette y P.R. Krausman, eds., Integrating people and wildlife for a sustainable future. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland.
- Ross, E. 1978. Food taboos, diet, and hunting strategy: The adaptation to animals in Amazon cultural ecology. *Current Anthropology* 19:1-19.
- Ross, J.P. 1995. La importancia del uso sustentable para la conservación de los cocodrilianos. 19-32, en A. Larriera y L.M. Verdade, eds. La conservación y el manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina. Fundación Banco Bica, Santa Fé, Argentina.
- Rowland, M.M., G.C. White y E.R. Karlen. 1984. Use of pellet-group plots to measure trends in deer and elk populations. *Wildlife Society Bulletin* 12:147-155.
- Rudran, R. 1979. The demography and social mobility of a red howler (*Alouatta seniculus*) population in Venezuela. 107-126, en J.F. Eisenberg, ed. Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Ruggiero, A. 1994. Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *Journal of Biogeography* 21:545-559.
- Salo, J., R. Kalliola, I. Häkkinen, Y. Mäkinen, P. Niemelä, M. Puhakka y P.D. Goley. 1986. River dynamics and the diversity of Amazonian lowland forests. *Nature* 322:254-258.
- Salwasser, H. 1995. The role of wildlife management in sustainable development. xxv-xxix, en J.A. Bissonette y P.R. Krausman, eds. Integrating people and wildlife for a sustainable future. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland.
- Samuel, M.D., E.O. Garton, M.V. Schlegel y R.G. Carson. 1987. Visibility bias during aerial surveys of elk in northcentral Idaho. *Journal of Wildlife Management* 51:622-630.
- Santos, E. 1950. Caça e caçadas. F. Briguiet, Rio de Janeiro. 280 pp.

- Santos, P.F., V.R. Ortega, J. Amilcar, H. Covolan y R.A. Camargo. 1985. Alguns aspectos da biología e estimativa populacional da codorna *Nothura maculosa* em pastagens do Estado de São Paulo. 159-172, en *Caça e conservação*. Associação Brasileira de Caça, São Paulo.
- Santos, S.A., M.J.S. Nogueira, M.S. Pinheiro, G.M. Mourão y Z. Campos. 1994. Condition factor of *Caiman crocodilus yacare* in different habitats of Pantanal Mato-Grossense. 314-318, en *Crocodyles*. UICN, Gland, Suiza.
- Sanz A., A. y L. Parra M. 1994. Estimación de patos silbadores (*Dendrocygna*) en los estados Guárico y Portuguesa. Profauna, Caracas. 30 pp. (informe no publicado).
- Sarmiento, G. y M. Monasterio. 1975. A critical consideration of environmental conditions associated with savanna ecosystems in tropical America. 223-250, en F.B. Golley y E. Medina, eds. *Tropical ecological systems. Trends in terrestrial and aquatic research*. Springer Verlag, New York.
- Sawyer, T.G., R.L. Marchinton y W. MacLentz. 1990. Defecation rates of female white tailed deer in Georgia. *Wildlife Society Bulletin* 18:16-18.
- Schaller, G.G. 1983. Mammals and their biomass on a Brazilian ranch. *Arquivos de Zoología, São Paulo* 31:1-36.
- Schaller, G.B. y P.G. Crawshaw. 1980. Movement patterns of jaguar. *Biotropica* 12:161-168.
- Schaller, G.B. y P.G. Crawshaw. 1981. Social organization in a capybara population. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 29:3-16.
- Schaller, G.B. y J.M.C. Vasconcelos. 1978a. A marsh deer census in Brazil. *Oryx* 14:345-351.
- Schaller, G.M. y J.M.C. Vasconcelos. 1978b. Jaguar predation on capybara. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 43:296-301.
- Schamberger, M.L. y J. L. O'Neil 1986. Concepts and constrains of habitat-model testing. 5-10, en J. Verner, M.L. Morrison y C.J. Ralph, eds. *Wildlife 2000. Modeling Habitat Relationship of Terrestrial Vertebrates*. University of Wisconsin Press, Madison.
- Schmitz, O.J. 1990. Management implications of foraging theory: evaluating deer supplemental feeding. *Journal of Wildlife Management* 54:522-533.
- Schnabel, Z.E. 1938. The estimating of the total fish population of a lake. *American Mathematical Monthly* 45:348-352.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Schoener, T.W. 1981. An empirically based estimate of home range. *Theoretical Population Biology* 20:281-235.
- Scholten, J.J. 1971. Regiones geotectónicas de Sudamérica. *Mapa de Suelos*. 4. América del Sur. FAO-UNESCO.
- Schubert, C. 1988. Climatic changes during the last glacial maximum in northern South America and the Caribbean: A review. *Interciencia* 13:128-137.
- Schuerholz, G. 1974. Quantitative evaluation of edge from aerial photographs. *Journal of Wildlife Management* 38:913-920.
- Schuerholz, G. y G. Mann. 1979. Proposición para la administración y el manejo de los recursos de vida silvestre en Chile. FAO DP/CHI/76/003, Santiago, Chile. 63 pp.
- Schulz, J. 1975. Sea turtles nesting in Surinam. *Nederlandsche Commissie voor Internationale Natuurbescherming, Mededelingen* 23:1-143.
- Schumacher, F.X. y R.W. Eschenmeyer. 1943. The estimation of fish populations in lakes and ponds. *Journal of Tennessee Academy of Science* 18:228-249 (referido según Seber 1982).
- Seber, G.A.F. 1965. A note on the multiple recapture census. *Biometrika* 52:249-259.

- Seber, G.A.F. 1982. The estimation of animal abundance and related parameters. 2. edition. Charles Griffin & Company, London. 654 pp.
- Seijas, A.E. 1986. Estimaciones poblacionales de babas (*Caiman crocodilus*) en los llanos occidentales de Venezuela. *Vida Silvestre Neotropical* 1:24-30.
- Seijas, A.E. y C. Chávez, comp. 1994. Plan estratégico: Supervivencia del caimán del Orinoco en Venezuela. PROFAUNA, Caracas. 16 pp.
- Seijas, A.E., C. Ramo y B. Busto. 1989. Manejo de habitat para la baba ¿utopia o realidad? 10 pp. en *Relatoria final. II Taller sobre conservación y manejo de la baba (Caiman crocodilus)*. Unellez, Guanare, Venezuela.
- Severinghaus, C.W. 1949. Tooth development and wear as criteria of age in white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 13: 195-216.
- Shafer, E.L. 1963. The twig-count method for measuring hardwood deer browse. *Journal of Wildlife Management* 27:428-437.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31:131-134.
- Shine, R. 1993. Sexual dimorphism in snakes. 49-86, en R.A. Siegel y J.T. Collins, eds. *Snakes. Ecology and behavior*. McGraw-Hill, New York.
- Short, H.L. 1986. Habitat suitability index models: White-tailed deer in the Gulf of Mexico and South Atlantic costal plains. Fish and Wildlife Service, U.S. Department of Interior, Washington, D.C. 36 pp.
- Sick, H. 1988. *Ornitología brasileira. Uma Introdução*. 3. edición. Editora Universidade de Brasília, Brasília. Vols. 1 y 2, 825 pp.
- Silva, J.L. y N. Pellegrini. 1992. La caza legal y los parques nacionales. Corpoven, Caracas. 79 pp.
- Silva, J.L. y S.D. Strahl. 1991. Human impact of populations of chachalacas, guans and curassows (Galliformes, Cracidae) in Venezuela. 37-52, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. *Neotropical wildlife use and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Silva, J.L. y S.D. Strahl. 1996. La caza furtiva en los parques nacionales al norte de Venezuela. *Vida Silvestre Neotropical* 5:126-139.
- Silva, T.C. 1986. Contribuição da geomorfologia para o conhecimento e valorização do Pantanal. 77-90, en *Anais de 1. Simpósio sôbre recursos naturais e socio-economicos do Pantanal*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuaria, Brasília.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid isolation. The curious history of South American mammals*. Yale University Press, New Haven. 266 pp.
- Simpson, G.G., A. Roe y R.C. Lewontin. 1960. *Quantitative Zoology*. Harcourt, Brace & Company, New York. 440 pp.
- Sinclair, A.R.E. y M. Norton-Griffiths, eds. 1979. *Serengeti. Dynamics of an ecosystem*. University of Chicago Press, Chicago. 389 pp.
- Sinclair, C.B. 1961. Surface printing of plant leaves for phylogenetic studies. *Stain Technology* 39:299-304.
- Siniff, D.B. y D.O. Skoog. 1964. Aerial censusing of caribou using stratified random sampling. *Journal of Wildlife Management* 28:391-401.
- Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses, and river types. 127-165, en H. Sioli, ed. *The Amazon - Limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and basin*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Holanda.
- Smith, B.L. 1993. Collaborative strategies to promote local conservation of wildlife. *Miscellaneous Report, Yukon Renewable Resources (Canada)* 93(1):1-123.
- Smith, L.M. y I.L. Brisbin. 1984. An evaluation of total trapline captures as estimates of furbearer abundance. *Journal of Wildlife Management* 48:1452-1455.

