UNAP

Facultad de Ciencias Forestales

ESCUELA DE FORMACIÓN PROFESIONAL DE INGENIERÍA EN ECOLOGÍA DE BOSQUES TROPICALES

TESIS

CONTRIBUCIÓN DE LA FRUCTIFICACIÓN EN MASA DE *Vouacapoua americana* Aubl. EN LA LIBERACIÓN DE BIOMASA SECA EN AMAZONÍA BAJA, AMAPÁ, BRASIL

Tesis para optar por el título de Ingeniero en Ecología de Bosques Tropicales

Autor:

VICTOR JUAN ULISES RODRIGUEZ CHUMA

Iquitos – Perú

2019

UNAP

Facultad de
Ciencias Forestales

ACTADE SUSTENTACIÓN

DE TESIS Nº 862

Los miembros del Jurado que suscriben, reunidos para evaluar la sustentación de tesis presentada por el bachiller **VICTOR JUAN ULISES RODRIGUEZ CHUMA,** titulada: **"CONTRIBUCIÓN DE LA FRUCTIFICACIÓN EN MASA DE *Vouacapoua americana Aubi*. EN LA LIBERACIÓN DE BIOMASA SECA EN AMAZONÍA BAJA AMAPÁ, BRASIL ",** formuladas las observaciones y analizadas las respuestas,

Lo declaramos: APROBADO

Con el calificativo de: MUY BUENO

En consecuencia queda en condición de ser calificado: APTO

Y, recibir el Título de Ingeniero en Ecología de Bosques Tropicales.

Iquitos, 04 de enero 2019

Ing. RODIL TELLO ESPINOZA, Dr.
Presidente

Ing. RICHER RIOS ZUMAETA, Dr.
Miembro

Ing. RONALD BURGA ALVARADO, Dr.
Miembro

Ing. JOSÉ DAVID URQUIZA MUÑOZ, M.Sc.
Asesor

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA AMAZONÍA PERUANA
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES
ESCUELA DE FORMACIÓN PROFESIONAL DE INGENIERÍA EN ECOLOGÍA DE BOSQUES TROPICALES

TESIS

CONTRIBUCIÓN DE LA FRUCTIFICACIÓN EN MASA DE *Vouacapoua americana* Aubl. EN LA LIBERACIÓN DE BIOMASA SECA EN AMAZONÍA BAJA, AMAPÁ, BRASIL"

(Aprobada el 4 de enero de 2019 según Acta de Sustentación N°862)

Ing. RODIL TELLO ESPINOZA Dr.
Presidente
Reg. CIP: N° 27840

Ing. RICHER RIOS ZUMAETA, Dr.
Miembro
Reg. CIP: N° 50411

Ing. RONDALD BURGA ALVARADO, Dr.
Miembro
Reg. CIP: N° 45725

Ing. JOSÉ DAVID URQUIZA MUÑOZ, MSc.
Asesor
Reg. CIP: N° 181468

DEDICATORIA

Dedicado este trabajo a la mujer que no sólo me dio la vida, sino que además me ha enseñado a caminar por ella con principios que valen más que toda mi educación formal, porque puedo tener todos los títulos que el mundo pueda ofrecer, pero ninguno vale más que aquella de poder llamarme a mí mismo hijo suyo.

Para ti, mamá.

Marlene Chuma.

También va para toda a mi familia,
pues aunque no tuvieron oportunidad
de acceso a la educación superior,
siempre me dieron el apoyo
para continuar estudiando

finalmente se lo dedico a mi segunda casa.

"Sou ruim
Para guardar capitais
Não consigo lembrar
a cidade
eu só sei
capital do Amapá
que é Saudades"
by Lucão

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Federal de Amapá (UNIFAP) y al Programa de Post Graduación en Biodiversidad Tropical (PPGBIO), por acogerme durante dos años y consolidar mi formación académica y científica.

Al Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados (LECoV) y a su coordinadora Fernanda Michalski, por proporcionarme los espacios y logística necesaria para el desarrollo de la presente investigación.

A la “Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior” - CAPES y la Organización de los Estados Americanos -OEA por la beca de maestría recibida y al “Conselho Nacional de desenvolvimento Científico e Tecnológico” - CNPq por el financiamiento del proyecto a través de mi orientador Darren Norris.

A los colegas y amigos hechos en LECoV: Omar Landázuri, Elis Perrone, Yuri Silva, Celeste Salinero, Karen Mustin, William Carvalho, Águeda Loureço, Isai de Castro y Érico Kauano, por los cafés y los largos debates tan llenos de conocimiento.

A los profesores, botánicos y colegas que me ayudaron de alguna u otra manera en esta travesía: Mayara Teles, Eduardo Campos, Marcelino Guedes, Flavia Costa, Patrick Cantuária, Tonny Medeiros, Antonio Magalhães, Carlos Villacorta, Caroline Vasconcelos, Ricardo Perdiz y en especial a Roni Lomba, por hacer de su casa, mi casa.

A mi familia en la Floresta Nacional do Amapá: Cledinaldo, Cremilson, Sr. Raimundão Márquez y Doña Vita. Muchísimas gracias. No hubiera conseguido colectar una sola muestra sin ustedes.

A Manuel Burga, Felipe López, Blanca Sandoval, Nandy Macedo, Andy Saavedra, Sharon van der Heijden y Guido Kraemer por creer en mí y ayudarme no sólo a soñar en grande, sino además cumplir esos sueños.

A todas las personas que apoyaron directa o indirectamente a la culminación de este trabajo, son innumerables. Mil disculpas si los obvio, pero es que le debo tanto a tantas personas maravillosas que estoy infinitamente agradecido con la vida por haberme cruzado en su camino, un día espero escribir un libro de agradecimientos para todos.

¡Muchísimas gracias!

CONTENIDO

Descripción		Pág.
CONTENIDO		**i**
LISTA DE TABLAS		**iv**
LISTA DE FIGURAS		**v**
LISTA DE ANEXOS		**vii**
RESUMEN		**viii**
I.	**INTRODUCCIÓN**	**1**
II.	**EL PROBLEMA**	**4**
2.1.	Descripción del problema	4
2.2.	Definición del problema	5
III.	**HIPÓTESIS**	**6**
3.1.	Hipótesis general	6
3.2.	Hipótesis alterna	6
3.3.	Hipótesis nula	6
IV.	**OBJETIVOS**	**7**
4.1.	Objetivo general	7
4.2.	Objetivos específicos	7
V.	**VARIABLES**	**8**
5.1.	Identificación de variables, indicadores e índices	8
5.2.	Operación de variables	9

Descripción		Pág.
VI.	**REVISIÓN DE LITERATURA**	**10**
6.1.	Composición florística de la Floresta Nacional do Amapá	10
6.2.	*Vouacapoua americana* Aubl.	11
6.3.	Modelamiento espacial	12
6.4.	Importancia de los frutos caídos	13
6.5.	Fructificación en masa	15
VII.	**MARCO CONCEPTUAL**	**18**
VIII.	**MATERIALES Y MÉTODOS**	**20**
8.1.	Lugar de ejecución	20
8.2.	Materiales y equipo	22
8.2.1.	Materiales de campo	22
8.2.2.	Materiales de laboratorio	22
8.2.3.	Materiales de gabinete	22
8.3.	Método	23
8.3.1.	Tipo y nivel de investigación	23
8.3.2.	Población y muestra	23
8.3.3.	Diseño estadístico	23
8.3.4.	Análisis estadístico y desarrollo de modelos	24
8.3.5.	Procedimiento	27
IX.	**RESULTADOS**	**36**

Descripción		Pág.
9.1.	Dominancia de la fructificación en masa de *V. americana*	36
9.2.	Patrones en meso escala de la fructicación en masa de frutos caídos.	37
9.3.	Predicciones espaciales	40
X.	**DISCUSIÓN**	**43**
10.1.	Dominancia de los frutos caídos de *V. americana*	43
10.2.	Prediciendo patrones de caída de frutos	45
XI.	**CONCLUSIONES**	**48**
XII.	**RECOMENDACIONES**	**49**
XIII.	**BIBLIOGRAFÍA**	**50**
ANEXOS		**66**

LISTA DE TABLAS

N°	Descripción	Pág.
1.	Relevancia ecológica de las variables predictivas y respuesta utilizadas.	8
2.	Estadística descriptiva de las variables predictivas utilizadas para los modelos.	35
3.	Resumen estadístico de la biomasa de frutos caídos y diversidad taxonómica de las 90 parcelas muestreadas en la FLONA de Amapá.	36
4.	Modelos *a priori* y fórmulas aplicadas para evaluar las múltiples hipótesis para cada respuesta.	39
5.	Evaluación multimodal de los registros de *V. americana* en las 90 parcelas de muestreo en la FLONA de Amapá. Resumen de los resultados de los GAM para cada modelo por cada respuesta.	40

LISTA DE FIGURAS

N°	Descripción	Pág.
1.	Localización del área de estudio. A) Estado de Amapá en Brasil. B) Ubicación de la FLONA de Amapá. C) Imagen DEM mostrando la altura en el sistema de trochas de la grilla de PPBio (Líneas blancas punteadas).	20
2.	Precipitación mensual colectada cerca (a 36 km) del área de estudio. Los datos de la estación están disponibles de la Agencia Nacional de Clima de Brasil (ID de la estación 8052000, ANA 2016).	21
3.	Criterio de inclusión del muestreo de frutos caídos. No contados/no colectados (A) *F. longifolia* fruto podrido; (B) *V. guianensis* fruto seco. Contado: (C) *D. odorata* parcialmente comido y fresco contado, pero no colectado; (D) *M. huberi* frutos frescos contadas y colectadas y para pesaje; (E) *H. brasiliensis* contada y removida para evitar muestreo repetitivo; (F) *V. americana* germinando, contada y removida.	30
4.	Procedimientos. A) Colecta de frutos en el suelo. B) Verificación del fructificación en copa, C) Segregación y codificación, D) Secado en estufa, E) Pesaje y E) Identificación botánica.	31
5.	Distribución de las especies rankeadas por el peso seco de la biomasa colectada en las 90 parcelas de muestreo en la Floresta Nacional de Amapá. El tamaño de las esferas es proporcional al número de parcelas donde cada especie fue muestreada.	37

N°	Descripción	Pág.
6.	Patrones espaciales en *V. americana.* A) Biomasa seca de frutos (kg ha $^{-1}$) registrada en las 90 parcelas de muestreo. El área de las esferas azules es proporcional a la biomasa y las cruces muestran las parcelas sin frutos. Variogramas muestran el patrón de la auto correlación espacial para biomasa (B) y ocurrencia (C) en las 90 parcelas.	38
7.	Interpolación de la caída de frutos de *V. americana*. Biomasa interpolada en la gruilla de evaluación de la Floresta Nacional do Amapá a 250 m de resolución espacial. Las esferas amarillas con las cruces muestran la ubicación de las parcelas sin frutos.	42

LISTA DE ANEXOS

N°	Descripción	Pág.
1.	Biomasa, abundancia y frecuencia de las especies de los frutos caídos encontrados en mayo y junio en la Floresta Nacional do Amapá. Abundancia definida como el número total de conteo. Frecuencia definida como el número de parcelas donde la especie fue encontrada.	66
2.	Variables ambientales y variables respuesta por parcelas. El área fue calculada en hectáreas con la longitud de la parcela	69
3	Raster de 92-m de resolución espacial de las variables predictivas utilizados para obtener los valores medios de cada parcela.	74
4.	(A) Distribución de la biomasa seca de frutos caídos por tipo de parcela y tipo, por mes y por cuenca. (B) Distribución espacial de las variables respuesta.	75

RESUMEN

La fructificación en masa provee una transferencia intermitente e irregular de biomasa y nutrientes entre los estratos del bosque. Aquí describimos, explicamos y predecimos los patrones de fructificación en masa de *Vouacapoua americana* en la “Floresta Nacional do Amapá”. Fueron colectados frutos caídos en 90 parcelas (total de 4.42 ha) distribuidos en 25 Km^2 de bosque primario. Para testar la hipótesis alternativa fue utilizada la inferencia multimodal para explicar la importancia relativa del espacio, topografía, hidrografía y cobertura de la vegetación sobre la ocurrencia y producción de frutos. Fueron contados un total de 21,812 frutos, distribuidos en 86 especies, 51 géneros y 28 familias. La producción total de biomasa fue de 44.84 Kg $ha^{-1}mes^{-1}$ (± 45.13 DE); 44.55 (±27.31 DE) especies fructificando ha-1 y un índice de Shannon promedio de 0.84 (±0.5 DE). *V. americana* dominó en abundancia y biomasa de frutos (43% y 64%, respectivamente). La interpolación espacial explícita mostró que *V. americana* puede estar presente en el 84.7% (21.1 Km^2) del área de estudio. El total de biomasa seca de frutos caídos fue estimado en 114 Mg en 25 km^2. La biomasa total producida por *V. americana* representa entre el 0.01 y 0.02% del total de la biomasa encima del suelo. Sin embargo, un entendimiento más detallado de la contribución para el flujo de carbono a nivel de especies es necesario para mejorar el poder predictivo de los modelos y entender el impacto de los cambios en la composición causados por el hombre y el cambio climático.

Palabras claves: Amapá, biomasa seca, Guyana, fructificación en masa, frutos caídos.

I. INTRODUCCIÓN

La caída de frutos es un componente altamente dinámico de los ecosistemas forestales tropicales, que aún carece de una cuantificación robusta de cuán representativa es en relación con el total de la biomasa de los bosques. Las diferencias espaciales, temporales y de producción dentro y entre las especies de este componente son críticos en la formación de la estructura de la biodiversidad de los bosques y sus servicios ecosistémicos (Janzen 1970; Gibson y Wheelwright 1995; Bascompte y Jordano 2007; Diaz-Martin *et al.* 2014). A pesar de su importancia, estos patrones de fructificación y producción son unos de los componentes fundamentales de debajo del dosel que aún no han sido adecuadamente explicadas o predichas.

Aunque patrones en la producción total de frutos han sido relativamente bien estudiadas en varias localidades como Cocha Cashu (Diaz-Martin*, et al.* 2014) y Barro Colorado (Muller-Landau *et al.* 2008), sólo existen algunos datos de frutos caídos a lo largo de la cuenca amazónica.

Así, la biomasa de frutos caídos también es parte del ciclo de la biomasa de carbono que es pobremente estudiada en el nivel de distribución espacial. La caída de frutos contribuye al ciclo de carbono como parte fundamental de la dinámica forestal y servicios ecosistémicos. Identificar los factores que influencian los patrones de caída de frutos en una mesoescala es necesario para definir los hábitats de los vertebrados e invertebrados que utilizan estos recursos.