- Smith, N.J.H. 1974. Destructive exploitation of the South American river turtle. *Association of Pacific Coast Geographers* 36:85-102.
- Smith, N.J.H. 1976a. Spotted cats and the Amazon skin trade. *Oryx* 13:362-371.
- Smith, N.J.H. 1976b. Utilization of game along Brazil's Transamazon highway. *Acta Amazónica* 6:455-466.
- Smith, N.J.H. 1980. Caymans, capybaras, otters, manatees and man in Amazonas. *Biological Conservation* 17:177-187.
- Smith, R.L. 1976. Ecological genesis of endangered species: the philosophy of preservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:33-55.
- Smith, R.L. y J.L. Coggin. 1984. Basis and role of management. 571-600, en L.K. Halls, ed. *White-tailed deer. Ecology and management*. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- Smythe, N. 1970. Ecology and behavior of the agouti (*Dasyprocta punctata*) and related species on Barro Colorado Island, Panama. Tesis doctoral. University of Maryland, Baltimore. 210 pp.
- Smythe, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contributions to Zoology* 257:1-52.
- Smythe, N. 1981. Rendimiento sostenido de proteína proveniente de los bosques neotropicales: una alternativa a la deforestación. *Revista Médica de Panamá* 6(1): 56-64.
- Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of Neotropical terrestrial frugivore mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:169-188.
- Smythe, N. y O. Brown de Guanti. 1995. La domesticación y cría de la paca (*Agouti paca*). *Guía FAO Conservación (Roma)* 26:1-83.
- Snyder, N.F.R. 1994. The role of captive breeding in parrot conservation. 173-187, en G. Morales, I. Novo, D. Bigio, A. Luy y F. Rojas-Suárez, eds. *Biología y conservación de los psitácidos de Venezuela*. Econatura, Caracas.
- Soini, P. 1972. The capture and commerce of live monkeys in the Amazon region of Peru. *International Zoo Yearbook* 12:26-36.
- Soini, P. 1987. Ecology of the saddle-back tamarin *Saguinus fuscicollis illigeri* on the rio Pacaya, northeastern Peru. *Folia Primatologica* 49:11-32.
- Soini, P. 1988. The pygmy marmoset, genus *Cebuella*. 79-129, en A.F. Coimbra Filho y R.A. Mittermeier, eds. *Ecology and behavior of Neotropical primates, Vol 2*. World Wildlife Fund, Washington.
- Soini, P. 1997. Biología y manejo de la tortuga *Podocnemis expansa*. *Tratado de Cooperación Amazónica, Secretaría Pro Tempore*, Caracas. 48 pp.
- Soini, P. y M. Soini. 1990. Desarrollo dentario y la estimación de la edad en *Cebuella pygmaea*, *Saguinus fuscicollis* y *Saguinus mystax*. 254-271, en *La primatología en el Perú. Proyecto Peruano de Primatología*, Lima.
- Soini N., P., A. Tovar N. y U. Valdez O. 1995. Reporte Pacaya-Samiria. *Investigaciones en la Estación Biológica Cahuana 1979-1994*. Universidad Agraria La Molina, Lima. 435 pp.
- Sosa-Burgos, L.M. 1981. Comportamiento social del chigüire en relación a su manejo en cautiverio. Tesis de licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 120 pp.
- Soulé, M.E., ed. 1986. *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 584 pp.
- Soulé, M.E. y B.A. Wilcox, eds. 1980. *Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 395 pp.
- Southwood, T.R.E. 1978. *Ecological Methods. With particular reference to the study of insect populations*. 2 edición. Chapman & Hall, London. 524 pp.
- Sowls, L.K. 1984. *The peccaries*. University of Arizona Press, Tucson, Arizona. 251 pp.

- Sparks, D.R. y J.C. Malechek. 1968. Estimating percentage dry weight in diets using a microscopic technique. *Journal of Range Management* 21:264-265.
- Spinage, C.A. 1976. Incremental cementum lines in the teeth of tropical African mammals. *Journal of Zoology* 179:117-131.
- Stamp, D. 1956. A regional geography. Part I. The Americas. Longmans, Green & Co., London. 269 pp.
- Staton, M. y Dixon, J.R. 1975. Studies on the dry season biology of *Caiman crocodilus* from the Venezuelan llano. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 35 (101):237-265.
- Staton, M.A., H.M. Edwards, I.L. Brisbin, T. Joanen y L. McNease. 1990. Protein and energy relationship in the diet of the American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Nutrition* 120:775-785.
- Stewart, R.R. 1985. A sex and age selective harvest strategy for moose management in Saskatchewan. 229-238, en S.L. Beasom y S.F. Roberson, eds. *Game harvest management*. Caesar Kleberg Wildlife Research Station, Kingsville, Texas.
- Stickel, L.F. 1954. A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammalogy* 35:1-15.
- Stiles, F.G. 1983. Introduction: birds. 502-530, en D.H. Janzen, ed. *Costa Rican Natural History*. University of Chicago Press, Chicago.
- Stobbs, T.H. 1970. The use of liveweight gain trials for pasture evaluation in the tropics. *Journal of British Grassland Society* 25:73-77.
- Stotz, D.F., J.W. Fitzpatrick, T.A. Parker III y D.K. Moskovits. 1996. *Neotropical Birds. Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago. 478 pp.
- Strahl, S.D., S. Beaujon, D.M. Brooks, A.J. Begazo, G. Sedaghatkish y F. Olmos, eds. 1997. *The Cracidae. Their biology and conservation*. Hancock House Publishers, Surrey, Canada. 506 pp.
- Suárez, L. y R. Ulloa. 1993. La diversidad biológica del Ecuador. 13-24, en P.A. Mena y L. Suárez, eds. *La Investigación para la Conservación de la Diversidad Biológica en el Ecuador*. EcoCiencia, Quito.
- Suárez, S. 1986. Estudios sobre la dieta del conejo sabanero (*Sylvilagus floridanus*) en Matatere, Edo. Falcón. Tesis de licenciatura, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 180 pp.
- Suriname. 1982. Jachtbesluit. Decret c-20<sup>a</sup> No. 159. Paramaribo.
- Sunquist, M.E., S.N. Austad y F. Sunquist. 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *Journal of Mammalogy* 68:173-176.
- Svensson, S.E. 1978. Efficiency of two methods for monitoring bird population levels: Breeding bird census contra counts of migrating birds. *Oikos* 30:373-286.
- Swank, W.G. y J.G. Teer. 1989. Status of the jaguar 1987. *Oryx* 23:14-21.
- Swartz, C.C. y N.T. Hobbs 1985. Forage and range evaluation. 25-51, en *Bioenergetics of wild herbivores*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Tanaka, R. 1951. Estimation of vole and mouse populations on Mount Ishizuchi and on the uplands of southern Shikoku. *Journal of Mammalogy* 32:450-458.
- Tapia Román, M. 1997. Guía para el manejo y cría del "agouti", "picure", "guatusa" o "ñeque". Convenio Andrés Bello, Santafé de Bogotá. 46 pp.
- Tarling, D.H. 1985. The geological evolution of South America, with special reference to economic geology of the Amazonian region. 747-768, en M.I. Muñoz, ed. *I Simposium Amazonico*. Boletín de Geología (Caracas), Publicación Especial 10.
- TCA. 1995. Uso y conservación de la fauna silvestre en la Amazonia. *Tratado de Cooperación Amazónica, Secretaria Pro-Tempore*, Lima 35:1-216.



- Teer, J.G. 1984. Lessons from the Llano Basin, Texas. 261-290, en L.K. Halls, ed. White-tailed deer. Ecology and management. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania.
- Tejada de Hernández, I. 1985. Manual de laboratorio para análisis de ingredientes utilizados en la alimentación animal. Patronato de Apoyo a la Investigación Pecuaria, México. 387 pp.
- Tejos, R., R. Schargel y F. Berrade. 1990. Características y perspectivas de utilización de sabanas inundables de Venezuela. 163-190, en G. Sarmiento, ed. Las sabanas americanas. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Terborgh, J.W. 1983. Five New World primates: a study in comparative ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Terborgh, J.W. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. 330-344, en M.E. Soulé, ed. Conservation biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Terborgh, J.W. L.H. Emmons y C. Freese. 1986. La fauna silvestre de Amazonía: el despilfarro de un recurso renovable. Boletín de Lima 46:77-85.
- Terborgh, J.W., C. Janson y M. Brecht M. 1985. Cocha Cashu: su vegetación, clima y recursos. 18 pp., en Reporte Manú. Centro de Datos para la Conservación, Lima.
- Thiollay, J.M. 1989a. Area requirements for the conservation of rain forest raptors and game birds in French Guiana. Conservation Biology 3:128-137.
- Thiollay, J.M. 1989b. Censusing of diurnal raptors in a primary rain forest: comparative methods and species detectability. Journal of Raptor Research 23 (3):72-84
- Thomas, D., R.R. Vera, C. Lascano y M.J. Fisher 1990. Use and improvement of pastures in Neotropical savannas. 141-161, en G. Sarmiento, ed. Las Sabanas Americanas. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas.
- Thomas, D.W. y R.K. LaVal. 1988. Survey and census methods. 77-89, en T.H. Kunz, ed. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Thomsen, J.G. y A. Brautigam. 1991. Sustainable use of Neotropical parrots. 359-379, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. Neotropical Wildlife Use and Conservation. University of Chicago Press, Chicago.
- Thorbjarnarson, J.B. y G. Hernández. 1993. Reproductive ecology of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in Venezuela. I. Nesting ecology and egg and clutch relationships. Journal of Herpetology 27:363-370.
- Thorbjarnarson, J.B. y A. Velasco. 1998. Venezuela's caiman harvest program. An historical perspective and analysis of its conservation benefits. Wildlife Conservation Society, Working Paper No. 11:1-66.
- Thornthwaite, C.W. y J.R. Mather. 1955. The water balance. Centerton. 104 pp.
- Tomas, W.M. 1997. O papel de usinas hidroeléctricas nas distribuição e abundância de cervo-do-pantanal na parte brasileira da bacia do Rio Paraná. 28-29, en III Congreso Internacional sobre Manejo de Fauna Silvestre en la Amazonia, Santa Cruz, Bolivia.
- Torres, H. 1987. Técnicas para el manejo de la vicuña. UICN/PNUMA, Santiago, Chile. 139 pp.
- Torres, H. 1992. South American Camelids. An Action plan for their conservation. UICN, Gland, Suiza. 58 pp.
- Tovar Serpa, H. 1979. Informe del censo de lobos marinos efectuado en abril-mayo de 1979. Instituto del Mar del Perú, Informe 64:1-15.
- Townsend, W.R. 1995. Living on the edge: Sirionó hunting and fishing in lowland Bolivia. Tesis Doctoral. University of Florida, Gainesville, Florida. 170 pp.
- Trefethen, J.B. 1964. Wildlife management and conservation. Heath and Company, Boston. 120 pp.

- Trent, T.T. y O.J. Rongstad. 1974. Home range and survival of cottontail rabbit in southwestern Wisconsin. *Journal of Wildlife Management* 38:459-472.
- Trinidad and Tobago. 1958. Wildlife Ordinance. Government Printing, Trinidad and Tobago. 19 pp.
- Trippensee, R.E. 1953. Wildlife management, Vol II. McGraw-Hill, New York. 572 pp.
- Tucker, C.J., B.N. Hoben y T.E. Goff. 1984. Intensive forest clearing in Rondonia, Brazil, as detected by satellite remote sensing. *Remote Sensing of Environment* 15:255-261.
- Tuomi, J. 1980. Mammalian reproductive strategies: a generalized relation of litter to body size. *Oecologia* 45:39-44.
- Tyndale-Biscoe, C.H. y R.B. MacKenzie. 1976. Reproduction in *Didelphis marsupialis* and *D. albiventris* in Colombia. *Journal of Mammalogy* 31:331-337.
- Udvardy, M. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. IUCN. 49 pp.
- UICN (Union Internacional para la Conservación de la Naturaleza). 1980. Estrategia mundial de conservación. Gland, Suiza. 44 pp.
- UICN. 1991. Cuidar la Tierra. Estrategia para el futuro de la vida. UICN, PNUMA y WWF, Gland, Suiza. 256 pp.
- UICN. 1994. Categorías de las listas rojas de la UICN. Gland, Suiza. 22 pp.
- UICN (Miembros Suramericanos). 1993. Suramérica. Perspectivas Ambientales. Documento de Paratay. 46 pp.
- Ulloa, A., H. Rubio y C. Campos. 1996. Trua wuandra. Estrategias para el manejo de fauna con comunidades Embera en el Parque Nacional Utría, Chocó, Colombia. OREWA, Fundación Natura, Ministerio de Medio Ambiente y OEI, Santafé de Bogotá. 288 pp.
- Underwood, B. y W.F. Porter. 1985. Sex ratios and harvest management: a computer simulation and analysis for white-tailed deer. 83-94, en S.L. Beasom y S.F. Roberson, eds. Game harvest management. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville, Texas.
- UNEP. 1993. Guidelines for country studies on biological diversity. United Nations Environment Programme, Nairobi. 97 pp.
- UNESCO. 1971. Tenencia de tierra y reforma agraria en América Latina. UNESCO/CIDA.
- UNESCO. 1981. Carte de la végétation d'Amérique du Sud. Guetingny, Francia. 189 pp., mapa 1: 5 000 000.
- Uruguay. 1935. Ley No. 9481 (Ley de caza). Montevideo.
- U.S. Fish and Wildlife Service. 1981. Standards for the development of habitat suitability index models. Department of the Interior, Washington.
- Usher, M.D., ed. 1986. Wildlife conservation education. Chapman and Hall, London. 394 pp.
- Ustin, S.L., C.A. Wessman, B. Curtiss, E. Kasischke, J. Way y V.C. Vanderbilt. 1991. Opportunities for the using the EDS imagens spectrometers and synthetic aperture radar in ecological models. *Ecology* 72:1934-1945.
- Valderrama, C.E. 1992. La actividad minera en la Amazonia colombiana. 282-300, en G.I. Andrade, A. Hurtado y R. Torres, eds. Amazonia Colombiana. Diversidad y conflicto. Colciencias, CONIA y CEGA, Santafé de Bogotá.
- Valencia G.,D. y E. Ortiz de Finke. 1991. Guía para el control de ratas y ratones. Instituto Colombiano Agropecuario, Bogotá. 30 pp.
- Van Hensbergen, H.J. y G.C. White. 1995. Review of methods for monitoring vertebrate population parametes. 489-508, en J.A. Bissonette y P.R. Krausman, eds. Integrating people and wildlife for a sustainable future. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland.