Debido a las relaciones existentes entre plantas y dispersores de semillas, es esencial mantener la estructura del bosque y la disponibilidad de frutos ya que facilitan el proceso de regeneración natural (Diaz-Martin*, et al.* 2014). En ese sentido la caída de frutos y semillas proporciona una herramienta poderosa para estimar rápidamente la actividad de los frugívoros terrestres e identificar amenazas a la regeneración de los bosques (Boissier *et al.* 2014; Diaz-Martin*, et al.* 2014).

Este estudio de modelamiento brinda información de los factores ambientales que explican y predicen los patrones de producción de biomasa de frutos caídos y permite generar nuevas revelaciones sobre el rol de las especies que presentan fructificación en masa y el ciclo de nutrientes en un ecosistema de bosque amazónico bajo.

Por esto, este estudio será útil como modelo para describir los patrones espaciales de la producción de biomasa seca de frutos caídos y determinar la importancia de los factores ambientales que la afectan. La información producida puede tener diversas aplicaciones, como el monitoreo rápido de la estructura y riqueza de los ecosistemas. Por lo tanto, estos resultados tendrán impactos significativos para la gestión y conservación de los recursos naturales de los bosques tropicales.

Así, el objetivo de este estudio fue describir y explicar la variación de la ocurrencia y biomasa seca de frutos caídos de un evento de fructicación en masa de *Vouacapoua americana* Aubl., utilizando como variables explicativas el espacio,

topografía, hidrografía, cobertura de la vegetación para determinar la importancia de este componente en la ecuación global del ciclo del carbono.

II. EL PROBLEMA

2.1. Descripción del problema

La fructificación es un proceso fundamental en el mantenimiento de la estructura, funcionamiento y regeneración natural de los bosques tropicales (Howe y Smallwood 1982; Howe 1986; Jordano 1992). Tiene una relevancia mayor en los trópicos debido a la diversidad de especies y alta productividad que, según Jordano (1992) varía entre 180 y 1000 kg ha^{-1} de biomasa seca de frutos por año.

Casi el 95 % de las especies de plantas en el trópico producen frutos dispersados por animales (Howe y Smallwood 1982). La pulpa de los frutos es aprovechada como alimento por mamíferos (Barlow y Peres 2006), aves (Blake *et al.* 1990), reptiles (Castro y Galetti 2004) e insectos (Henderson *et al.* 2000), que representan los principales agentes dispersores y predadores de semillas (Castro *et al.* 2007).

Sin embargo, esta alta productividad de frutos presenta patrones fenológicos fluctuantes en el tiempo y el espacio (Genini *et al.* 2009). Esta variación influencia directamente a los consumidores, que deben moverse entre diferentes ambientes durante la época de escases de frutos (Castro*, et al.* 2007; Caillaud *et al.* 2010).

Considerando que la estructura del bosque es en parte determinado por la fructificación y dispersión de semillas (Boissier*, et al.* 2014), lo que promueve

la presencia de otras especies que utilizan estos recursos como nichos (Diaz-Martin*, et al.* 2014). El monitoreo de la producción de frutos resulta costoso a escalas relevantes en el campo. Sin embargo, la adquisición de información primaria de calidad es necesaria para caracterizar y confirmar patrones en la naturaleza, así como para realizar nuevos aportes al conocimiento.

En estudios de ecología en los bosques tropicales es frecuente la colecta de información incompleta por diversos imprevistos. Dependiendo de los objetivos del estudio, estos datos incompletos son descartados o requieren más trabajo de campo para ser complementados y utilizados en análisis posteriores. Por ello el uso de modelos y medidas adquiridas por sensores remotos son una alternativa complementaria para los estudios y muestreos de campo con resultados y aplicaciones alentadores.

2.2. Definición del problema

¿Se puede describir, explicar y predecir los patrones de fructificación en masa *Vouacapoua americana*. en términos de ocurrencia y biomasa seca de frutos caídos, a partir de la evaluación consecutiva de parcelas permanentes de muestreo y utilizando variables ambientales adquiridas por señores remotos como espacio, topografía, hidrografía y cobertura vegetal?

III. HIPÓTESIS

3.1. Hipótesis general

Existen patrones en el episodio de fructificación en masa de *Vouacapoua americana* Aubl. del año 2016 en la “Floresta Nacional do Amapá” que pueden ser descritos y proyectados a partir de la evaluación de la ocurrencia y biomasa seca de frutos caídos.

3.2. Hipótesis alterna

Los factores ambientales espacio, topografía, hidrografía y cobertura de la vegetación explican los patrones de la ocurrencia y producción de biomasa seca de frutos caídos del episodio de fructificación en masa de *Vouacapoua americana* Aubl. en la “Floresta Nacional do Amapá”.

3.3. Hipótesis nula

No existen patrones en el episodio de fructificación en masa de *Vouacapoua americana* Aubl. del año 2016 en la “Floresta Nacional do Amapá” que pueden ser descritos y proyectados a partir de la evaluación de la ocurrencia y biomasa seca de frutos caídos.

IV. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

- Describir y explicar la variación en la ocurrencia y biomasa seca de los frutos caídos del episodio de fructificación en masa de *Vouacapoua americana* Aubl. utilizando variables ambientales adquiridas por sensores remotos como son el espacio, topografía, hidrografía y cobertura de la vegetación en la Floresta Nacional do Amapá.

4.2. Objetivos específicos

- Cuantificar y explicar la variación en la ocurrencia y biomasa de los frutos caídos de *Vouacapoua americana.*

- Predecir patrones en 25km^2 utilizando las variables topografía, hidrografía, espacio y cobertura de la vegetación.

- Determinar la contribución de la producción de la biomasa seca de frutos caídos en relación a la producción total de biomasa viva encima del suelo.

V. VARIABLES

5.1. Identificación de variables, indicadores e índices

Tabla 1. Relevancia ecológica de las variables predictivas y respuesta utilizadas.

Modelo	Variable [a] (unidad)	Relevancia ecológica	Fuente [b]	Grilla [c]
Topografía	**Altitud** (m)	Proxy para condiciones edáficas que afectan la productividad.	SRTM	92
	Pendiente (%)	Proxy para condiciones edáficas	SRTM	92
	Aspecto (Grados)	Proxy para diferencias en exposición para vientos predominantes	SRTM	92
Hidrografía	**TWI** (ninguno)	Proxy para las condiciones hidrográficas que afectan la ocurrencia.	SRTM	92
	SWI (Ninguno)	Proxy para las condiciones hidrográficas que afectan la ocurrencia.	SRTM	92
	DND (m)	Proxy para las condiciones hidrográficas que afectan la ocurrencia. Obtenidas de la interacción HAND y HDND	SRTM	92
Cobertura de la vegetación	**AGLB (**$Mgha^{-1}$**)**	Producción en masa es influenciado por la disponibilidad de recursos, proxy para la productividad.	MODIS/LiDAR[d]	30
	EVI wet (-1 to 1)	Para representar cambios de la vegetación (dosel de árboles) y como proxy de el área foliar que la capacidad fotosintética. Las medias calculadas de valores durante los meses lluviosos (3 meses antes del muestreo), 3 meses antes de la época seca (setiembre a noviembre de 2015) y la diferencia entre loas medias de los valores	MODIS	250
	EVI dry (-1 to 1)		MODIS	250
	EVI diff (-1 to 1)		MODIS	250
Frutos	**Productividad** (Kg ha^{-1} mes)	Peso de biomasa seca de frutos caídos por hectárea por mes.	Este estudio	-
	Ocurrencia (N° frutos ha^{-1})	Número de frutos caídos por hectáreas.	Este estudio	-

[a] Acrónimos de las variables: TWI (Topographic wetness index – índice topográfico de humedad), SWI (SAGA wetness index- Idice de Saga de humedad), DND (Distance to Network Drainage – Distancia a la red de drenaje), HAND (Height above network drainage – distancia vertical al

drenaje más próximo), HDND (Horizontal distance to network drainage – Distancia horizontal al drenaje más próximo), AGLB (Above ground live biomass – Biomasa viva encima del suelo), EVI (Enhanced Vegetation Index – Índice de vegetación mejorada).

[b] Fuente de los datos de sensores remotos.

[c] Resolución espacial original en metros de la fuente del raster.

[d] Derivado de MODIS, imagen obtenida utilizando GLAS (Geoscience Laser Altimeter System) LiDAR, ver (Baccini *et al.* 2012) para detalles técnicos. EVI; (Camarero *et al.* 2010; Fernández-Martínez *et al.* 2015). Área con menos área foliar (menos verde) durante el período seco precedente podría haber incrementado la floración y así incrementado la producción en masa de frutos caídos en la época lluviosa.

5.2. Operación de variables

Los valores ocurrencia y biomasa seca de frutos caídos en la grilla de muestreo de la Floresta Nacional do Amapá (FLONA) fueron expresados en N ha^{-1} y Kg ha^{-1} mes^{-1} respectivamente. Estos valores fueron explicados mediante las variables ambientales de espacio, topografía, hidrografía y cobertura de la vegetación y un modelo conjunto a través del uso de Modelos Aditivos generalizados (GAM por sus siglas en inglés) y posteriormente interpolados en 25 km^2 para calcular la importancia relativa de la producción con respecto a la biomasa viva encima del suelo.

VI. REVISIÓN DE LITERATURA

6.1. Composición florística de la Floresta Nacional do Amapá

La Floresta Nacional do Amapá consiste en bosque tropical continuo, predominantemente de planicie no inundable, de dosel cerrado de bosque de tierra firme (ICMBio 2014).

El bosque puede ser clasificados como un bosque de Amazonía baja mixto, con una separación de este a oeste. Al oeste (cuenca del Araguarí) es un Bosque ombrófila densa sub montana con dosel emergente con dominio de Lecythis cf. amara Aubl., “acapú” (*Vouacapoua americana*), “matamata” (*Eschweilera sagotiana Miers*.), “breu-vermelho” (*Protium sp*), “louro” (*Ocotea sp*), “abiu” (*Pouteria guianensis Aubl.*) y “amgelim” (*Dinizia excelsa* Ducke).

Al este (cuenca del Falsino), una mixtura de suelos pantanosos e hidromórficos. A partir de los 300 metros del margen del rio, se observa un relieve suavemente ondulado y bosque de tierra firme con presencia de “abiurana” (*Pouteria gongripii* Eyma.), “matamata” (*Lecythis cf. amara* Aubl., *Eschweilera sagotiana* Miers., *E. longipes* Miers.) y “maçaranduba” (*Manilkara huberi* (Ducke) Chevalier). Además de un bosque ombrófila densa de tierras bajas con dosel emergente donde se observa “abiurana” (*Pouteria gongripii* Eyma.), “capoteiro” (*Sterculia pruriens* (Aubl.) K. Schum.), “tachi-preto” (*Tachigalia myrmecophyla* Ducke), “ingá” (*Inga cf. thibaudiana* DC.), “louro” (*Licaria sp.*), “uxirana” (*Sacoglottis guianensis* Benth.), “piquiá”

(*Caryocar villosum* (Aubl.) Pers.), “quaruba” (*Vochysia sp*), “virola-casca-de-vidro” (*Virola michelii* Heckel) e “ipê” (*Tabebuia serratifolia* (Vahl) Nicholes).

6.2. *Vouacapoua americana* Aubl.

V. americana es una especie endémica en peligro crítico de los bosques del escudo de las Guyanas. Es un árbol de gran porte con un gran dosel y una amplia copa que puede producir entre 3000 y 4000 (32.6 ± 1.8 g (Forget 1990)) frutos con semillas únicas. La densidad de los individuos sobre los 10 centímetros de dap (diámetro a la altura del pecho) es de 10 individuos por hectárea (Forget *et al.* 1999; Alves y Miranda 2008; ter Steege *et al.* 2013), pero varía ampliamente con adultos que muestran distribución agrupada localmente (Forget*, et al.* 1999) y la disponibilidad de un corto y largo rango de agentes dispersores (Traissac y Pascal 2014).

Eventos de fructificación en masa relativamente rápidos (típicamente de dos meses) anuales/bianuales han sido documentados. Los frutos inmaduros son consumidos por primates (*Ateles* and *Alouatta*, http://vision.psychol.cam.ac.uk/spectra/guiana/fdiet.html). Las semillas caídas pueden germinar debajo de los arboles semilleros pero debido a la baja probabilidad de sobrevivencia en el tiempo, este modo abiótico de reclutamiento es también generalmente poco exitoso (Forget 1990; Forget 1997; Jansen *et al.* 2008) a menos que haya un dosel abierto cerca (Jansen*, et al.* 2008).

Las semillas de *V. americana* tienen altas tasas de dispersión comparado con la baja predación a lo largo de la temporada (Forget 1990). La mayor parte de las semillas son dispersadas aproximadamente 10 metros por los roedores (*Dasyprocta leporina* y *Myoprocta exilis*) (Forget 1990; Forget 1994), con sachavacas y sajinos siendo responsables de una dispersión de mayor rango (Traissac y Pascal 2014).

6.3. Modelamiento espacial

Los mapas de distribución de presencia de especies de árboles y medidas de forestales son necesarias para una amplia variedad de aplicaciones en el manejo de bosques. El conocimiento de la ubicación probable de especies de árboles, así como sus patrones espaciales son componentes fundamentales para cualquier actividad de manejo.

Grandes avances han sido realizados recientemente con estudios estimando el número de especies e individuos de árboles en escalas regionales y locales (ter Steege*, et al.* 2013; Crowther *et al.* 2015). Estos estudios típicamente emplean una variedad de modelos estadísticos y geo estadísticos para obtener predicciones continuas a partir de evaluaciones esparcidas. Por ejemplo, el número y la densidad de las especies han sido extrapoladas a lo largo de un área de más de 6 millones de Km^2 a partir de 1170 parcelas (≈1170 ha) que representan ≈0.0002% del área a ser predicha (ter Steege*, et al.* 2013). En efecto, la habilidad de obtener predicciones robustas y medidas asociadas de error/incertidumbre puede llevar a la

integración y generar nuevas perspectivas sobre los procesos en los bosques y sistemas tropicales incluyendo el ciclaje de nutrientes, biomasa y carbono.

6.4. Importancia de los frutos caídos

Estudios previos muestran como la mortalidad es una de las principales causas de la variación del ciclaje de stock de biomasa a lo largo de la Amazonía (Delbart *et al.* 2010; Johnson *et al.* 2016). La mortalidad es también responsable por la transferencia de biomasa y nutrientes entre los estratos del bosque. Sin embargo, la biomasa y nutrientes de los árboles muertos no se disponibilizan de manera inmediata para los consumidores.

En contraste, a pesar de que, en términos absolutos, los frutos caídos no son tan importantes como la madera proporcionan una liberación de recursos disponibles inmediatamente para varios grupos de consumidores que son claves para el mantenimiento de la diversidad de los bosques tropicales como sistema (Bascompte y Jordano 2007).