- Van Horne, B. 1983. Density as misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* 47:893-901.
- Van Soest, P.J. 1967. Development of a comprehensive system of feed analyses and its application to forages. *Journal of Animal Science* 26:119-128.
- Vanzolini, P.E. y E.E. Williams. 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group. *Arquivos de Zoología (São Paulo)* 19:1-24.
- Vaughan, C. 1983a. Coyote range expansion in Costa Rica and Panama. *Brenesia* 21:27-32.
- Vaughan, C. 1983b. A report on dense forest habitat for endangered wildlife species in Costa Rica. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 62 pp.
- Vaughan, C. 1990. Patterns in natural resource destruction and conservation in Central America. *Transactions, North American Wildlife and Natural Resources Conference* 55:409-422.
- Vaughan, C. y M. McCoy. 1984. Estimación de las poblaciones de algunos mamíferos en el Parque Nacional Manuel Antonio, Costa Rica. *Brenesia* 22:207-217.
- Vaughan, C., M. McCoy y J. Liske. 1991. Scarlet macaw (*Ara macao*) ecology and management perspectives. Carara Biological Reserve, Costa Rica. 23-34, en J. Clinton-Eitniear, ed. II. Taller Mesoamericano sobre la Conservación y Manejo de las Guaras del Género *Ara*. Tegucigalpa, Honduras.
- Vaughan, C. y M. Rodríguez. 1986. Comparación de los hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en dos localidades de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical* 1:6-11.
- Vaughan, C. y M. A. Rodríguez, eds. 1995. Ecología y manejo del venado cola blanca en México y Costa Rica. Ediciones de Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 420 pp.
- Vaz-Ferreira, R. y A. Ponce de León. 1987. South American fur seal *Arctocephalus australis* in Uruguay. 29-32, en J.P. Coxall y R.L. Gentry, eds. Status, biology and ecology of fur seals. U.S. Department of Commerce, Seattle.
- Vázquez Ruesta, P. 1981. Bases bioecológicas para el manejo de los Alligatoridae en Genaro Herrera (Requena, Perú). Tesis de maestría. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima. 205 pp.
- Vega, A., ed. 1994. Corredores conservacionistas en la región centroamericana. Memorias de una conferencia regional auspiciada por proyecto Paseo Pantera. Tropical Research and Development, Inc., Gainesville, Florida. 431 pp.
- Velasco, A. y J. Ayarzagüena. 1995. Situación actual de las poblaciones de baba (*Caiman crocodilus*) sometidas a aprovechamiento en los Llanos venezolanos. *Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana (Sevilla)* 5:1-71.
- Velasco, A. y M. Quero de Peña. 1995. Programas de cocodrilos de Venezuela. 213-220, en A. Larriera y L.M. Verdade, eds. La conservación y el manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina. Fundación Banco Bica, Santo Tomé, Santa Fé, Argentina.
- Venezuela. 1970. Ley de protección a la fauna silvestre. Gaceta Oficial de la República de Venezuela No. 29289:218819-218825.
- Venezuela. 1973. Programa Nacional de Investigaciones Agrícolas. 4. parte. Recursos naturales renovables. Consejo Nacional de Investigaciones Agrícolas, Caracas. 60 pp.
- Venezuela. 1994a. Resolución MARNR/113. Normas para el manejo racional de la especie chigüire. Gaceta Oficial de la República de Venezuela No. 724 Extraordinario.
- Venezuela. 1994b. Resolución MARNR/260. Normas generales para la instalación y funcionamiento de zocriaderos de especies de la fauna silvestre. Gaceta Oficial de la República de Venezuela No. 4806:17-20.

- Vergara, S.G. 1982. Cría masiva y explotación de agutí en cautiverio. 1479-1487, en Actas, 8<sup>a</sup> Congreso Latinoamericano de Zoología. Mérida, Venezuela.
- Verner, J. 1985. Assessment of counting techniques. *Current Ornithology* 2:247-302.
- Vickers, W.T. 1980. An analysis of Amazonian hunting yields as a function of settlement age. 7-29, en W.T. Vickers y K.M. Kensinger, eds. Working papers on South American indians. Bennington College, Vermont.
- Vickers, W.T. 1984. The faunal components of lowland South American hunting kills. *Interciencia* 9:366-376.
- Videz Roca, D.H. 1987. Situación actual de la fauna en Santa Cruz - Bolivia. 29-34, en Memorias, 62. Reunion de la Comisión de Supervivencia de Especies SSC-UICN. FUDENA, Caracas.
- Visscher, M.N. 1976. Aspectos de manejo del Parque Nacional Morrocoy en base a un estudio ecológico de la avifauna. Proyecto MAC-CVG-FAO, VEN 19, Universidad de los Andes, Mérida. 87 pp.
- Visscher, M.N. 1981. Consideraciones sobre el uso de redes de neblina en el análisis de comunidades de aves en hábitat tropical. *Acta Biologica Venezuelica* 11(2):89-107.
- Vivas, A.M. 1984. Ecología de poblaciones de los roedores de los llanos de Guárico. Trabajo de ascenso. Universidad Simón Bolívar, Caracas. 45 pp.
- Vu, M.T., E. Bos, P.W. Stephens y R.A. Bulatao. 1991. Latin American and the Caribbean population projections: 1990-1991 edition. The World Bank, Washington, D.C. 119 pp.
- Wadley, F.M. 1954. Limitations of the "cero method" of population counts. *Science* 119:689-690.
- Walker, P.L. y J.G.H. Cant. 1977. A population survey of kinkajous (*Potos flavus*) in a seasonally dry tropical forest. *Journal of Mammalogy* 58:100-102.
- Waller, T. 1991. Breve reseña del comercio argentino de ñandú (*Rhea americana albescens*). Pasado, presente y futuro. *Traffic Sudamérica* 2:8-10.
- Wallis, M.C. 1992. Turismo ecológico en la Orinoquia-Amazonia. 185-202, en K. Jaffé y P. Sánchez, eds. Tecnologías para el uso y conservación de bosques tropicales. Universidad Simón Bolívar, Caracas.
- Walsberg, G.E. 1988. Evaluation of a non-destructive method for determining fat stores in small birds and mammals. *Physiological Zoology* 61:153-159.
- Walsh, J. y R. Gannon. 1967. Time is short and the water rises. Thomas Nelson & Sons, Camden, New Jersey.
- Walter, H. 1960. Standortlehre. Einführung in die Phytologie III. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart. 566 pp.
- Walters, C.J. y F. Bunnell. 1971. A computer management game of land use in British Colombia. *Journal of Wildlife Management* 35:644-657.
- Walters, C.J. y C.S. Holling. 1990. Large-scale management experiments and learning by doing. *Ecology* 71:2060-2068.
- Watt, K.E.F. 1968. Ecology and resource management. McGraw - Hill, New York. 450 pp.
- Watters, R.F. 1971. La agricultura migratoria en América Latina. FAO: Cuadernos de Fomento Forestal (Roma) 17:1-342.
- Webb, S.D. 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II. South America and the great interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics* 9:393-426.
- Weibezahn, F.H., H. Alvarez y W.M. Lewis, Jr. (eds.). 1990. El Río Orinoco como ecosistema. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas. 430 pp.
- Weir, B.J. y I.W. Rowlands. 1973. Reproductive strategies of mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:139-163.