Los frutos son un importante recurso forestal no maderable tanto para los humanos como para una gran variedad de animales frugívoros (Janzen 1970; van Schaik *et al.* 1993; Curran y Leighton 2000) y la mayoría de frutos las especies arbustivas de los bosques amazónicos son dispersados por animales (Howe y Smallwood 1982; Seidler y Plotkin 2006; Muller-Landau*, et al.* 2008).

La caída de frutos es la parte de la producción de frutos de los bosques tropicales que no son consumidos por los frugívoros arborícolas (Chapman *et al.* 1994). La disponibilidad de los frutos caídos refleja por lo tanto no sólo la fenología reproductiva sino también el clima (viento y lluvia) y las interacciones planta animal tanto con frugívoros arbóreos como terrestres (Chapman*, et al.* 1994; White 1994; Rodrigues *et al.* 2001; Diaz-Martin*, et al.* 2014).

Muchos ecosistemas terrestres son caracterizados por una producción intermitente de recursos abundantes para consumidores, como la producción en masa de frutos y pulsos de productividad primaria luego de fuertes periodos de lluvia inusuales (Ostfeld y Keesing 2000). En efecto la mayoría de las plantas leñosas producen flores y frutos en ráfagas no continuas (van Schaik*, et al.* 1993). Estos patrones son importantes para el manejo y la conservación de los sistemas forestales y el mantenimiento de los servicios ecosistémicos (La Notte *et al.* 2017).

Estudios recientes revelan la manera en que los consumidores ayudan a mantener estos patrones. Existe evidencia de que la pérdida de frugívoros de gran porte, capaces de transportar un gran número de semillas grandes sobre largas distancias, han causado el incremento de la diferenciación poblacional debido a una pérdida dramática del potencial de flujo de genes vía semillas (Guimarães *et al.* 2008). Asimismo, análisis moleculares

recientes de la variación genética y la estructura de especies con respecto a los frutos para megafauna tiende a confirmar esta predicción (Barthe *et al.* 2017). Por ejemplo, *Vouacapoua americana* presenta niveles moderados de variabilidad genética dentro de su población pero altas diferencias genéticas entre poblaciones, combinado con la presencia de alelos privados, reflejando el límite del flujo de genes vía semillas (Dutech *et al.* 2000; Dutech *et al.* 2002; Dutech *et al.* 2003).

6.5. Fructificación en masa

Hipótesis para la fructificación en masa, cuidan de separar factores próximos (restricción de recursos y señales meteorológicas) de factores fundamentales (beneficios evolucionarios) (Pearse *et al.* 2016). El costo de reproducción fue sugerido como un factor próximo para explicar patrones observados de producción en masa (Kelly y Sork 2002). La producción de frutos es independiente de las viejas reservas de carbono en los árboles productores. Un ejemplo es la temperatura diferencial, donde una gran diferencia en temperatura entre años consecutivos es un indicador para un alto grupo de semillas en especies de climas templados, ya que no invierte en nuevo o viejo stock. Así los recursos son dispuestos en la reproducción (flores, frutos y semillas).

Los niveles de recursos almacenados deberían ser mayores en áreas más fértiles. La producción en masa debería, por lo tanto, incrementarse en áreas más fértiles. La producción creciente es esperada en áreas más fértiles con

mayor cantidad de nutrientes. Estos árboles “superproductores” tienden a tener alta disponibilidad de nutrientes y pocos árboles vecinos, pero no hubo efectos de la disponibilidad de nutrientes o en la sobreproducción vecina sobre la producción de frutos en la población como un todo (Minor y Kobe 2017).

Para resumir, la limitación de reclutamiento tiene el potencial de limitar interacciones entre muchos árboles tropicales raros; sin embargo, algunos de otros mecanismos deben verificar la abundancia de las especies como *T. tuberculate* que es caracterizada por una alta densidad adulta, semillas bien dispersas y germinación tolerante a la sombra (Wright 2002).

La relación entre recursos es una hipótesis para la existencia de la producción en masa el cual indica que la producción de semillas refleja los recursos variables disponibles. Esta hipótesis puede contar para una producción en masa putativa o extraordinaria pero no una producción en masa estricta o normal. La producción en masa en un trópico no estacionario puede ser desencadenado por un cambio mínimo de la temperatura el cual debe afectar mínimamente los niveles de los recursos.

Las especies de producción en masa estrictas responden a calendarios internos más que al tiempo. Estudios previos de bosques neo tropicales sugieren que la variación espacio temporal de la producción de semillas y el contexto de la producción en comunidad están afectando la saciedad de los

frugívoros durante los eventos de fructificación en masa (Mendoza *et al.* 2015). Sin embargo, aún carecemos de un entendimiento de los factores ecológicos que determinan la variación espacio temporal de la producción de semillas en las especies de producción en masa.

VII. MARCO CONCEPTUAL

Biomasa seca de frutos. Peso seco constante de los frutos, luego de aproximadamente una semana en estufa a 50°C (Charles-Dominique *et al.* 1981).

Biomasa. Es la masa de los organismos (incluso cuando las partes pueden estar muertas) por unidad de área, usualmente expresada en unidades de energía (e.g. $J.m^{-2}$), masa orgánica seca (e.g. $Kg.ha^{-1}$) o carbono (e.g. $gC.m^{-2}$) (Begon *et al.* 2006).

Distancia vertical al drenaje más próximo (Height above nearest drainage - HAND) es calculado basado en un DEM. Indica el potencial gravitacional del agua el cual refleja la dificultad de las plantas para extraer o evitar el exceso de agua (Schietti *et al.* 2014).

Fructificación en masa. “Mast fruiting” o “masting” representa un patrón reproductivo de algunas especies de árboles los cuales exhiben un ritmo de fructificación y establecen cosechas abundantes solo en ciertos años, con una periodicidad más o menos regular (Palaghianu y Dragoi 2016).

Frutos caídos. Frutos encontrados en el suelo que forman parte de la hojarasca, y que son el residual de la producción total que es consumida por los frugívoros arborícolas. Para el presente estudio sólo son considerados aquellos frutos frescos que cumplen los requisitos descritos en la metodología de colecta (El autor).

Frutos. Es un ovario maduro que contiene semillas, muchas veces con tejidos carnosos que se desarrollan a partir de las paredes del ovario (Starr y Taggart 2008).

Índice de vegetación mejorada (Enhanced Vegetation Index - EVI). Fue desarrolado como un producto de satélite estándar para vegetación para los satélites Terra y Aqua de MODIS. Brinda una alta sensibilidad a las regiones con alta biomasa y minimiza la influencia de la atmósfera. (Jiang *et al.* 2008)

Índice Topográfico de Humedad (Topographic wetness index-TWI). Es un derivado de un Modelo de Elevación del Terreo que revela la susceptibilidad a la inundación y a la capacidad de acumulación de agua desarrollado por Beven y Kirkby (1979) (Besnard *et al.* 2013)

Modelos Aditivos Generalizados (Generalized Adiditive Model - GAM**).** Son extensiones no paramétricas de los modelos lineares generalizados que tienen la flexibilidad para modelas relaciones no lineares que son típicamente encontrados en patrones ecológicos (Wood 2006).

Modelos Digitales de Elevación del Terreno (Digital Elevation Model - DEM). Es una función discreta bidimensional de una variable morfométrica el cual define la superficie topográfica como un grupo de valores medidos en los nodos de las grillas.(Florinsky 2012).

VIII. MATERIALES Y MÉTODOS

8.1. Lugar de ejecución

El estudio fue realizado en la “Floresta Nacional do Amapá” (de aquí en adelante FLONA de Amapá) creada por el decreto ley federal N° 97.630 del 10 de abril de 1989 (ICMBio 2014). Es una unidad de conservación federal de uso sustentable de aproximadamente 412,000 hectáreas. Políticamente se encuentra entre los distritos de Pracuúca, Ferreira Gomes y Amapá (0°55’29” N, 51°35’45” W, Figura 1).

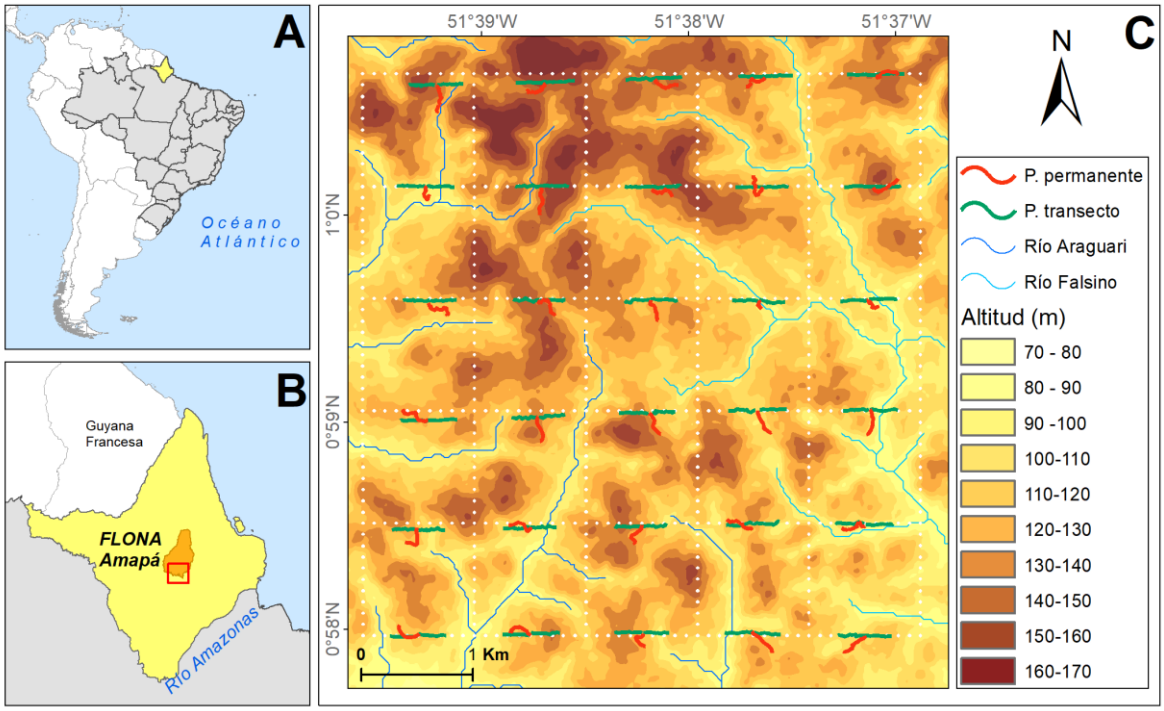


Figura 1. Localización del área de estudio. A) Estado de Amapá en Brasil. B) Ubicación de la FLONA de Amapá. C) Imagen DEM mostrando la altura en el sistema de trochas de la grilla de PPBio (Líneas blancas punteadas).

El clima es ecuatorial monzónico (Am según la clasificación de Koppen (1936) (Kottek *et al.* 2006)). La temperatura varía entre 23°C a 35°C. La

humedad relativa del aire es alta con valores variando entre 80 % y 86 %. La época de lluvias ocurre de enero a mayo y la precipitación es de aproximadamente 1700 mm anuales (Oliveira *et al.* 2012). Los meses más seco son entre setiembre y noviembre (total de precipitación mensual >150 mm) y los meses más húmedos son de febrero a abril (precipitación mensual total >300 mm) (ANA 2016). La Figura 2 muestra los totales mensuales presentados de 5 años (entre 2012 y 2016) donde los Boxplots muestran la media con el 95% de límites de confianza vía boostrap no paramétrico. La línea azul y las áreas sombreadas son el valor medio y el 95% de límite de confianza de un Modelo Aditivo Generalizado (GAM) que ilustra la tendencia de la precipitación.

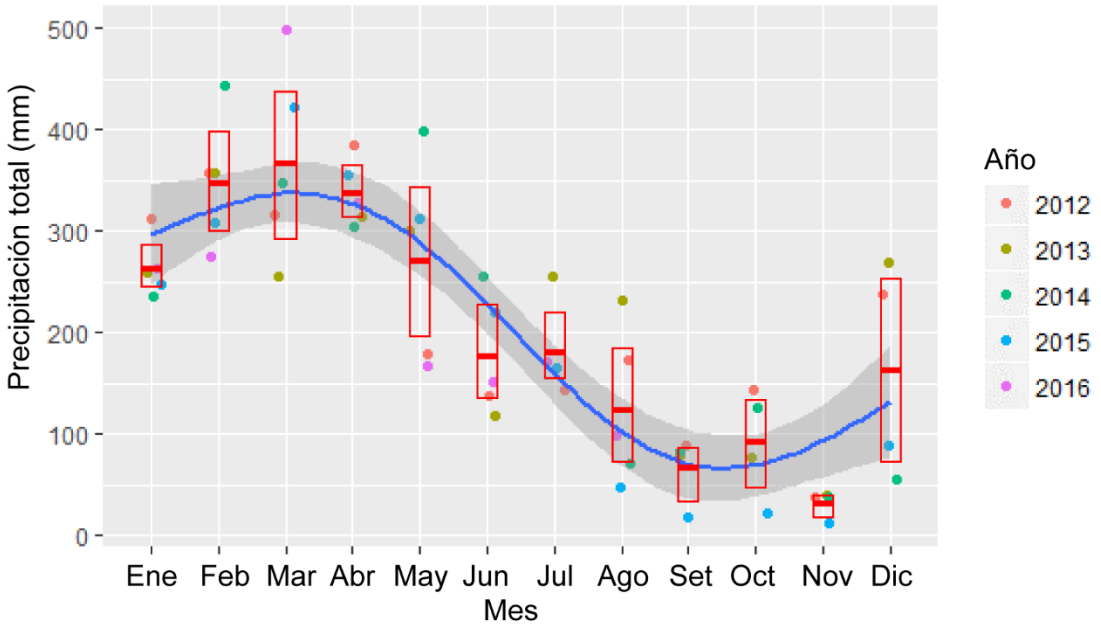


Figura 2. Precipitación mensual colectada cerca (a 36 km) del área de estudio. Los datos de la estación están disponibles de la Agencia Nacional de Clima de Brasil (ID de la estación 8052000, ANA 2016).

Según la ZEE (2008) el suelo comprende latosol rojo amarillo (LV) y latosol amarillo (LA) con baja fertilidad. Existe una amplia variación de relieve, con predominancia de ondulaciones. La topografía varía de un rango desde plano a pequeñas declividades (Oliveira*, et al.* 2012) lo que genera el surgimiento de áreas inundables que forman lagos inter comunicables durante la época de lluvia (Costa 2013).

8.2. Materiales y equipo

8.2.1. Materiales de campo

Cuadernos de campo WriteInRain, GPS navegador, bolsas de plástico, cámara digital, estiletes, cintas de marcación, y alcohol 70 %.

8.2.2. Materiales de laboratorio

Bolsas de papel, plumones indelebles, estufa eléctrica, balanza de precisión (±0.01 g).