- Weller, M.W. 1975. Migratory waterfowl: a hemispheric perspective. *Publicaciones Biológicas del Instituto de Investigaciones Científicas de la Universidad Autónoma Nacional de Nuevo León* 7:89-130.
- Werner, D.I. 1991. The rational use of green iguanas. 181-201, en J.G. Robinson y K.H. Redford, eds. *Neotropical wildlife use and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wetterberg, G.B. 1978. A general programme for wildlife management and conservation in Brazil. *FAO/BRA/76/027*, Tech. Rep. 6. FAO, Brasilia. 105 pp.
- Wetterberg, G.B., W.L. Brito, M. Ferreira y V.C. Araujo. 1976. Especies da fauna amazonica potencialmente preferidas para consumo nos restaurantes de Manaus. *Brasil Florestal* 7 (25): 59-68.
- White, G.C., D.R. Anderson, K.P. Burnham y D.L. Otis. 1982. Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory, New Mexico.
- White, G.C. y R.A. Garrott. 1990. Analysis of wildlife radio tracking data. Academic Press, San Diego. 383 pp.
- WHO. 1974. Ecology and control of rodents of public health importance. World Health Organization, Technical Report Series 553:1-38.
- Wickland, D.E. 1991. Mission to planet earth: the ecological perspective. *Ecology* 72:1923-1933.
- Wiegert, G.G. y F.C. Evans. 1964. Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in southeastern Michigan. *Ecology* 45:49-62.
- Wiens, J.A. 1984. On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. 439-457, en D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele y A.B. Thistle, eds. *Ecological Communities. Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton.
- Wiens, J.A. y R.F. Johnston. 1977. Adaptive correlates of granivory in birds. 301-340, en J. Pinowski y S.C. Kendeigh, eds. *Granivorous Birds in Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wilm, H.G., D.F. Costello y G.E. Klipple. 1944. Estimating forage yield by the double-sampling method. *Journal of American Society of Agronomy* 36:194-203.
- Wilson, E.O. 1988. The current state of biological diversity. 3-18, en E.O. Wildon, ed. *Biodiversity*. National Academy of Sciences, Washington, D.C.
- Wing, E.S. 1977. Caza y pastoreo tradicionales en los Andes peruanos. 121-130, en Flores Ochoa, J.A., ed. *Uywamichiq punaruna*. Instituto de Estudios Peruanos, Lima.
- Wing, L.W. 1951. *Practice of wildlife conservation*. John Wiley & Sons, New York. 421 pp.
- Wobeser, G.A. y T.R. Spraker. 1980. Post mortem examinations. 89-98, en S.D. Schemnitz, ed. *Wildlife management techniques manual*. 4. edición. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Wolda, H. 1992. Trends in abundance of tropical insects. *Oecologia* 89:47-52.
- Wood, G.W., J.R. Davis y G.R. Askew. 1985. An evaluation of 7 years of spotlight-count data on a coastal South Carolina plantation. 25-36, in S.L. Beasom y S.F. Roberson, eds. *Game harvest management*. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville, Texas.
- Wood, J.E. y E.P. Odum. 1964. A nine-year history of furbearer populations on the AEC Savannah River Plant area. *Journal of Mammalogy* 45:540-551.
- WRI (World Resources Institute). 1990. *World Resources 1990-1991*. Oxford University Press, New York & Oxford. 383 pp.
- WRI. 1994. *World resources 1994-1995*. Oxford University Press, New York & Oxford. 400 pp.
- Wright, E. y L.W. Swift. 1942. Migration census of mule deer in the White River region of northwestern Colorado. *Journal of Wildlife Management* 6:162-164.

- Yamashita, C. y M.P. Valle. 1990. Sobre ninhais de aves do Pantanal do Municipio Poconé, Mato Grosso, Brasil. *Vida Silvestre Neotropical* 2(2):59-63.
- Yerena O., E. 1994. Corredores ecológicos en los Andes de Venezuela. *Parques Nacionales y Conservación Ambiental*. Fundación Polar e INPARQUES, Caracas 4:1-87, mapa.
- Yoakum, J., W.P. Dassmann, H.R. Sanderson, C.M. Nixon y H.S. Crawford. 1980. Habitat improvement techniques. 329-403, en S.D. Schemnitz, ed. *Wildlife management techniques manual*. 4. edición. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- Zippin, C. 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal populations. *Biometrics* 12:163-189.
- Zippin, C. 1958. The removal method of population estimation. *Journal of Wildlife Management* 22:82-90.
- Zullinger, E.M., R.E. Ricklefs, K.H. Redford y G.M. Maze. 1984. Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves. *Journal of Mammalogy* 65:607-636.

# Índice

## A

Abundancia, concepto 73  
 Abundancia inicial. Véase manejo experimental 159  
 Acuerdo de Cartagena 51  
 Administración de fauna 64  
   administración sentido estricto 64  
   desarrollo institucional 66  
   educación y extensión 64, 218, 227  
   financiamiento 67  
   guardería 66  
   investigación aplicada 65  
   promoción de participación ciudadana 64  
   regionalización 67  
   servicio de fauna 64  
 Agroecosistema 22, 51  
 Agua 10, 178, 186, 202  
 Aguadas 204  
   área de influencia 204, 212  
   distribución espacial 204  
   necesidades de la fauna 204  
   permanencia en tiempo 204  
 Alimento 178, 186  
   análisis próximo 178  
     agua 178  
     ceniza 179  
     extracto etéreo 178  
     extracto libre de nitrógeno 179  
     fibra cruda 179  
     proteína cruda 178  
   calidad 178, 199  
   digestibilidad 179, 182  
   disponibilidad 179  
   palatabilidad 178, 179  
   subutilización 183  
   valor calórico 178  
 Alimento, definición 178  
 América tropical, definición 15  
 Animales experimentales 50  
 Anticoagulantes. Véase control químico 169  
 Aporte alimentario por especie 40  
 Aporte nutricional de fauna 3, 31, 40, 52  
 Aptitud darwiniana 135, 207  
 Área de vivienda 131

  aplicaciones 134  
   círculos o elipses 133  
   cuadrículas 133  
   estimación 132  
   polígonos perimétricos 132  
 Área de vivienda, concepto 131  
 Área espacial de caza. Véase caza deportiva 56  
 Áreas protegidas 155, 164, 215  
   categorías de manejo 215  
   extensión en América Latina 216  
   parque nacional 215  
   sistemas nacionales 215  
 Arreglo espacial 74, 82  
   agregado 74, 88  
   aleatorio 74, 88  
   uniforme 74  
 Aves canoras y de ornato 50, 223  
   criaderos 223  
   exportación 50  
   mercado interno 50

## B

Barreras orográficas 16  
 Bioenergética de producción animal 171  
 Biología pesquera 137, 154, 157  
 Biotelemetría 124, 132  
   rastreo 124, 132  
   triangulación 132  
 Bosques secundarios 20, 46

## C

Cadenas de comercialización 19, 46  
 Cajas de nidificación. Véase manejo de hábitat 212  
 Calendario de capturas. Véase marcado y recaptura 88  
 Calendario de caza 36  
 Calor latente de evaporación 174  
 Cámara de fermentación 179, 182  
   postgástrica 182  
   pregástrica 182  
 Cámara respiratoria. Véase metabolismo 172  
 Capacidad de carga, concepto 112, 141  
 Capacitación 61, 67, 218  
 Captura de quelonios 40, 47, 55

- Captura por noche-trampas 79
- Captura y translocación. Véase vertebrados plaga 168
- Capturabilidad. Véase marcado y recaptura 86
- Catabolismo 183
- Causas de mortalidad 128
  - accidentes 130
  - caza 128
  - depredadores 129
  - inanición 129
  - intoxicación 130
  - parásitos y enfermedades 130
- Caza comercial de exportación. Véase CITES 50, 57
- Caza deportiva 3
- Cazador 1, 12
  - agricultor 2
  - colector 1, 2
  - pionero 2
  - por oficio. Véase comercial 39, 46
  - pueblerino 39
- Centro de actividad. Véase área de vivienda 131
- Chaku 1
- Change-in-rate*. Véase extracción selectiva 85
- CITES 46, 57, 61, 63, 228
- Clasificación de caza 35
  - comercial 2, 12, 35, 46, 57, 228
    - animales vivos 50
    - carne de monte 47
    - pieles y cueros 48
  - con fines científicos 35, 51
  - de control 35, 50
  - de subsistencia 35, 38, 230
    - campesinos 38
    - indígenas 38
  - deportiva 3, 12, 35, 36, 227
- Clasificación de vegetación, criterios 17
  - bioclimáticos 17
  - ecosistémicos 17
  - fisionómicos 17
  - florísticos 17
- Clima 16, 174, 187
  - árido 16
  - de sabana 16
  - húmedo 16
  - templado 16
  - tropical 16
- Cobertura 186, 194
  - comunidades vegetales 194
    - fenología 195
    - fisonomía 195
    - florística 195
  - estratos 196
    - arbóreos 196
    - arbustivo 196
    - herbáceo 196
  - muestreo 196
    - área basal 196
    - biomasa 196
    - cobertura 196
    - densidad 196
    - obstrucción visual horizontal 198
    - parcelas 196
    - punto cuadrante 197
    - transectos 196
    - significado para la fauna 194
- Compactación de suelos 22
- Competencia forrajera 220
- Comportamiento agonístico 225
- Compuestos secundarios 179
- Conductancia térmica 174
- Conocimiento tradicional. Véase manejo comunitario 230
- Conservación, definición 2, 11, 143
- Conservación *ex situ*. Véase cría en cautiverio 149
- Conservación *in situ*. Véase áreas protegidas 148
- Consumo de carne de monte 46
- Contaminación mercurial 23
- Conteo aéreo total 100
- Conteo de fotografías 100, 102
- Conteo nocturno 74, 78, 228
- Conteo total 103
  - barrido o arreo 104
  - de nidos 105
  - en hábitat específico 104
  - en rutas de vuelo 106
  - exterminio 105
  - mapeo de territorios 105
  - por bloques 104
- Continente-isla 15
- Control de caza 10, 61, 66, 220
- Control de depredadores 35, 51, 168
- Control químico 168
- Convenio sobre diversidad biológica 51, 61, 63
- Cooperación 13, 60, 66
  - ciudadana 13, 64, 210, 217
  - interinstitucional 13, 61
  - internacional 11, 13, 62
- Corredores 19, 145, 148, 191, 217
- Cosecha continua. Véase tasa instantánea 151, 153
- Cosecha óptima 154
- Cosecha por unidad de área 40
- Cosecha selectiva 160, 227
  - de grupos sociales 162
  - por sexo 161, 231
  - por talla o edad 160
- Cosecha sostenible 5, 149, 228
  - administración 163
  - áreas protegidas 164