8.2.3. Materiales de gabinete

Laptop procesador Core I5, memoria RAM 6Gb, Impresora, Microsoft Office Word y Excel, R 3.2 y R Studio, SagaGIS 2.1.2 y QGIS 2.18.

8.3. Métodos

8.3.1. Tipo y nivel de investigación

En el estudio fueron analizados datos colectados mediante el enfoque de la investigación cuantitativa no experimental sobre las variables: número de frutos y productividad de biomasa seca de frutos caídos.

8.3.2. Población y muestra

La población está representada por los bosques ombrófila densos primarios que son conservadas por el área natural protegida. La muestra está compuesta por las 90 parcelas de muestreo de 250 metros de longitud. 30 de ellas, siguiendo la curva de nivel y el resto siguen los transectos de movimiento.

8.3.3. Diseño estadístico

Fueron muestreados frutos caídos en la grilla de muestreo de 25 Km^2 del Programa Brasileño de Investigación en Biodiversidad ("Programa de Pesquia em Biodiversidade" a partir de aquí PPBio) ubicado en la FLONA de Amapá. Dentro de los 25 km^2 de la grilla de PPBio, un total de 30 puntos regularmente distribuidos (a 1 km de espaciamiento) (Magnusson *et al.* 2005) fueron muestreados. Este ajuste regular y tamaño de muestreo de 30 ha sido demostrado ser adecuado para capturar la variación de la respuesta de la diversidad de especies en una meso escala a lo largo de la Amazonía (Norris 2014).

8.3.4. Análisis estadístico y desarrollo de modelos

Diferentes abordajes fueron adoptados para explicar y predecir los patrones de la ocurrencia y biomasa de frutos caídos. Para examinar patrones espaciales en la respuesta usamos variogramas para permitir la cuantificación de diferentes aspectos de los patrones espaciales incluyendo: rango (límite de la dependencia espacial), nugget (porción de la semi varianza atribuible a los factores estocásticos ambientales) y el umbral (distancia en el cual el variograma se vuelve constante) (Fortin y Dale 2005).

Para examinar los factores ambientales que explican los patrones de la ocurrencia y biomasa seca de frutos caídos fueron empleados Modelos aditivos generalizados (GAMs - Generalized Additive Models) (Hastie y Tibshirani 1990; Wood 2006). Los GAM son extensiones no paramétricas de los modelos lineares generalizados que proveen la flexibilidad para modelar relaciones no paramétricas y no lineares que son típicamente encontrados en muchos patrones ecológicos.

Los modelo GAM's predictivos fueron generadas utilizando el paquete "mgcv" (Wood 2006) utilizando R 3.2 (R Development Core Team 2016). Líneas de regresión cubicas penalizadas determinaron la forma de las funciones no paramétricas, con el grado de suavizado seleccionado automáticamente a través de máxima probabilidad utilizando los valores por defecto del paquete "mgcv".

Para evitar los bias subjetivos en el desarrollo del modelo, no examinamos la correlación entre las variables hasta la formulación de nuestros modelos *a priori*. Aplicamos dos estados de enfoque para explicar los patrones en las respuestas de los frutos caídos.

Primero, modelos separados fueron desarrollados para examinar los efectos del espacio, topografía, hidrografía y cobertura de la vegetación (Tabla 4). Dentro de cada uno de los cuatro modelos, las variables predictivas fueron testados para colinearidad. Inferencia multimodal fue utilizada para evaluar el poder explicativo del modelo y el nivel de apoyo a las diferentes hipótesis. La inferencia multimodal fue realizada dentro de un marco de trabajo de vecino más próximo, con modelos evaluados y comparados utilizando una combinación de la desviación explicada (Wood 2006) y el criterio de información (AIC and BIC) (Burnham y Anderson 2002). La exactitud del ajuste de modelo fue evaluado utilizado el error de la raíz medio cuadrático (RMSE - root mean square error) y correlaciones observadas entre los valores.

Segundo, obtuvimos el modelo más parsimonioso (“mínimo”), con las variables más importantes seleccionadas utilizando la selección manual de paso hacia atrás (manual backward stepwise selection) basado en la minimización de los valores AIC. La selección manual inició desde el modelo nulo sin variables correlacionadas, con la exclusión de las variables sin estos no tenían una contribución significativa ($p \geq 0.05$).

Después de explicar la variación en las respuestas, utilizamos un modelo conjunto para predecir la presencia y la biomasa seca de frutos caídos en la grilla de 25km^2. La similaridad de las variables ambientales entre las 90 parcelas y los 25 km^2 (Tabla 2) quiere decir que consideramos la predicción como una interpolación dentro del rango de los valores ambientales.

El enfoque de modelo conjunto es usado para disminuir la incertidumbre de un modelo simple (única variable predictiva) combinando sus proyecciones. Este modelo conjunto fue obtenido de la ponderación media de cinco métodos de modelos simples. Los cinco algoritmos modelos fueron: Distancia ponderada inversa (IDW - Inverse Distance Weighted (Pebesma 2004)), kriging universal (UK, (Pebesma 2004)), Modelos Lineares Generalizados (GLM), Modelos Aditivos Generalizados (GAM, (Wood 2006)), Random forest (RF, (Liaw y Wiener 2002)) y maquina vector de soporte (SVM- support vector machine (Meyer *et al.* 2017)).

Modelos predictivos fueron desarrollados tanto para presencia como para biomasa con el ponderado medio del modelo conjunto derivado de las predicciones de los modelos ponderados por la correlación entre los valores observados y predichos.

Finalmente, comparamos los valores predichos con el total de la producción de biomasa viva encima del suelo. Estimamos el rango de la producción de

biomasa viva de madera en 25 km^2 del área de estudio de dos fuentes (Baccini*, et al.* 2012; Johnson*, et al.* 2016). Los valores del mapa de 500 metros de resolución de Baccini*, et al.* (2012) fueron usados para proveer un valor mínimo, y el valor máximo fue estimado por la extrapolación de la media (423.8 Mg ha) de Johnson*, et al.* (2016) en toda el área de 25 km^2 (2,500 ha).

8.3.5. Procedimiento

a) Colecta de datos de frutos caídos

Las colectas de frutos caídos es un método bien establecido, relativamente eficiente y fácil de aplicar para evaluar la producción de frutos en los bosques tropicales que pueden reflejar la bien la fenología de los frutos (Chapman*, et al.* 1994; Zhang y Wang 1995) (Figura 4 A y B).

Fueron muestreados frutos caídos en la grilla de muestreo de 25 Km^2 de PPBio de la FLONA de Amapá. Para coincidir con el pico estacional esperado de producción de frutos reportados para la región (Sabatier 1985; Steege y Persaud 1991; Mendoza *et al.* 2017), fueron realizados dos muestreos completos durante los meses de mayo y junio del 2016. Aunque la producción de frutos (número y biomasa) generalmente llega a su pico siguiendo el inicio de la época lluviosa (Sabatier 1985; Steege y Persaud 1991), en 2015 hubo un atraso de seis semanas al esperado

incremento de la pluviosidad con una fuerte coincidencia con el fenómeno del “El niño” (Figura 2, *per. obs*).

A cada uno de los 30 puntos, muestreos fueron realizados a lo largo de tres parcelas (una parcela permanente y dos parcelas transecto). Las parcelas permanentes (de 250 m de largo) son no lineares y siguen los limites altitudinales de las curvas de nivel lo que minimiza la variación en altitud y variables correlacionadas como tipos de suelos (Magnusson*, et al.* 2005; Magnusson *et al.* 2013). Adicionalmente, muestreamos dos parcelas lineares de la misma extensión, uno antes y otro después de punto de inicio de las parcelas permanentes (Figura 1). Frutos del suelo fueron muestreados a un 1 m a cada lado del centro de las parcelas (cubriendo un área de 500m^2). El esfuerzo muestreal suma un total de 4.42 ha por muestreo (área de parcela media en m^2 ± DE =490.7 ± 46.9).

Para obtener estimados robustos y reproducibles de frutos caídos frescos, establecimos un criterio de inclusión y exclusión (Figura 3). El conteo y colección de frutos fue realizado de acuerdo a los siguientes criterios (White 1994): Todos los frutos frescos (i.e. no roídos o secos) fueron contados. Frutos considerados improbables de cambiar en apariencia (i.e. *Vouacapoua americana*, *Apeiba sp*, *Hevea brasiliensis*) fueron removidos con la finalidad de evitar contar el mismo fruto dos veces. Frutos frescos que habían sido parcialmente comidos fueron

también contados. Frutos germinando no fueron colectadas para pesaje y tampoco fueron contadas después del segundo muestreo.

Para obtener estimados de biomasa seca de frutos, las medias del peso seco de un máximo de 30 frutos maduros de especies de frutos caídos fueron calculados. Frutos con semillas germinando no fueron pesados (Castro*, et al.* 2007). Los frutos colectados fueron secados en estufa a temperatura constante de 50°C (Charles-Dominique*, et al.* 1981) y luego pesados con una balanza de precisión (frutos > 10 g) o una balanza digital de precisión con un error de ±0.01 g para frutos menores a 10 g (Figura 4 C, D y E). Los frutos muestreados y colectados fueron identificado al menor nivel taxonómico posible y nombrados según el APG III (The Angiosperm Phylogeny Group 2009) por los botánicos del "Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá" (IEPA) (Figura 4 F). La biomasa seca de frutos caídos fue seleccionada para este estudio por representar importantes respuestas en la diversidad de frutos en el área de estudio. Los valores de biomasa seca de frutos caídos fueron expresados en kg $ha^{-1}mes^{-1}$ por cada parcela.

Figura 3. Criterio de inclusión del muestreo de frutos caídos**.** No contados/no colectados (A) *F. longifolia* fruto podrido; (B) *V. guianensis* fruto seco. Contado: (C) *D. odorata* parcialmente comido y fresco contado, pero no colectado; (D) *M. huberi* frutos frescos contadas y colectadas y para pesaje; (E) *H. brasiliensis* contada y removida para evitar muestreo repetitivo; (F) *V. americana* germinando, contada y removida.

Figura 4. Procedimientos. A) Colecta de frutos en el suelo. B) Verificación del fructificación en copa, C) Segregación y codificación, D) Secado en estufa, E) Pesaje y E) Identificación botánica.

b) Fuentes de información de sensoramiento remoto y cálculos

Los datos de sensoramiento remoto representan medidas continuas de variables ambientales que pueden ser aplicadas en estudios ecológicos (Guisan y Zimmermann 2000; Platts *et al.* 2008; Norris 2014; Lu *et al.* 2016). Para explicar y predecir patrones de caída de frutos, utilizamos las

variables ambientales listados en la Tabla 1. Las variables fueron seleccionadas por representar patrones en mesoescala en topografía, hidrografía y cobertura de vegetación. Para asegurar la consistencia en proyecciones y análisis con diferentes fuentes de datos, todos los datos fueron proyectados al sistema de proyección de Mercator (UTM), luego extraídos utilizando un buffer de 500 metros alrededor de la grilla de muestreo (descargado de: https://ppbio.inpa.gov.br/mapas).

Los datos topográficos fueron obtenidos de "*Shuttle Radar Topography Mission*", U.S. Geological Survey (http://srtm.usgs.gov/). Los datos SRTM de modelo digital de elevación-DEM (Rabus *et al.* 2003) fue adquirida en tres arcosegundos (92 metros aproximadamente) de tamaño de pixel y 1 metro de resolución altitudinal (Disponible en: http://earthexplorer.usgs.gov/). Variables topográficas fueron utilizados para explicar patrones de caída de frutos en estudios previos en modelos de distribución de especies (Platts*, et al.* 2008; Prates-Clark *et al.* 2008; Figueiredo *et al.* 2015; Dambros *et al.* 2016; Lu*, et al.* 2016) ya que la ocurrencia de especies y los patrones espaciales pueden ser influenciados por características adaptativas y preferencias de hábitat influenciados por la topografía.

Las variables hidrográficas representadas por la distribución espacial de los cuerpos de agua están asociadas a importantes características para la interacción de planta animales como la distancia horizontal y vertical al

drenaje más próximo. La distancia vertical al drenaje más próximo (HAND) fue desarrollado por Rennó *et al.* (2008) y calcula la distancia vertical entre puntos en la tierra y su drenaje más cercano basado en un DEM. La distancia vertical indica el potencial gravitacional del agua, esto es, un componente del potencial suelo y agua, el cual refleja la dificultad de las plantas para extraer o evitar el exceso de agua (Schietti*, et al.* 2014). Altos valores muestran alta potencial de drenaje vertical y bajos valores indican proximidad a la tabla de agua o drenaje, donde la falta de drenaje conlleva la saturación e inundación (Nobre *et al.* 2011). El paso más importante para este cálculo es la validación de campo que fue realizada con un GPS navegador.

Utilizamos los datos mensuales de L3 Global (MOD13Q1) (Didan 2015) de los satélites "Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer" – MODIS (250 m tamaño de pixel, disponible en: https://reverb.echo.nasa.gov). Los valores de biomasa encima del suelo fueron adquiridos a una resolución de 30 metros (Baccini *et al.* 2015), disponible en http://data.globalforestwatch.org.

c) Extracción y procesamiento estadístico de los datos.

Todas las variables predictivas fueron procesadas en SAGA 2.1.2 (System for Automated Geoscientific Analyses) (http://www.saga-gis.org/en/index.html), con ayuda de paquetes de R: *RSAGA* version 0.94-5 (Brenning 2008), *raster* (Hijmans y Van Etten 2014), *maptools*

(Bivand y Lewin-Koh 2013), *sp* (Pebesma y Bivand 2005) y *ggplot2* (Wickham 2009). EVI originalmente en 250 m fue reamuestrada para 92 m de resolución espacial utilizando interpolación bilinear con la finalidad unir todas las capas de variables y obtener la media de las variables por parcela. Biomasa de vegetación encima del suelo fue reamuestrada para la resolución del DEM (de 30 a 92 m pixel de resolución) utilizando el método de "*Cell area weighted interpolation*".

El módulo de SAGA "*Overland flow distance to channel network*" fue utilizado para calcular la distancia horizontal y vertical al drenaje más próximo. La herramienta "*Grid statistics for polygons*" fue utilizado para transformar los rasters derivados de las variables predictivas de DEM y biomasa aérea en polígonos con valores medios. Extraímos todas las variables ambientales de los raster de 92 m (con interpolación bilinear, 4422 pixeles en total del área de estudio) para las 25 subsegmentos a lo largo de las líneas centrales de las parcelas de muestreo, calculamos la media de estos valores que fueron utilizados para los modelos GAM.

Tabla 2. Estadística descriptiva de las variables predictivas utilizadas para los modelos.

Modelo	Variable [a](unidad)	Valores de la parcela		Valores del área de estudio	
		Media (DE)*	Rango	Media (DE)	Rango
Topografía	**Altitud** (m)	120 (12.6)	94 - 154.7	117.2 (14.5)	67.0 – 182.0
	Pendiente (%)	7.6 (2.6)	1.9 - 16.7	7.7 (3.1)	1.3- 19.1
	Aspecto (Grados)	181.8 (65.3)	53.1 - 337.6	186.9 (69.2)	21.1 - 347.1
Hidrografía	**TWI** (ninguno)	13.5 (2.0)	8.3 - 18.7	13.7 (4)	2.3 - 23.6
	SWI (Ninguno)	7.5 (0.8)	5.3 - 9.2	7.549 (0.9)	4647 - 11029
	DND (m)	8375 (8391)	8 - 46975	7523 (7125)	81 - 46908
Cobertura de la vegetación	**AGLB (**Mgha^{-1}**)**	281.8 (25.8)	203.0 - 322.5	277.1 (30.3)	31.0 - 328.8
	EVI wet (-1 to 1)	0.49 (0.03)	0.41 - 0.58	0.49 (0.05)	0.37 – 0.71
	EVI dry (-1 to 1)	0.60 (0.03)	0.52 – 0.69	0.59 (0.04)	0.43 -0.78
	EVI diff (-1 to 1)	0.11 (0.04)	0.01 – 0.19	0.10 (0.05)	-0.16 – 0.30

* DE = Desviación estándar

IX. RESULTADOS

9.1. Dominancia de la fructificación en masa de *V. americana*

Las parcelas de muestreo proporcionaron una muestra representativa a lo largo del rango de variables dentro de la grilla de muestreo de 25 km^2 (Tabla 2). Frutos caídos fueron colectados en 87 de las 90 parcelas (Anexos 1 y 2). En total fueron contabilizados 21,812 frutos en el suelo (con una biomasa seca total de 398 kg) con un diámetro ≥ 1 cm en 4.4 ha (1.8% del área total) de la grilla de muestreo de la FLONA de Amapá entre mayo y junio de 2016. Este total incluyó frutos de 86 especies de 28 familias y 51 géneros. Fue posible identificar 81 frutos (94.1%) a nivel de especies y cinco (5.9%) hasta nivel de género (Anexo 1). Fabaceae fue la familia con mayor riqueza de especies con (24.4%) de las especies colectadas, seguida de Sapotaceae (12.7%) y Lecythidaceae (8.1%).

Tabla 3. Resumen estadístico de la biomasa de frutos caídos y diversidad taxonómica de las 90 parcelas muestreadas en la FLONA de Amapá.

Variable	Rango	Media (±DE)
Biomasa seca de frutos caídos de *V. americana* (Kg ha^{-1} Mes^{-1})	0.0 – 176.1	28.5 (±37.4)
Total de biomasa seca de frutos caídos (Kg ha^{-1} Mes^{-1})	0.0 - 194.6	44.8 (±45.1)
Riqueza (Número de especies ha^{-1})	0.0 – 120.0	44.6 (±27.3)
Índice de diversidad de Shannon	0.0 - 1.9	0.8 (±0.5)

La cantidad y biomasa seca de los frutos caídos fue dominado por *V. americana* (43% y 64%, abundancia y biomasa respectivamente. Figura 5, Anexo 1). A pesar de que *V. americana* fue el más dominante y el más ampliamente distribuido de los

frutos caídos (registrado en 62 de las 90 parcelas), hubo una variación substancial en el número, diversidad taxonómica y biomasa de los frutos caídos entre las parcelas muestreadas (Tabla 3, Anexo 1).

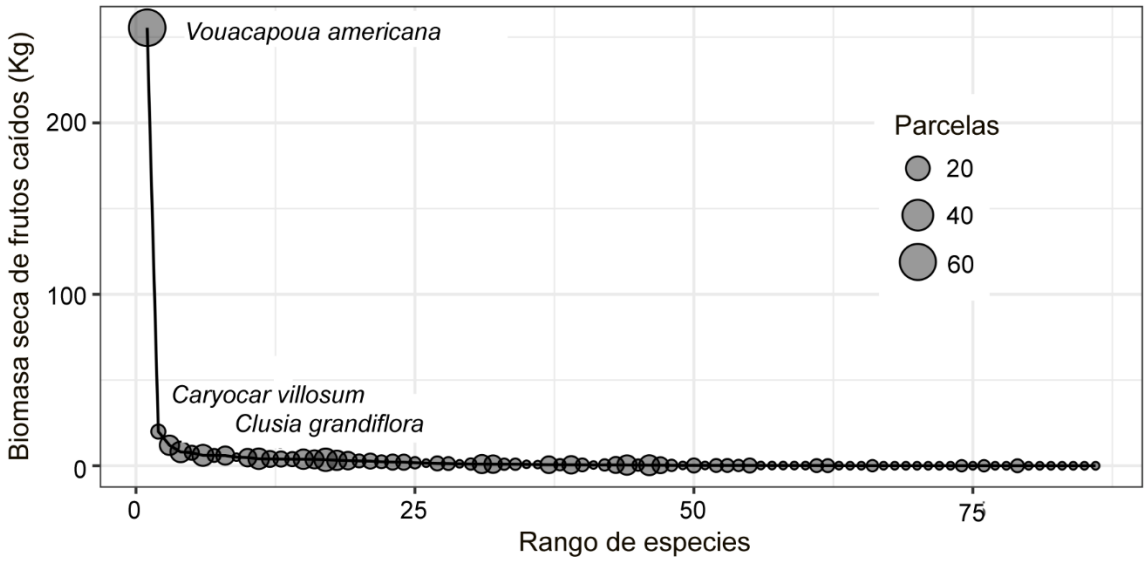


Figura 5. Distribución de las especies rankeadas por el peso seco de la biomasa colectada en las 90 parcelas de muestreo en la Floresta Nacional de Amapá. El tamaño de las esferas es proporcional al número de parcelas donde cada especie fue muestreada.

9.2. Patrones en meso escala de la fructicación en masa de frutos caídos.

Hubo una variación sustancialmente mayor en la biomasa comparada con la ocurrencia la caída de frutos de *V. americana* (Figura 5). Considerando la escala del estudio (las distancias por pares entre parcelas variaban de 53 a 6,642 m), la auto correlación espacial fue detectada solo entre distancias relativamente cortas (Figura 5), con aleatoriedad espacial completa que caracterizando la varianza en ambas respuestas más allá de los 200 m. Los

variogramas modelados mostraron valores relativamente altos de nugget, representando 50 y 68% de los valores umbrales, para ocupación de los frutos caídos y biomasa respectivamente (Figura 5).

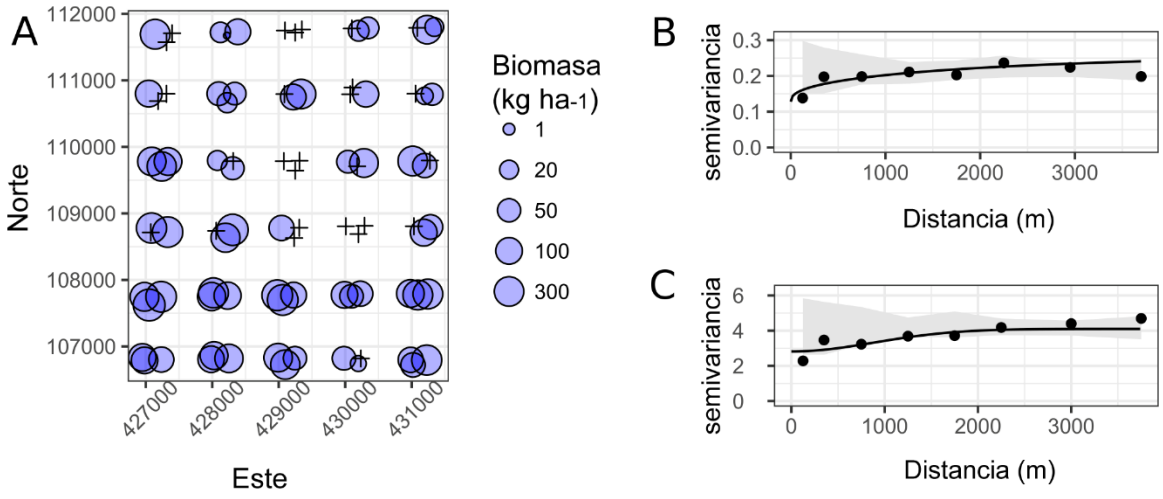


Figura 6. Patrones espaciales en *V. americana.* A) Biomasa seca de frutos (kg ha $^{-1}$) registrada en las 90 parcelas de muestreo. El área de las esferas azules es proporcional a la biomasa y las cruces muestran las parcelas sin frutos. Variogramas muestran el patrón de la auto correlación espacial para biomasa (B) y ocurrencia (C) en las 90 parcelas.

Una combinación de espacio, topografía, hidrografía y cobertura de la vegetación fueron retenidos como importantes para explicar tanto la presencia como la biomasa de los frutos caídos (Tabla 5). De las diferentes hipótesis, espacio fue el modelo más importante para explicar patrones en presencia y biomasa en meso escala (Tabla 5). Los modelos de topografía, hidrografía y cobertura de la vegetación sólo explicaron débilmente los patrones de biomasa en meso escala. En contraste, una relación entre

cobertura de la vegetación estuvo más fuertemente apoyada para la presencia en meso escala para la fructificación en masa, pero la topografía e hidrografía fueron nuevamente sólo débilmente explicados. El RMSE de los valores mínimos ajustados (Tabla 5) estaba muy por debajo de los valores de la desviación estándar observados para ambas respuestas (RMSE = 50.6, 0.35; DE = 74.9, 0.47; biomasa y presencia respectivamente).

Tabla 4. Modelos *a priori* y fórmulas aplicadas para evaluar las múltiples hipótesis para cada respuesta.

Modelo	Modelo	Fórmula [a]
1	Sólo espacio	Response ~ s(Latitud, Longitud) + Cuenca
2	Topografía	Response ~ s(Altitud) + s(Pendiente) + s(Aspecto)
3	Hidrografía	Response ~ s(DND) + s(TWI) + (SWI)
4	Cob. Vegetación	Response ~ s(AGLB) + s(EVI_{diff}) + s(EVI_{wet}) + s(EVI_{dry})
5	Conjunto	Response ~ s(Latitud, Longitud) + s(Altitud) + s(Pendiente) + s(Aspecto) + s(HAND *HDND) + s(TWI) + s(SWI) + s(AGLB) + s(EVI_{diff}) + s(EVI_{wet}) + s(EVI_{dry})

[a] Acrónimos de las variables: TWI (Topographic wetness index), SWI (SAGA wetness index), DND (Distance to Network Drainage), AGLB (Above ground live biomass), EVI (Enhanced Vegetation Index).

Tabla 5. Evaluación multimodal de los registros de *V. americana* en las 90 parcelas de muestreo en la FLONA de Amapá. Resumen de los resultados de los GAM para cada modelo por cada respuesta.

Resp	Modelo	Var[a]	DE (%)[b]	AIC[c]	BIC[d]	RMSE[e]	Cor [f]
Biomasa	Sólo espacio	2	50.6	835.7	897.4	51.3	0.73
	Topografía	3	6.3	872.1	888.5	71.7	0.28
	Hidrografía	3	7.4	868.2	880.7	78.0	0.26
	Cob. vegetación	4	5.9	871.0	885.5	71.8	0.26
	Full	12	27.7	829.4	896.2	73.1	0.61
	Mínimo	**4**	**56.6**	**827.3**	**895.8**	**50.6**	**0.75**
Fórmula mínima: y ~ s(Lat, Long) + s(Pendiente) + s(DND) + (EVI_diff)							
Presencia	Sólo espacio	2	23.2	96.0	108.8	0.38	0.55
	Topografía	3	11.4	109.0	121.7	0.43	0.38
	Hidrografía	3	9.2	111.6	124.4	0.44	0.31
	Cob. vegetación	4	25.6	102.0	125.8	0.39	0.52
	Full	12	36.1	87.8	108.5	0.35	0.65
	Mínimo	**6**	**36.8**	**87.7**	**109.1**	**0.35**	**0.66**
Fórmula mínima: y ~ s(Lat, Long) + Cuenca + Pendiente + s(DND) + s(SWI) + AGLB							

a Número de covariables incluidas en el modelo;

b Porcentaje de desviación explicada para cada modelo (DE (%));

c Valor del criterio de información de Akaike (AIC) para cada modelo;

d Valor del criterio de información Bayesiano para cada modelo (BIC);

e Raíz del error medio cuadrático (RMSE) entre los valores observados y ajustados del modelo;

f Coeficiente de correlación de Pearson entre los valores observados y ajustados de las 90 parcelas muestreadas.

9.3. Predicciones espaciales

Durante el evento de fructificación en masa, los frutos caídos de *V. americana* estuvieron presentes en 84.7% (21.1km^2) de la grilla de muestreo.

Similar a los valores observados, la distribución interpolada de los frutos caídos no fue uniforme, con 3 agrupamiento claramente marcados de las ausencias (Figura 7). La interpolación espacial explícita provee una estimación total de biomasa seca de 114.7 Mg de frutos caídos durante el evento de producción en masa *de V. americana* en 25 km^2. La biomasa viva encima del suelo de los estudios del área fue estimado entre 694,005 y 1,059,500 Mg. Basado en nuestra distribución de parcelas media mensual estimada, podemos obtener un valor máximo de 5381.1 kg ha^{-1} $año^{-1}$ (44.84 Kg ha^{-1} $año^{-1}$ x 12). Esto representa un máximo de 1,345 Mg de frutos caídos en un área de 25 km^2 por año. Por lo tanto, los frutos caídos anualmente representan un máximo de 0.19% de la biomasa encima del suelo de la FLONA de Amapá (1,345/694,005). Nuestro modelo explícitamente espacial muestra que el total de biomasa de frutos caídos producidos en masa de una sola especie (*V. americana*) representa entre el 0.01 y el 0.02% del total de la biomasa encima del suelo en esta área.

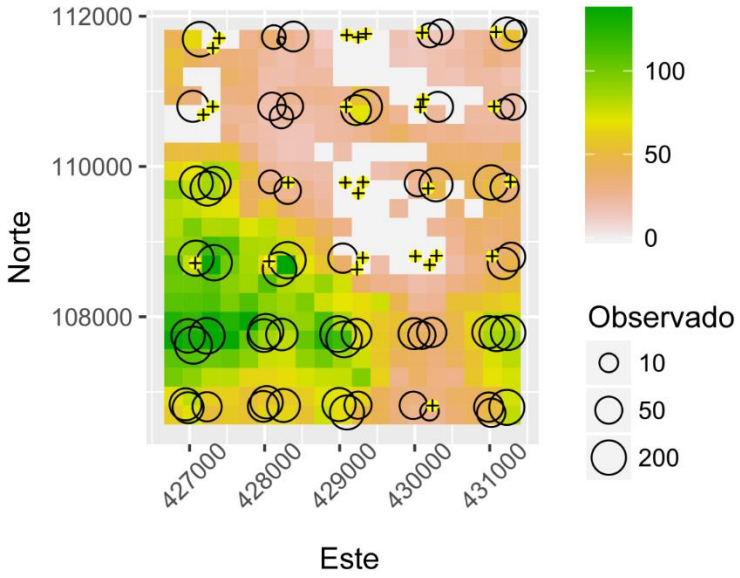


Figura 7. Interpolación de la caída de frutos de *V. americana*. Biomasa interpolada en la gruilla de evaluación de la Floresta Nacional do Amapá a 250 m de resolución espacial. Las esferas amarillas con las cruces muestran la ubicación de las parcelas sin frutos.