- cuotas 46, 164
  - duración de temporada 164
  - licencias de caza 36, 163
  - límites de piezas 36, 164
  - métodos de caza 165
  - porte de armas 165
  - tipo de animal 165
  - base conceptual 151
    - compensación parcial 153, 158
    - compensación total 152
    - control espacial 155
    - mortalidad aditiva 152, 158
  - de alta intensidad 154
  - de baja intensidad 154
  - máxima 154
  - programación 156
    - manejo experimental 10, 159
    - regla de escape fijos 158
    - regulación de esfuerzos 157
    - relación beneficio/costo 157
    - tasa fija de cosecha 158
  - Cosecha sostenible, definición 151
  - Costo de mantenimiento 172
    - actividad 174
    - metabolismo basal 172
    - termorregulación 173
  - Coto de caza. Véase caza deportiva 2, 56
  - Crecimiento poblacional 110, 111, 138
    - modelo exponencial 112
    - modelo logístico 112, 141
      - capacidad de carga 112, 140
      - premisas 113
      - punto de inflexión 112
  - Criaderos 149, 221
    - aves 223
    - mamíferos 223
      - capibara 224
      - paca 224
      - primates 224
    - reptiles 221
      - caimanes 222
      - iguanas 223
      - tortugas 222
  - Criterios de edad 115
    - absoluta 116
    - dentición 117
    - líneas de crecimiento 118
    - osificación de suturas 116
    - peso de cristalino 117
    - peso y talla 117
    - relativa 116
  - Cuantificación de daños 166
  - Cuota conservadora 158
  - Curva de crecimiento 175
- ## D
- Deme 73
  - Densidad cruda 90
  - Densidad de escape. Véase regla de escapes fijos 158
  - Densidad ecológica 90
  - Densidad poblacional, definición 74
  - Densodependiente 140, 153
  - Densoindependiente 139, 152
  - Derecho romano 1
  - Derechos de los indígenas 11
  - Desarrollo sostenible, definición 8, 11
  - Diagrama de perfil. Véase cobertura 198
  - Digestibilidad 182
    - aparente 182
    - real 182
  - Dimorfismo sexual 160, 162
  - Dinámica fluvial 26
  - Dinámica poblacional 109
    - concepto 109
    - estacional 110
    - largo plazo 110
  - Diseño muestral 77, 88
    - forma y tamaño de muestras 90
    - número de muestras 90
    - ubicación espacial 88
      - aleatorio 88
      - estratificado 89
      - sistemático 89
  - Dispersión 113, 135
    - ambiental 135
    - cruda 135
    - efecto colonizador 137
    - efecto poblacional 136
      - emigración 136
      - inmigración 136
    - en metapoblaciones 136
    - innata 135
  - DISTANCE. Véase transectos de línea 91, 99
  - Distancias perpendiculares  $x$  98, 99
  - Distancias radiales  $r$  91, 98
  - Distribución justa de beneficios 8
  - Domesticación 1, 149, 223
  - Dormidero 106
- ## E
- Ecología energética 138, 171
  - Ecosistema 7
  - Ectotermo 172, 173
  - Efecto de borde 20, 192
  - Efecto sinérgico 155, 203

- Eficiencia de producción 183  
 Egagrópila 180  
 Ejemplos de uso consuntivo 226  
   comercial 228  
     caimán 228  
     capibara 228  
     *Tupinambis* 230  
   deportivo 227  
     patos silbadores 227  
     venado cola blanca 227  
   manejo comunitario 57, 230  
 Encuesta 37, 39, 88  
 Endotermo 172  
 Ensayo-error-reajuste 157  
 Entrevista 37, 39  
 Enzootia. Véase vertebrados plaga 167  
 Epizootias. Véase causas de mortalidad 130  
 Equivalente ecológico 25  
 Erosión 22, 205  
 Escala espacial de manejo 8  
   macro 8, 68  
   micro 8, 69  
 Espacio como recurso 188  
 Especies endémicas 12, 25, 27  
 Especies migratorias 9, 12, 106, 134  
 Esquila 162, 221  
 Estandarizar metodología 77  
 Estimación de mortalidad 123  
   estructura etaria 125  
   marcado y recaptura 124  
   métodos directos 123  
   tasa de sobrevivencia 123  
   tasas de cambio 124  
 Estimación incompleta del tamaño poblacional 82  
   animales marcados 82  
   conteo repetido 82  
   conteo simultáneo 82  
 Estimador de Petersen. Véase marcado y recaptura 85  
 Estimador poblacional 74  
   eficiencia 75  
   exactitud 75  
   precisión 74  
   robusto 75  
   sesgo 74, 75, 86, 103, 106  
 Estimadores basados en proporciones 83  
   extracción no selectiva 84  
   extracción selectiva 84  
   marcado y recaptura múltiple 87  
   marcado y recaptura simple 85  
 Estrategia mundial de conservación 11  
 Estrategias reproductivas 119  
   selección K 29, 119  
   selección r 119  
 Estructura estable de edades 111, 126, 163  
 Estructura poblacional 113  
   etaria 115, 160  
   muestreo 113  
   por sexo 114  
 Estudio de alimentación 179  
   análisis de contenido gástrico 180  
   en confinamiento 180  
   microhistológico 180  
   observaciones de campo 179  
 Evaluación de hábitat 204  
   calidad 207  
   condición 204  
   por factores 208  
   selección 206  
   tendencia 205  
   utilización 205  
   valor 207  
 Evolución de la fauna neotropical 23  
   Cenohorofauna Sudamericana 23  
   Neohorofauna Neotropical 24  
   Paleohorofauna Suramericana 23  
   Protohorofauna Gondwánica 23  
 Excedente poblacional. Véase compensación total 152  
 Exclusiones 180, 205  
 Exportación legal de fauna 50  
 Extensión pleistocénica 24  
 Externalidad 4  
 Extinción 144  
   a nivel de país 144  
   causas 144  
     especies exóticas 144  
     pérdida de hábitat 144  
     presión de caza 144  
   ecológica 144  
   local 144  
   pleistocénica 1, 24  
   total 144
- ## F
- Familia endémica 25  
 Fauna neotropical 12, 23  
 Fauna silvestre, concepto 2  
 Fauna silvícola 12, 20, 29  
 Flujo de energía 139, 171  
   asimilada 172  
   consumida 172  
   digerida 171  
   disponible 171  
   metabolizada 172  
   producción neta 172  
   crecimiento 172

reproducción 172  
 producida 172  
 Fragmentación de vegetación 20  
 Frecuencia anual de gestación 121  
 Frugívoro 200  
 arborícola 200  
 acuático 200  
 terrestre 200  
 Frutas 200  
 estimación de disponibilidad 200  
 importancia para la fauna tropical 200  
 variación temporal 200, 201  
 Función alométrica. Véase metabolismo 173  
 Función de detección  $g(x)$  96  
 Función probabilística de densidad  $f(x)$  99