X. DISCUSIÓN

Por primera vez fuimos capaces de modelar la distribución en mesoescala de la biomasa de frutos caídos de la especie *V. americana* la cual está en peligro crítico. Los modelos nos permiten explicar y describir los patrones de caída de frutos en términos de biomasa en 25 km^2 de un bosque de Amazonía baja. Encontramos que el efecto del espacio explica fuertemente la variación de los patrones de fructificación y que la contribución de las variables espacio, topografía, hidrografía y cobertura de la vegetación difieren entre respuestas. Mientras fue posible explicar una proporción sustancial de la desviación en las respuestas. Discutimos estos hallazgos en relación a lo que es conocido acerca de los patrones de caída de frutos en bosques de Amazonía baja y luego consideramos las implicaciones para los patrones de entendimiento de la biomasa debajo del dosel del bosque.

10.1. Dominancia de los frutos caídos de *V. americana*

Nuestra muestra proporciona una foto representativa de los patrones de caída de frutos en 25k m^2 de nuestra área de estudio. La composición de las familias y las especies sigue el patrón general encontrado en bosques muestreados a lo largo del escudo de la Guyanas (Charles-Dominique*, et al.* 1981; Sabatier 1985; de Oliveira y do Amaral 2004; Pereira *et al.* 2007; Pereira *et al.* 2011; Batista *et al.* 2015). Encontramos frutos caídos de cuatro (*Crhysophyllum*, *Licania*, *Protium* and *Eschweilera*) de los cinco géneros más abundantes que Pereira*, et al.* (2007) encontró en 1.9 ha de un bosque de tierra firme (a 32 km de distancia). Fabaceae fue además la familia dominante en un inventario reciente de árboles grandes (>40 cm de dap), cerca (<30 km) de nuestra área de estudio (Batista*, et al.* 2015).

La biomasa de frutos caídos fue similar a los valores reportados de estudios realizados en el escudo de las Guyanas. En el mes más productivo en la época lluviosa, Sabatier (1985) reportó una media de 50 Kg ha^{-1} de producción de frutos caídos, con el 86% de las especies produciendo frutos durante esta época. Los suelos poco productivos del escudo de las Guyanas resultan en menores valores de riqueza de especies arbóreas (Terborgh y Andresen 1998; ter Steege *et al.* 2000). Este patrón también se ve reflejado en la producción de frutos (Hanya *et al.* 2011), con valores de la Guyana francesa (292 Kg ha^{-1} de biomasa seca de frutos caídos anualmente) menos de la mitad reportados en el oeste de la Amazonía (e.g. Hanya*, et al.* (2011) reportó 796 Kg ha^{-1} de producción anual de biomasa seca de frutos caídos en Cosha Cashu, Perú). Además, Rodrigues*, et al.* (2001) comparó la hojarasca en bosques de tierra firme primario y secundario en la Amazonía central y reportó 291 kg $ha^{-1}año^{-1}$ and 439 kg $ha^{-1}año^{-1}$ de producción de frutos caídos, respectivamente.

Claramente *V. americana* fue una de las mayores fuentes de frutos caídos, con 9,425 frutos contados. De 20 frutos (muestra representativa de 10 frutos maduros de 2 árboles diferentes), obtuvimos una media de masa seca de 18.2 g, la mayoría de los cuales fue de una semilla (90%, media de peso seco de 20 semillas = 16.2 g). Esto brida una estimado de 78.2 kg (4000*18.2 g) de biomasa de frutos por árbol. Nuestros valores biomasas seca de frutos caídos, sin embargo, representa un rango de 1 a 5 árboles fructificando por hectárea. Nuestro objetivo no fue estimar la densidad de los árboles, pero

como estos valores se encuentran dentro del rango esperado reportado por estudios previos, ellos refuerzan la representatividad de nuestro muestreo en meso escala.

La fructificación en masa facilita tanto la dispersión corta (saciedad y acumulación de dispersión) y la dispersión larga el cual es un componente clave en la estructuración de las comunidades de los bosques tropicales y las poblaciones de estas especies (Traissac y Pascal 2014). La producción sincronizada de semillas puede tener dos importantes ventajas. La primera es el escape de la presión de la predación y la segunda es verse beneficiado por condiciones climáticas favorables para la liberación y germinación de las semillas. Frutos grandes atraen dispersores generalistas y/o dan lugar a una dispersión más amplia por parte de los dispersores. *V. americana* tiene un patrón de producción en masa relativamente regular, lo que sugiere que esta estrategia no está estrictamente relacionada con el clima en esta especie.

10.2. Prediciendo patrones de caída de frutos

Predecir a lo largo de una grilla continua permite una variedad de análisis que no son posibles con datos muestreados escasamente y esparcidos. Varios estudios han usados datos de sensores remotos para crear modelos precisos de predicción de carbono o biomasa de bosques tropicales en diversas escalas (Holly *et al.* 2007; Saatchi *et al.* 2007; Asner *et al.* 2010; Dubayah *et al.* 2010; Avitabile *et al.* 2016; Bhardwaj *et al.* 2016; Situmorang y Sugianto 2016; Asner *et al.* 2017), pero estos enfoques no habían sido

aplicados a biomasa seca de frutos caídos. Los mapas presentados (Figura 6) son útiles para visualizar el espacio del ambiente en más de una dimensión y para entender las respuestas predichas en 25 km^2 del área de estudio. Estos mapas son una línea de base de referencia que permite la evaluación de un manejo futuro y/o acciones silviculturales.

Los patrones de caída de frutos son un importante servicio ecosistémico que no ha sido considerado en las proyecciones generales de modelos de biomasa y carbono (Saatchi*, et al.* 2007; Saatchi *et al.* 2011; Baccini*, et al.* 2012; Avitabile*, et al.* 2016). Los bosques tropicales presentan una amplia variación en producción de masa seca de frutos que va desde 180 a aproximadamente 1,000 kg ha^{-1} (Jordano 2000). Se cree que los frutos caídos representan entre 0.8%–18% de la biomasa total de la hojarasca del bosque tropical (Zhang *et al.* 2014). Los frutos caídos son fundamentales procesos locales y a escala media que involucran frugívoros y dispersión de semillas para mantener los procesos ecológicos y la diversidad forestal (Bello *et al.* 2015; Peres *et al.* 2016). Como fue remarcado por Stevenson (2001), la disponibilidad de frutos, estimados por los frutos caídos, afectó positivamente la biomasa y el número de especies entre primates frugívoros.

Por lo tanto, es importante monitorear la caída de los frutos a lo largo de al menos un año completo para proporcionar estimaciones robustas de la biomasa en todas las estaciones. Las predicciones de nuestros modelos muestran que la recolección de datos de campo será necesaria para generar

estas estimaciones robustas. Estas estimaciones mejorarán nuestro conocimiento sobre lo que realmente se está conservando y dónde podemos encontrarlo dentro del área protegida. Sin embargo, la comparación con los patrones de caída de la fruta en otros sitios con características similares es necesaria para permitir pruebas y evaluaciones de modelos más rigurosos.

XI. CONCLUSIONES

- *Vouacapoua americana* representó el 43% de la abundancia (21,812 frutos) y 64% de biomasa seca de frutos caídos en la FLONA de Amapá. Se encuentran mayormente distribuidos en la zona este de la grilla de estudio, en la cuenca del río Araguari, donde además se produjo mayor biomasa.

- La combinación de espacio, topografía, hidrografía y cobertura de la vegetación fueron importantes para explicar tanto la presencia como la biomasa de los frutos. De las diferentes hipótesis, espacio fue el modelo más importante para explicar estos patrones.

- La interpolación espacial estimó un total de biomasa seca de 114.7 Mg de frutos caídos durante el evento de producción en masa *de V. americana* en 25 km^2 de la Floresta Nacional do Amapá.

- Los frutos caídos anualmente representan un máximo de 0.19% de la biomasa encima del suelo en la Floresta Nacional do Amapá. Con un máximo de 1,345 Mg de frutos caídos en un área de 25 km^2 por año.

XII. RECOMENDACIONES

- Es importante monitorear la caída de los frutos a lo largo de al menos un año completo para proporcionar estimaciones más robustas de la biomasa en todas las estaciones.

- Las predicciones de nuestros modelos muestran que la recolección de datos de campo será necesaria para generar estas estimaciones robustas y exactas. Estas estimaciones mejorarán nuestro conocimiento sobre lo que realmente se está conservando y dónde podemos encontrarlo dentro de un área determinada.

- Es importante realizar este tipo de investigación en otros sitios de Amazonía con características similares o variadas para comparar y contribuir al entendimiento de los procesos ecológicos fundamentales en los bosques tropicales.

- Se recomienda la evaluación de frutos en el suelo como un método rápido y de fácil aplicación en campo que permite muestrear áreas mayores abarcando una mayor amplitud de especies, caracterizando y mensurando de manera eficiente variables claves de un determinado ecosistema.

XIII. BIBLIOGRAFÍA

ALVES, J. C. Z. O. y MIRANDA, I. D. S. 2008. Análise da estrutura de comunidades arbóreas de uma floresta amazônica de Terra Firme aplicada ao manejo florestal. *Acta Amazonica* 38:657-666.

ANA. 2016. Sistema de Monitoramento Hidrológico (Hydrological Monitoring System). Agência Nacional de Águas[[nl]]National Water Agency, Available at http://www.hidroweb.ana.gov.br.

ASNER, G. P., MARTIN, R. E., KNAPP, D. E., TUPAYACHI, R., ANDERSON, C. B., SINCA, F., VAUGHN, N. R. y LLACTAYO, W. 2017. Airborne laser-guided imaging spectroscopy to map forest trait diversity and guide conservation. *Science* 355(6323):385-389.

ASNER, G. P., POWELL, G. V., MASCARO, J., KNAPP, D. E., CLARK, J. K., JACOBSON, J., KENNEDY-BOWDOIN, T., BALAJI, A., PAEZ-ACOSTA, G. y VICTORIA, E. 2010. High-resolution forest carbon stocks and emissions in the Amazon. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107(38):16738-16742.

AVITABILE, V., HEROLD, M., HEUVELINK, G. B. M., LEWIS, S. L., PHILLIPS, O. L., ASNER, G. P., ARMSTON, J., ASHTON, P. S., BANIN, L., BAYOL, N., et al. 2016. An integrated pan-tropical biomass map using multiple reference datasets. *Global change biology* 22(4):1406-1420.

BACCINI, A., GOETZ, S. J., WALKER, W. S., LAPORTE, N. T., SUN, M., SULLA-MENASHE, D., HACKLER, J., BECK, P. S. A., DUBAYAH, R., FRIEDL, M. A., et al. 2012. Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change* 2(3):182-185.

BACCINI, A., WALKER, W. S., CARVAHLO, L., FARINA, M., SULLA-MENASHE, D. y HOUGHTON, R. 2015. Tropical forests are a net carbon source based on new measurements of gain and loss. In review. Global Forest Watch Climate

BARLOW, J. y PERES, C. A. 2006. Effects of single and recurrent wildfires on fruit production and large vertebrate abundance in a central Amazonian forest. *Biodiversity and Conservation* 15(3):985-1012.

BARTHE, S., BINELLI, G., HERAULT, B., SCOTTI-SAINTAGNE, C., SABATIER, D. y SCOTTI, I. 2017. Tropical rainforests that persisted: inferences from the Quaternary demographic history of eight tree species in the Guiana shield. *Molecular Ecology* 26(4):1161-1174.

BASCOMPTE, J. y JORDANO, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:567-593.

BATISTA, A. P. B., DA SILVA APARÍCIO, W. C., DA SILVA APARÍCIO, P., DOS SANTOS, V. S., DE LIMA, R. B. y DE MELLO, J. M. 2015. Caracterização estrutural em uma floresta de terra firme no estado do Amapá, Brasil. *Pesq. flor. bras* 35(81):21-33.

BEGON, M., TOWNSEND, C. R. y HARPER, J. L. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems (Cuarta edición). Blackwell Publishing. 759 pp.

BELLO, C., GALETTI, M., PIZO, M. A., MAGNAGO, L. F. S., ROCHA, M. F., LIMA, R. A. F., PERES, C. A., OVASKAINEN, O. y JORDANO, P. 2015. Defaunation affects carbon storage in tropical forests. *Science Advances* 1(11).

BESNARD, A. G., LA JEUNESSE, I., PAYS, O. y SECONDI, J. 2013. Topographic wetness index predicts the occurrence of bird species in floodplains. *Diversity and Distributions* 19(8):955-963.

BEVEN, K. y KIRKBY, M. J. 1979. A physically based, variable contributing area model of basin hydrology. *Hydrological Sciences Journal* 24(1):43-69.

BHARDWAJ, D., BANDAY, M., PALA, N. A. y RAJPUT, B. S. 2016. Variation of biomass and carbon pool with NDVI and altitude in sub-tropical forests of northwestern Himalaya. *Environmental monitoring and assessment* 188(11):635.

BIVAND, R. y LEWIN-KOH, N. 2013. maptools: Tools for reading and handling spatial objects. *R package version 0.8–39. URL: https://CRAN.R-project.org/package=maptools*.

BLAKE, J. G., LOISELLE, B., MOERMOND, T., LEVEY, D. y DENSLOW, J. 1990. Quantifying abundance of fruits for birds in tropical habitats. *Studies in Avian Biology* 13:73-79.

BOISSIER, O., BOUIGES, A., MENDOZA, I., FEER, F. y FORGET, P.-M. 2014. Rapid Assessment of Seed Removal and Frugivore Activity as a Tool for Monitoring the Health Status of Tropical Forests. *Biotropica* 46(5):633-641.

BRENNING, A. 2008. Statistical geocomputing combining R and SAGA: The example of landslide susceptibility analysis with generalized additive models. *In J. Boehner, T. Blaschke and L. Montanarella (eds.),SAGA-seconds out (= Hamburger Beitraege zur Physischen Geographie und Landschaftsoekologie, vol. 19)* 19:23-32.

BURNHAM, K. P. y ANDERSON, D. R. 2002. Model selection and multi-model inference: A practical information-theoretic approach. Springer, New York. 488 pp.

CAILLAUD, D., CROFOOT, M. C., SCARPINO, S. V., JANSEN, P. A., GARZON-LOPEZ, C. X., WINKELHAGEN, A. J. S., BOHLMAN, S. A. y WALSH, P. D. 2010. Modeling the Spatial Distribution and Fruiting Pattern of a Key Tree Species in a Neotropical Forest: Methodology and Potential Applications. *Plos One* 5(11).

CAMARERO, J. J., ALBUIXECH, J., LÓPEZ-LOZANO, R., CASTERAD, M. A. y MONTSERRAT-MARTÍ, G. 2010. An increase in canopy cover leads to masting in Quercus ilex. *Trees* 24(5):909-918.

CASTRO, E. R., GALETTI, M. y MORELLATO, L. P. C. 2007. Reproductive phenology of Euterpe edulis (Arecaceae) along a gradient in the Atlantic rainforest of Brazil. *Australian Journal of Botany* 55(7):725-735.

CASTRO, E. R. D. y GALETTI, M. 2004. Frugivoria e dispersão de sementes pelo lagarto teiú Tupinambis merianae (Reptilia: Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)* 44(6):91-97.

CHAPMAN, C. A., WRANGHAM, R. y CHAPMAN, L. J. 1994. Indexes of habitat-wide fruit abundance in tropical forests. *Biotropica* 26(2):160-171.

CHARLES-DOMINIQUE, P., ATRAMENTOWICZ, M., CHARLES-DOMINIQUE, M., GERARD, H., HLADIK, A., HLADIK, C. M. y PRÉVOST, M.-F. 1981. Les mammiferes frugivores arboricoles nocturnes d'une foret guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *La Terre et la Vie : Revue d'Ecologie Appliquée* 35(3):341-435.

COSTA, R. D. A. 2013. A identidade e o conhecimento etnobotânico dos moradores da Floresta Nacional do Amapá. (Msc). Macapá, Amapá. Universidade Federal do Amapá, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Tropical. 104 pp.

CROWTHER, T. W., GLICK, H. B., COVEY, K. R., BETTIGOLE, C., MAYNARD, D. S., THOMAS, S. M., SMITH, J. R., HINTLER, G., DUGUID, M. C., AMATULLI, G., et al. 2015. Mapping tree density at a global scale. *Nature* 525(7568):201-205.

CURRAN, L. M. y LEIGHTON, M. 2000. Vertebrate responses to spatiotemporal variation in seed production of mast-fruiting dipterocarpaceae. *Ecological Monographs* 70(1):101-128.

DAMBROS, C. S., MORAIS, J. W., AZEVEDO, R. A. y GOTELLI, N. J. 2016. Isolation by distance, not rivers, control the distribution of termite species in the Amazonian rain forest. *Ecography*.

DE OLIVEIRA, A. N. y DO AMARAL, I. L. 2004. Florística e fitossociologia de uma floresta de vertente na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 34(1):21-34.

DELBART, N., CIAIS, P., CHAVE, J., VIOVY, N., MALHI, Y. y LE TOAN, T. 2010. Mortality as a key driver of the spatial distribution of aboveground biomass in Amazonian forest: results from a dynamic vegetation model. *Biogeosciences* 7(10):3027-3039.

DIAZ-MARTIN, Z., SWAMY, V., TERBORGH, J., ALVAREZ-LOAYZA, P. y CORNEJO, F. 2014. Identifying keystone plant resources in an Amazonian forest using a long-term fruit-fall record. *Journal of Tropical Ecology* 30:291-301.

DIDAN, K. 2015. MOD13Q1 MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m SIN Grid V006. NASA EOSDIS Land Processes DAAC.

DUBAYAH, R. O., SHELDON, S. L., CLARK, D. B., HOFTON, M. A., BLAIR, J. B., HURTT, G. C. y CHAZDON, R. L. 2010. Estimation of tropical forest height and biomass dynamics using lidar remote sensing at La Selva, Costa Rica. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 115(G2):n/a-n/a.

DUTECH, C., MAGGIA, L. y JOLY, H. I. 2000. Chloroplast diversity in Vouacapoua americana (Caesalpiniaceae), a neotropical forest tree. *Molecular Ecology* 9(9):1427-1432.

DUTECH, C., MAGGIA, L., TARDY, C., JOLY, H. I. y JARNE, P. 2003. Tracking a genetic signal of extinction-recolonization events in a neotropical tree species: Vouacapoua americana aublet in french guiana. *Evolution* 57(12):2753-2764.

DUTECH, C., SEITER, J., PETRONELLI, P., JOLY, H. I. y JARNE, P. 2002. Evidence of low gene flow in a neotropical clustered tree species in two rainforest stands of French Guiana. *Molecular Ecology* 11(4):725-738.

FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, M., GARBULSKY, M., PEÑUELAS, J., PEGUERO, G. y ESPELTA, J. M. 2015. Temporal trends in the enhanced vegetation index and spring weather predict seed production in Mediterranean oaks. *Plant ecology* 216(8):1061.

FIGUEIREDO, S. M. D. M., VENTICINQUE, E. M., FIGUEIREDO, E. O. y FERREIRA, E. J. L. 2015. Predicting the distribution of forest tree species using topographic variables and vegetation index in eastern Acre, Brazil. *Acta Amazonica* 45(2):167-174.

FLORINSKY, I. V. 2012. Chapter 3 - Digital Elevation Models. Pp. 31-41 in Florinsky, I. V. (ed.). Digital Terrain Analysis in Soil Science and Geology. Academic Press, Boston. 31-41 pp.

FORGET, P.-M. 1990. Seed-dispersal of Vouacapoua americana (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6(4):459-468.

FORGET, P. M. 1994. Recruitment pattern of Vouacapoua-Americana (Caesalpiniaceae), a rodent-dispersed tree specie in French-Guiana. *Biotropica* 26(4):408-419.

FORGET, P. M. 1997. Effect of microhabitat on seed fate and seedling performance in two rodent-dispersed tree species in rain forest in French Guiana. *Journal of Ecology* 85(5):693-703.

FORGET, P. M., MERCIER, F. y COLLINET, F. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees Carapa procera (Meliaceae) and Vouacapoua americana (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15:301-313.

FORTIN, M.-J. y DALE, M. R. T. 2005. Spatial analysis: a guide for ecologists. Cambridge University Press, New York. 365 pp.

GENINI, J., GALETTI, M. y MORELLATO, L. P. C. 2009. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora* 204(2):131-145.

GIBSON, J. P. y WHEELWRIGHT, N. T. 1995. Genetic structure in a population of a tropical tree Ocotea tenera (Lauraceae): influence of avian seed dispersal. *Oecologia* 103(1):49-54.

GUIMARÃES, P. R., JR., GALETTI, M. y JORDANO, P. 2008. Seed Dispersal Anachronisms: Rethinking the Fruits Extinct Megafauna Ate. *Plos One* 3(3):e1745.

GUISAN, A. y ZIMMERMANN, N. E. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135(2–3):147-186.

HANYA, G., STEVENSON, P., VAN NOORDWIJK, M., WONG, S. T., KANAMORI, T., KUZE, N., AIBA, S.-I., CHAPMAN, C. A. y VAN SCHAIK, C. 2011. Seasonality in fruit availability affects frugivorous primate biomass and species richness. *Ecography* 34(6):1009-1017.

HASTIE, T. J. y TIBSHIRANI, R. J. 1990. Generalized additive models. CRC press.

HENDERSON, A., FISCHER, B., SCARIOT, A., PACHECO, M. A. W. y PARDINI, R. 2000. Flowering phenology of a palm community in a central Amazon forest. *Brittonia* 52(2):149-159.

HIJMANS, R. J. y VAN ETTEN, J. 2014. raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 2.5-8. URL: https://CRAN.R-project.org/package=raster.

HOLLY, K. G., SANDRA, B., JOHN, O. N. y JONATHAN, A. F. 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters* 2(4):045023.

HOWE, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. *Seed dispersal* 123:189.

HOWE, H. F. y SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.

ICMBIO. 2014. Plano de Manejo da Floresta Nacional do Amapá. Pp. 222 in AMBIENTE, M. D. M. (ed.). Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Macapá, Amapá. 222 pp.

JANSEN, P. A., BONGERS, F. y VAN DER MEER, P. J. 2008. Is farther seed dispersal better? Spatial patterns of offspring mortality in three rainforest tree species with different dispersal abilities. *Ecography* 31(1):43-52.

JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104(940):501-528.

JIANG, Z., HUETE, A. R., DIDAN, K. y MIURA, T. 2008. Development of a two-band enhanced vegetation index without a blue band. *Remote Sensing of Environment* 112(10):3833-3845.

JOHNSON, M. O., GALBRAITH, D., GLOOR, M., DE DEURWAERDER, H., GUIMBERTEAU, M., RAMMIG, A., THONICKE, K., VERBEECK, H., RANDOW, C. y MONTEAGUDO, A. 2016. Variation in stem mortality rates determines patterns of above-ground biomass in Amazonian forests: implications for dynamic global vegetation models. *Global change biology* 22(12):3996-4013.

JORDANO, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp. 125-166 in Fenner, M. (ed.). Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. CABI, Wallingford, UK. 125-166 pp.

JORDANO, P. I. M. F. E., PP. . PUBL., , UK. 2000. Fruits and Frugivory. Pp. 125–166 in Fenner, M. (ed.). Seeds: The ecology of regeneration in plant communities. CABI, Wallingford, UK. 125–166 pp.

KELLY, D. y SORK, V. L. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33(1):427-447.

KOPPEN, W. 1936. Das geographische System der Klimate. vol. 1, part C. *Koppen, W., & R. Geiger. Handbuch der Klimatologie. Gebr. Bornträger, Berlin*.

KOTTEK, M., GRIESER, J., BECK, C., RUDOLF, B. y RUBEL, F. 2006. World map of the Koppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15(3):259-263.

LA NOTTE, A., D'AMATO, D., MÄKINEN, H., PARACCHINI, M. L., LIQUETE, C., EGOH, B., GENELETTI, D. y CROSSMAN, N. D. 2017. Ecosystem services classification: A systems ecology perspective of the cascade framework. *Ecological Indicators* 74:392-402.

LIAW, A. y WIENER, M. 2002. Classification and regression by randomForest. *R news* 2(3):18-22.

LU, L., REN, Z., YUE, Y., YU, X., LU, S., LI, G., LI, H., WEI, J., LIU, J., MU, Y., et al. 2016. Niche modeling predictions of the potential distribution of Marmota himalayana, the host animal of plague in Yushu County of Qinghai. *BMC Public Health* 16(1):183.

MAGNUSSON, W., BRAGA-NETO, R., PEZZINI, F., BACCARO, F., BERGALLO, H., PENHA, J., RODRIGUES, D., VERDADE, L. M., LIMA, A., ALBERNAZ, A. L., et al. 2013. Biodiversidade e monitoramento ambiental integrado

(Biodiversity and integrated environmental monitoring). PPBio INPA, Manaus.

MAGNUSSON, W. E., LIMA, A. P., LUIZÃO, R., LUIZÃO, F., COSTA, F. R. C., CASTILHO, C. V. D. y KINUPP, V. F. 2005. RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in long-term ecological research sites. *Biota Neotropica* 5(2):19-24.

MENDOZA, I., MARTIN, G., CAUBERE, A., CHÂTELET, P., HARDY, I., JOUARD, S. y FORGET, P.-M. 2015. Does masting result in frugivore satiation? A test with Manilkara trees in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 31(6):553-556.

MENDOZA, I., PERES, C. A. y MORELLATO, L. P. C. 2017. Continental-scale patterns and climatic drivers of fruiting phenology: A quantitative Neotropical review. *Global and Planetary Change* 148:227-241.

MEYER, D., DIMITRIADOU, E., HORNIK, K., WEINGESSEL, A. y LEISCH, F. 2017. e1071: Misc Functions of the Department of Statistics, Probability Theory Group.

MINOR, D. M. y KOBE, R. K. 2017. Masting synchrony in northern hardwood forests: super-producers govern population fruit production. *Journal of Ecology* 105(4):987-998.

MULLER-LANDAU, H. C., WRIGHT, S. J., CALDERON, O., CONDIT, R. y HUBBELL, S. P. 2008. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest. *Journal of Ecology* 96(4):653-667.

NOBRE, A. D., CUARTAS, L. A., HODNETT, M., RENNÓ, C. D., RODRIGUES, G., SILVEIRA, A., WATERLOO, M. y SALESKA, S. 2011. Height Above the

Nearest Drainage – a hydrologically relevant new terrain model. *Journal of Hydrology* 404(1–2):13-29.

NORRIS, D. 2014. Model Thresholds are More Important than Presence Location Type: Understanding the Distribution of Lowland tapir (Tapirus Terrestris) in a Continuous Atlantic Forest of Southeast Brazil. *Tropical Conservation Science* 7(3):529-547.

OLIVEIRA, L. P. S. D., SOTTA, E. D. y HIGUCHI, N. 2012. Biomass Quantification in Amapá's State Forest: Carbon Stock Allometry and Estimate. Pp. 43. *Amapá's State Forest Institution-IEF. Technical Series*. INSTITUTO ESTADUAL DE FLORESTAS DO AMAPÁ, Macapá. 43 pp.

OSTFELD, R. S. y KEESING, F. 2000. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 15(6):232-237.

PALAGHIANU, C. y DRAGOI, M. 2016. Patterns of mast fruiting-a stochastic approach. *arXiv preprint arXiv:1601.07041*.

PEARSE, I. S., KOENIG, W. D. y KELLY, D. 2016. Mechanisms of mast seeding: resources, weather, cues, and selection. *New Phytologist* 212(3):546-562.

PEBESMA, E. J. 2004. Multivariable geostatistics in S: the gstat package. *Computers & Geosciences* 30(7):683-691.

PEBESMA, E. J. y BIVAND, R. S. 2005. Classes and methods for spatial data in R. Pp. 9-13. *R news*. URL: http://cran.r-project.org/doc/Rnews/. 9-13 pp.

PEREIRA, L. A., PINTO SOBRINHO, F. D. A. y COSTA NETO, S. V. D. 2011. Florística e estrutura de uma mata de terra firme na reserva de desenvolvimento sustentável rio Iratapuru, Amapá, Amazônia Oriental, Brasil.

PEREIRA, L. A., SENA, K. S., DOS SANTOS, M. R. y NETO, S. V. C. 2007. Aspectos florísticos da FLONA do Amapá e sua importância na conservação da biodiversidade. *Revista Brasileira de Biociências* 5(S2):pg. 693-695.

PERES, C. A., EMILIO, T., SCHIETTI, J., DESMOULIÈRE, S. J. y LEVI, T. 2016. Dispersal limitation induces long-term biomass collapse in overhunted Amazonian forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(4):892-897.

PLATTS, P. J., MCCLEAN, C. J., LOVETT, J. C. y MARCHANT, R. 2008. Predicting tree distributions in an East African biodiversity hotspot: model selection, data bias and envelope uncertainty. *Ecological Modelling* 218(1–2):121-134.