## G

Ganadería 18, 22, 167, 212  
 Glaciaciones 15  
 Grado de amenanza 146  
 categorías de UICN 146  
 criterios 146  
 Gremio 73, 181  
 Grupos reproductivos. Véase zoocriaderos 224, 225  
 Guardafauna 66

## H

Hábitat 5, 10, 185  
 análisis 185  
 componentes claves 186  
 agua 186  
 alimento 186  
 cobertura 186  
 espacio 186  
 continuidad 191  
 diversidad 192  
 efectivo 185  
 entremezcla 192  
 evaluación 186  
 extensión 187, 191  
 factores 185  
 bióticos 185  
 fisicoquímicos 185  
 mosaico 18  
 potencial 185  
 yuxtaposición 193  
 Hábitat, concepto 185  
 Heterogeneidad espacial 188  
 grano fino 188  
 grano grueso 188  
 Humedales 18, 203, 213  
 como hábitat 203

contaminación 203  
 drenaje 203  
 sedimentación 203  
 Humedales, definición 203

## I

Impacto de caza 53  
 comercial 53  
 deportiva 53  
 subsistencia 53  
 Indicadores de condición 176  
 fracción de grasa 176  
 perirenal 176  
 subcutánea 176  
 talla/peso 176  
 valor calórico 176  
 Índice de Lincoln. Véase marcado y recaptura 85  
 Índice patos/día/cazador 79  
 Índices auditivos 79, 91  
 Índices de abundancia relativa 76  
 basados en distancia 77  
 indirectos 80  
 por esfuerzo de captura 79  
 relativos al tiempo 78  
 utilidad 77  
 validación 81  
 Índices de idoneidad de hábitat 207  
 Individuos dominantes. Véase cosecha selectiva 162  
 Insectos. Véase alimento 201  
 Intercambio de calor 173  
 conducción 173  
 convección 173  
 evaporación 174  
 radiación 173  
 Interglacial 15  
 Inversión reproductiva 119, 177  
 cuidado de la prole 177  
 del macho 177  
 gestación 177  
 huevos 177  
 lactación 177  
 Investigación 9, 65  
 Iterópara 109

## L

Latifundios 34  
 Legislación ambiental 62  
 código, ley orgánica 62  
 consitución 62  
 decreto 63  
 ley ordinaria 63  
 resolución 63

Levante de crías 222, 223  
 Libro rojo. Véase grado de amenaza 146

## M

Manejo activo 7  
 aumentar 7  
 estabilizar 7  
 reducir 7  
 Manejo adaptativo 157  
 Manejo de agua 212  
 intencional 212  
 ejecución de obras 213  
 evaluación de necesidades 212  
 planificación de distribución 213  
 no intencional 212  
 abrevaderos del ganado 212  
 obras hidráulicas 22, 212  
 Manejo de carga animal 22  
 Manejo de fauna silvestre, definición 5  
 Manejo de hábitat 5, 10, 186, 208  
 alternativas 209  
 conservación 209, 211  
 mejoramiento 10, 209  
 normas de uso múltiple 209  
 prioridades 214  
 relación beneficio/costo 210  
 respuestas de la fauna 210  
 de bosque y campo 210  
 de cultivos 210  
 de tierras vírgenes 210  
 migratoria 210  
 sucesión 211  
 pastoreo 211  
 quema 211  
 siembra 212  
 Manejo de humedales 213  
 control de la cuenca circundante 213  
 control de usos de la tierra 213  
 Convención Ramsar 63, 213  
 regulación del lámina de agua 213  
 Manejo experimental 9, 159  
 Manejo pasivo 6  
 Mascota 12, 36, 50  
 Matemática actuarial. Véase tablas de vida 125  
 Materiales cartográficos 189  
 fotografías aéreas 189  
 blanco y negro 189  
 escala 189  
 infarrojo 189  
 interpretación 189  
 imagen de radar 191  
 imagen de satélite 190

mapas 189  
 Sistemas de Información Geográfica 191  
 Medidas de protección 2, 147  
 actualización de políticas 147  
 áreas protegidas 148  
 cría en cautiverio 149  
 legales 147  
 rescate de poblaciones silvestres 148  
 Meta. Véase objetivo 6  
 Metapoblación 73, 145  
 Método de Eberhardt. Véase transectos de línea 98  
 Método de Hayne. Véase transectos de línea 98  
 Método de Leslie. Véase extracción no selectiva 84  
 Método de punto cuadrante. Véase cobertura 197  
 Método de Schnabel. Véase marcado y recaptura 87  
 Método Jolly-Seber. Véase marcado y recaptura 88  
 Métodos de estimación poblacional 75  
 criterios de selección 75  
 premisas 75  
 Migración 134  
 altitudinal 134  
 estacional 134  
 latitudinal 134  
 Minifundio 34  
 Modelo fuente-sumidero 155  
 Modelos de simulación 154, 159  
 Mortalidad 10, 122  
 aditiva 122  
 compensatoria 122  
 crónica 123, 129  
 densodependiente 122, 130  
 densoindependiente 122  
 natural 123  
 por caza 123, 128  
 traumática 123, 128, 130  
 Movilidad 131  
 Muestreo aéreo 100  
 bandas 101, 102  
 bloques 101  
 cuadrados 101  
 intensidad 101  
 sesgo 103  
 Muestreo de densidad poblacional 88  
 parcelas circulares 91  
 transectos de banda 91  
 transectos de línea 95  
 Muestreo de montículos fecales 80

## N

Natalidad 10, 119  
 estimación 120  
 tasa cruda 120

- tasa específica 120  
 tasa instantánea 120  
 variación 121
- Necropsia. Véase causas de mortalidad 130
- Nicho ecológico 4, 181
- Nidos nodriza. Véase conservación 220
- Nitrógeno endógeno fecal. Véase digestibilidad 182
- O**
- Objetivo humano 5, 6, 11
- Objetivos 7, 9, 68, 75  
 específicos 7  
 formulación 6  
 generales 6  
 ponderación en 6  
 potenciales 6
- Optimización 8, 10, 183
- Ordenamiento territorial 11, 186
- P**
- Parábola densidad-productividad 140
- Paradigma de las poblaciones pequeñas 145  
 deriva genética 145  
 homocigosis 145  
 inestabilidad demográfica 145
- Paradigma de reducción poblacional 145  
 causas 145  
 mitigación 145
- Parámetro poblacional 74
- Parámetros reproductivos 120  
 fracción de hembras reproductivas 121  
 frecuencia de reproducción 121  
 tamaño de camada 120
- Participación ciudadana 11, 60, 230
- Pasto 199  
 estrato herbáceo 199  
 pisoteo 199  
 producción primaria neta 199  
 variación de calidad 199
- Pastoralismo 1
- Período crítico. Véase mortalidad 128, 129, 199
- Período de lluvias 18, 204
- Perros realengos. Véase vertebrados plaga 167
- Perturbación intermedia 26, 203, 209
- Peso metabólico. Véase metabolismo basal 173
- Pirámide de edad. Véase estructura etaria 113
- Plan de manejo 69  
 análisis económico 71  
 diagnóstico 70  
 estructura 70  
 importancia 70  
 objetivos 70  
 plan de trabajo 71  
 seguimiento y reajuste 72
- Plan de manejo de áreas 72
- Plan de manejo, definición 70
- Planes de desarrollo rural 230
- Planificación 9, 68  
 nivel macro 68  
 asignación de prioridades 69  
 estrategias y programas 69  
 evaluación de la unidad 68  
 seguimiento y evaluación 9, 69  
 selección de objetivos 69
- Pleniglacial 15
- Población 73  
 abierta 74  
 cerrada 74  
 nomada 131  
 sedentaria 131
- Población humana 32  
 densidad de la población rural 32  
 densidad demográfica 32  
 estructura etaria 33  
 tasa de crecimiento anual 33
- Población mendeliana 73
- Población mínima viable 20, 145
- Política de fauna 12, 59  
 aprovechamiento sostenible 60  
 áreas naturales protegidas 59  
 base legal 59  
 cría en cautiverio 60  
 preservación de diversidad biológica 59  
 tratados internacionales 61  
 valoración 60
- Precintos de seguridad. Véase caza comercial 230
- Premisas 77, 86, 92, 96
- Principio de precaución, definición 7
- Producción, definición 137
- Producción poblacional 138  
 por crecimiento 138  
 por reproducción 138
- Productividad, definición 137
- Programa Biológico Internacional 171
- Proteccionismo 2
- Provisión de aguadas 22, 210, 212
- Q**
- Quemas de vegetación 22, 211
- R**
- Ramoneo 200
- Reclutamiento, concepto 137, 151
- Recolección de huevos 36

Recurso, definición 3, 185  
 Recurso escénico 4  
 Recurso fauna. Véase valoración 3  
 Recursos naturales renovables 3, 7  
 Refugios pleistocénicos 26  
 Región Neotropical 15, 26  
   Subregión Amazónica 28  
   Subregión Andino-Patagónica 28  
   Subregión Antillana 26  
   Subregión Mesoamericana 27  
 Región Neotropical, definición 15  
 Regresión. Véase sucesión 195  
 Rescate de poblaciones naturales 148, 217  
   aves 219  
   mamíferos 220  
     vicuña 220  
   reptiles 217  
     cocodrilos 219  
     tortugas fluviales 217  
   tortugas marinas 218  
 Ríos 202  
   aguas blancas 202  
   aguas claras 202  
   aguas negras 202  
   cambios de caudal 202  
     bajada 202  
     creciente 202  
     efectos sobre la fauna 202  
 Riqueza de especies 25  
   por países 26  
   según latitud 26  
 Rotación de territorios de caza 55, 155

## S

Salinización 23  
 Sedentarismo 1  
 Sedimentación 22, 23, 203  
 Seguimiento de sostenibilidad 162  
   abundancia 163  
   estructura etaria 163  
   relación producción-utilización 163  
 Selección natural 175  
 Selectividad alimentaria 181  
   especialista 181  
   generalista 181  
   oportunista 181  
 Semillas. Véase alimento 201  
 Series de Fourier. Véase transectos de línea 99  
*Sex-age-kill*. Véase extracción selectiva 85  
 Sistema feudal 1  
 Sobreexplotación 10, 162  
 Sobrepastoreo 144, 205

Sociobiología. Véase cosecha selectiva 161  
 Sostenibilidad ecológica, definición 7  
 Sostenibilidad económica 7  
 Sucesión 194, 211  
   climax 194  
   etapas serales 195  
   primaria 194  
   secundaria 194  
 Suplementación alimentaria. Véase manejo de hábitat 210

## T

Tabla de fecundidad 127  
 Tabla de mortalidad 125  
 Tabla de vida 125  
   construcción 126  
   horizontal 125  
   utilización 127  
   vertical 125  
     edad de morir 126  
     estructura etaria 127  
 Tamaño de población efectiva 146  
 Tamaño poblacional, definición 74  
 Tasa de colonización. Véase metapoblación 136  
 Tasa de cosecha  
   aislada 153  
   instantánea 153  
 Tasa de cosecha por especie 40  
 Tasa de crecimiento poblacional 110  
   finita 110  
   instantánea 111  
   intrínseca o máxima 111  
 Tasa de defecación diaria 81  
 Tasa de deforestación, definición 20, 21  
 Tasa de desaparición. Véase mortalidad 123  
 Tasa de digestión 182  
 Tasa de extinción. Véase metapoblación 136  
 Tasa de fecundidad 113, 120  
 Tasa de mortalidad 122  
   cruda 122  
   específica 122  
   finita 123  
   instantánea 123  
 Tasa de reclutamiento 137  
 Tasa de supervivencia 113, 123, 125  
 Tasa metabólica estándar 172  
 Tasa neta de reemplazo. Véase tablas de vida 127  
 Técnica de aproximaciones sucesivas 157, 159  
 Técnicas de caza 36  
   batida con perros 38  
   con trampas 36  
   de espera 36  
   de excursión 36  
   nocturna con linterna 36

Temporada de caza 12, 150, 164  
 Tendencias macroeconómicas 34  
   dependencia tecnológica 34  
   distribución de bienes e ingresos. Véase latifundi 34  
   endeudamiento externo 34  
   inestabilidad económica y social 34  
   producto territorial bruto 34  
 Tenencia de la tierra 1, 34, 188  
 Tenería 53  
 Teorema de valor marginal 181  
 Teoría de biogeografía de islas 145  
 Teoría de consumidor óptimo 160, 171, 181  
 Teoría de selección de hábitat 206  
   distribución despótica ideal 207  
   distribución libre ideal 206  
 Termoneutralidad. Véase metabolismo basal 172  
 Territorio 132, 162, 207  
 Tiempo generacional. Véase tablas de vida 127  
 Tipo de hábitat, identificación 11, 185, 190, 206, 207  
 Trampa de caída 79  
 Transecto  
   de banda 91, 92, 102  
   de línea 91, 95  
   unidimensional 91  
 Transgresiones marinas 15  
 Transplante de nidos 217  
 Tratado de Cooperación Amazónica 61  
 Triángulo fauna-hábitat-gente 5, 6, 9  
 Turismo de naturaleza 3

## U

Unidad de manejo 186  
   caracterización 186  
   definición 186  
 Uso múltiple de la tierra 8  
 Usos consuntivos 3  
 Usos de la tierra 12, 34, 188, 210  
   acuicultura 23  
   agropecuarios 21  
     agricultura migratoria 22  
     con sistemas de riego 22  
     cultivos perennes 22  
     monocultivos herbáceos 22  
     pastizales 22  
   desarrollo urbano 23  
   drenaje de humedales 23  
   embalses 22  
   forestales 19  
     deforestación 19, 20  
     extracción de madera 19  
     plantaciones forestales 20, 212  
     productos forestales no madereros 19

minería 23  
   industria petrolera 23  
   oro aluvial 23  
   pesca y recreación náutica 23  
   turismo 23  
 Usos no consuntivos 3, 51, 53, 155  
   campamentos ecológicos 52  
   definición 51  
   turismo de naturaleza 51, 55  
 Usuario de fauna silvestre 35

## V

Valoración 3, 4, 13, 60  
 Valores da fauna silvestre 3  
   científico 4  
   cinegético 3  
   comercial 3  
   costo de prevención 4  
   costo de restitución 4  
   de existencia 4  
   de mercado 3  
   de opción 4  
   directo no comercial 4  
   ecológico 4  
   educativo 4  
   indirecto no comercial 4  
   intrínseco 3  
   por consumo directo 3  
   recreacional 4, 35  
   social 13  
   tangible o económico 3, 46, 53, 150  
 Variabilidad genética 145  
 Veda total 2, 7, 56  
 Vegetación de América Latina 17  
   biomas áridos 18  
   bosques 17, 198  
     de coníferas 19  
     de montaña 18  
     húmedos deciduos 18  
     húmedos tropicales 18  
     secos 18  
     templados 19  
   humedales 18  
     igapó 19, 203  
     lagunas marinocosteras 19  
     manglares 19, 203  
     sabanas inundables 19  
     várzea 19, 203  
   páramo y puna 18  
   sabanas 18, 199  
 Velocidad de paso. Véase digestión 180  
 Venenos agudas. Véase control químico 169

Vertebrados plaga 166  
  agropecuarios 51, 166  
  control 51, 167  
    barreras y repelentes 168  
    biológico 169  
    caza y captura 168  
    costo 167  
    integrado 169  
    manipulación de hábitat 168  
    químico 168  
  depredadores 22, 51, 167  
  sanitarias 51, 167  
Vertebrados plaga, concepto 165  
Viabilidad a largo plazo 7, 145  
Vientos alisios 16

## Z

Zooarqueología 1  
Zoocriadero 6, 221  
  abierto 221  
  cerrado 221  
  conservacionista 226  
  intensivos 221  
  semi-intensivo 221, 225  
  viabilidad 225  
    biológica 225  
    económico 226  
Zootecnia 6, 180