PRATES-CLARK, C. D. C., SAATCHI, S. S. y AGOSTI, D. 2008. Predicting geographical distribution models of high-value timber trees in the Amazon Basin using remotely sensed data. *Ecological Modelling* 211(3–4):309-323.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2016. R: A language and environment for statistical computing R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL : https://www.R-project.org/.

RABUS, B., EINEDER, M., ROTH, A. y BAMLER, R. 2003. The shuttle radar topography mission - a new class of digital elevation models acquired by spaceborne radar. *Isprs Journal of Photogrammetry and Remote Sensing* 57(4):241-262.

RENNÓ, C. D., NOBRE, A. D., CUARTAS, L. A., SOARES, J. V., HODNETT, M. G., TOMASELLA, J. y WATERLOO, M. J. 2008. HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sensing of Environment* 112(9):3469-3481.

RODRIGUES, W. A., FURCH, K. y KLINGE, H. 2001. Comparative study of the litterfall in a primary and secondary terra firme forest in the vicinity of Manaus, State of Amazonas, Brazil. *Amazoniana* 16(3/4):441-462.

SAATCHI, S. S., HARRIS, N. L., BROWN, S., LEFSKY, M., MITCHARD, E. T. A., SALAS, W., ZUTTA, B. R., BUERMANN, W., LEWIS, S. L., HAGEN, S., et al. 2011. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108(24):9899-9904.

SAATCHI, S. S., HOUGHTON, R. A., DOS SANTOS ALVALÁ, R. C., SOARES, J. V. y YU, Y. 2007. Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global change biology* 13(4):816-837.

SABATIER, D. 1985. Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. *Revue d'Ecologie (Terrre et Vie)* 40:89–320.

SCHIETTI, J., EMILIO, T., RENNO, C. D., DRUCKER, D. P., COSTA, F. R. C., NOGUEIRA, A., BACCARO, F. B., FIGUEIREDO, F., CASTILHO, C. V., KINUPP, V., et al. 2014. Vertical distance from drainage drives floristic composition changes in an Amazonian rainforest. *Plant Ecology & Diversity* 7(1-2):241-253.

SEIDLER, T. G. y PLOTKIN, J. B. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *Plos Biology* 4(11):2132-2137.

SITUMORANG, J. P. y SUGIANTO, S. 2016. Estimation of Carbon Stock Stands using EVI and NDVI Vegetation Index in Production Forest of Lembah Seulawah Sub-District, Aceh Indonesia. *Aceh International Journal of Science and Technology* 5(3).

STARR, C. y TAGGART, R. 2008. Biología la unidad y la diversidad de la vida. *Innovación Educativa* 8(45).

STEEGE, H. T. y PERSAUD, C. A. 1991. The phenology of Guyanese timber species: a compilation of a century of observations. *Plant ecology* 95(2):177-198.

TER STEEGE, H., PITMAN, N. C. A., SABATIER, D., BARALOTO, C., SALOMÃO, R. P., GUEVARA, J. E., PHILLIPS, O. L., CASTILHO, C. V., MAGNUSSON, W. E., MOLINO, J.-F., et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342.

TER STEEGE, H., SABATIER, D., CASTELLANOS, H., VAN ANDEL, T., DUIVENVOORDEN, J., ADALARDO DE OLIVEIRA, A., EK, R., LILWAH, R., MAAS, P. y MORI, S. 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 16(06):801-828.

TERBORGH, J. y ANDRESEN, E. 1998. The composition of Amazonian forests: patterns at local and regional scales. *Journal of Tropical Ecology* 14(05):645-664.

THE ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161(2):105-121.

TRAISSAC, S. y PASCAL, J. P. 2014. Birth and life of tree aggregates in tropical forest: hypotheses on population dynamics of an aggregated shade-tolerant species. *Journal of Vegetation Science* 25(2):491-502.

VAN SCHAIK, C. P., TERBORGH, J. W. y WRIGHT, S. J. 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24(1):353-377.

WHITE, L. J. T. 1994. Patterns of fruit-fall phenology in the Lopé Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 10(3):289-312.

WICKHAM, H. 2009. ggplot2: elegant graphics for data analysis. Springer Science & Business Media.

WOOD, S. 2006. Generalized additive models: an introduction with R. CRC press.

WRIGHT, J. S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130(1):1-14.

ZEE. 2008. Macrodiagnóstico do Estado do Amapá: primeira aproximação do ZEE. in IEPA (ed.). Equipe Técnica do ZEE - AP, Macapá, Amapá.

ZHANG, H., YUAN, W., DONG, W. y LIU, S. 2014. Seasonal patterns of litterfall in forest ecosystem worldwide. *Ecological Complexity* 20:240-247.

ZHANG, S. Y. y WANG, L. X. 1995. Comparison of 3 fruit census methods in French-Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 11:281-294.

ANEXOS

Anexo 1. Biomasa, abundancia y frecuencia de las especies de los frutos caídos encontrados en mayo y junio en la Floresta Nacional do Amapá. Abundancia definida como el número total de conteo. Frecuencia definida como el número de parcelas donde la especie fue encontrada.

Familia/Especie	Peso seco (g)	Dominancia (%)	Abundancia	Frecuencia
ANNONACEAE				
Duguetia cadaverica Huber.	26.5	0.007	2	1
Fusaea longifolia (Aubl.) Saff.	468.7	0.118	11	6
APOCYNACEAE				
Ambelania acida Aubl.	35.6	0.009	10	1
Geissospermum laeve (Vell.) Miers	229.5	0.058	9	2
Geissospermum sericeum Miers.	3205.3	0.805	1027	11
ARECACEAE				
Astrocaryum gynacanthum Mart.	4.2	0.001	1	1
Euterpe oleracea Mart.	2339.7	0.587	1786	3
BIGNONIACEAE				
Fridericia mollis (Vahl) L.G.Lohmann	30.8	0.008	1	1
Jacaranda copaia (Aubl.) D.Don.	7619.7	1.913	109	4
BOMBACACEAE				
Pachira sp.	30.2	0.008	3	1
BURSERACEAE				
Protium sp1	420.5	0.106	378	11
Protium sp2	321.7	0.081	383	12
Protium tenuifolium (Engl.) Engl.	180.9	0.045	86	4
Tetragastris altissima (Aubl.) Swart	201.7	0.051	80	4
CARYOCARACEAE				
Caryocar glabrum (Aubl.) Pers.	2100.7	0.527	33	5
Caryocar villosum (Aubl.) Pres.	19972.7	5.015	151	4
CHRYSOBALANACEAE				
Licania canescens	470.9	0.118	75	2
Licania macrophylla Benth.	139.5	0.035	3	1
Licania sp1	6069.9	1.524	263	14
Licania sp2	44.3	0.011	7	2
CLUSIACEAE				
Clusia grandiflora Splitg.	11969.8	3.005	282	11
EBENACEAE				
Diospyros dichroa Sandwith	2994.3	0.752	177	8
ELAEOCARPACEAE				
Sloanea garckeana K.Schum.	525.3	0.132	270	3
Sloanea grandiflora Sm.	697.22	0.175	126	1
Sloanea sp	16.3	0.004	2	1

Familia/Especie	Peso seco (g)	Dominancia (%)	Abundancia	Frecuencia
EUPHORBIACEAE				
Glycidendron sp.	5040.0	1.265	280	1
Hevea brasiliensis (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.	4019.9	1.009	407	6
Mabea caudata Pax & K.Hoffm.	37.3	0.009	44	1
FABACEAE				
Batesia floribunda Benth.	32.1	0.008	7	1
Cassia fastuosa Willd. ex Benth.	157.2	0.039	3	1
Dinizia excelsa Ducke	181.3	0.046	35	2
Dipteryx odorata (Aubl.) Willd.	955.3	0.240	77	8
Hymenaea courbaril L.	1558.5	0.391	56	1
Indet. 2	615.0	0.154	249	2
Inga alba (Sw.) Willd.	3878.5	0.974	109	4
Inga capitata Desv.	8069.4	2.026	407	13
Inga heterophylla Willd.	7.9	0.002	1	1
Inga sp1	1373.0	0.345	102	4
Inga sp2	191.2	0.048	15	1
Inga sp3	937.2	0.235	208	2
Inga sp4	475.0	0.119	32	1
Inga sp5	186.3	0.047	17	3
Inga sp6	17.8	0.004	2	1
Inga sp7	39.3	0.010	8	1
Mucuna sp	2826.8	0.710	22	3
Parkia pendula (Willd.) Walp.	29.0	0.007	7	1
Pseudopiptadenia psilostachya (DC.) G.P.Lewis & M.P.Lima	6050.6	1.519	193	3
Vatairea guianensis Aubl.	3831.6	0.962	255	11
Vouacapoua americana Aubl.	255488.5	64.146	9425	62
HUMIRIACEAE				
Vantanea sp	1138.0	0.286	26	1
NO IDENTIFICADOS				
Indet 1	85.3	0.021	1	1
Indet 3	50.4	0.013	13	1
Indet 4	155.2	0.039	40	1
Indet 5	211.6	0.053	65	1
LECYTHIDACEAE				
Couratari guianensis Aubl.	3948.7	0.991	84	5
Couratari multiflora (Sm.) Eyma	117.8	0.030	104	3
Eschweilera alata A.C.Sm.	2153.1	0.541	95	5
Eschweilera pedicellata (Rich.) S.A.Mori.	4752.4	1.193	228	8
Eschweilera sp1	1742.7	0.438	53	2
Eschweilera sp2	1287.0	0.323	76	3
Lecythis corrugata Poit.	1003.7	0.252	211	9

Familia/Especie	Peso seco (g)	Dominancia (%)	Abundancia	Frecuencia
LOGAGINACEAE				
Strychnos sp.	176.3	0.044	2	1
MELASTOMATACEAE				
Bellucia grossularioides (L.) Triana	10.5	0.003	16	1
MELIACEAE				
Carapa guianensis Aubl.	118.8	0.030	2	1
MORACEAE				
Ficus sp	49.4	0.012	12	1
Helicostylis pedunculata Benoist	17.0	0.004	19	3
MYRTACEAE				
Eugenia sp.	557.7	0.140	303	8
Psidium sartorianum (O.Berg) Nied.	24.0	0.006	68	2
OCHNACEAE				
Ouratea sp.	15.7	0.004	12	1
PASSIFLORACEAE				
Passiflora sp.	86.8	0.022	30	3
POLYGALACEAE				
Moutabea guianensis	850.0	0.213	50	1
SAPINDACEAE				
Paullinia sp.	16.7	0.004	100	1
SAPOTACEAE				
Chrysophyllum durifructum (W.A.Rodrigues) T.D.Penn.	1048.3	0.263	18	2
Manilkara huberi (Ducke) Chevalier.	3494.0	0.877	1008	17
Manilkara sp1	10.4	0.003	15	1
Manilkara sp2	188.0	0.047	94	3
Pouteria heterosepala	23.6	0.006	2	1
Pouteria hispida Eyma	320.5	0.080	157	6
Pouteria jariensis Pires & T.D.Penn.	27.3	0.007	11	2
Pouteria macrophylla (Lam.) Eyma.	5958.2	1.496	82	9
Pouteria sp1	2746.5	0.690	146	5
Pouteria sp2	943.8	0.237	46	2
Pouteria torta	386.4	0.097	23	2
STERCULIACEAE				
Sterculia excelsa Mart.	4105.7	1.031	226	13
TILIACEAE				
Apeiba macropetala Ducke.	3734.0	0.938	310	9
VOCHYSIACEAE				
Vochysia rufescens W.A.Rodrigues	619.4	0.156	834	7

Anexo 2. Variables ambientales y variables respuesta por parcelas. El área fue calculada en hectáreas con la longitud de la parcela

.

N	Parcela ID	Altitud	Pendiente	Aspecto	TWI	SWI	HAND	HDND	AGLB	Latitud	Longitud	Área	Biomasa	Riqueza	H'
1	LO1_0.25-0.5	112.0	6.7	242.8	11.0	8.3	12.3	278.6	309.3	431227.0	106795.4	0.05	104.1835	30	0.808
2	LO1_0.5	109.1	6.1	276.6	12.8	8.2	8.5	442.8	306.1	431019.4	106722.8	0.05	26.70119	50	1.491
3	LO1_0.5-0.75	103.7	5.9	212.4	17.4	8.2	3.4	312.1	287.9	430985.8	106798.9	0.05	32.32799	70	1.699
4	LO1_1.25-1.5	105.8	7.4	197.3	14.3	7.2	5.4	471.2	278.6	430236.5	106819.2	0.05	5.3639	20	0.622
5	LO1_1.5	112.9	8.2	114.3	11.3	7.1	12.4	549.8	289.6	430197.1	106742.5	0.05	31.33041	70	1.469
6	LO1_1.5-1.75	101.4	8.8	261.1	13.6	7.4	3.0	166.4	263.9	429981.3	106822.2	0.05	13.56716	20	0.632
7	LO1_2.25-2.5	111.9	6.5	155.0	16.8	7.4	16.4	908.5	299.5	429244.0	106824.1	0.05	16.1074	20	0.611
8	LO1_2.5	119.3	8.4	91.1	12.8	7.4	23.4	973.2	303.8	429097.6	106727.4	0.05	78.83028	90	1.212
9	LO1_2.5-2.75	126.9	5.2	163.9	11.9	7.6	30.5	1158.9	309.0	428991.1	106832.0	0.05	76.68313	40	1.062
10	LO1_3.25-3.5	127.8	8.2	205.5	11.8	7.2	30.0	784.8	281.8	428251.4	106820.5	0.05	49.75854	20	0.242
11	LO1_3.5	115.3	5.8	261.8	12.3	8.1	17.7	425.3	244.4	428026.9	106862.4	0.05	63.97141	70	1.180
12	LO1_3.5-3.75	114.9	5.8	261.6	12.5	8.3	17.8	419.1	245.6	427982.3	106808.2	0.05	25.07485	20	0.206
13	LO1_4.25-4.5	112.8	7.7	143.9	11.7	7.9	22.9	535.4	287.1	427233.5	106803.2	0.05	19.2678	20	0.143
14	LO1_4.5	114.9	7.3	219.2	12.9	7.7	24.5	430.1	278.6	426948.1	106835.3	0.05	47.37406	90	1.226
15	LO1_4.5-4.75	112.5	7.4	221.2	13.4	7.7	22.0	383.8	275.7	426980.8	106791.0	0.05	30.0719	20	0.462
16	LO2_0.25-0.5	102.0	7.9	168.7	16.2	8.4	7.6	78.3	281.5	431244.0	107788.6	0.05	80.59218	20	0.169
17	LO2_0.5	105.6	9.8	169.0	13.9	8.1	8.7	111.1	272.1	431093.0	107773.3	0.05	119.29994	80	1.174

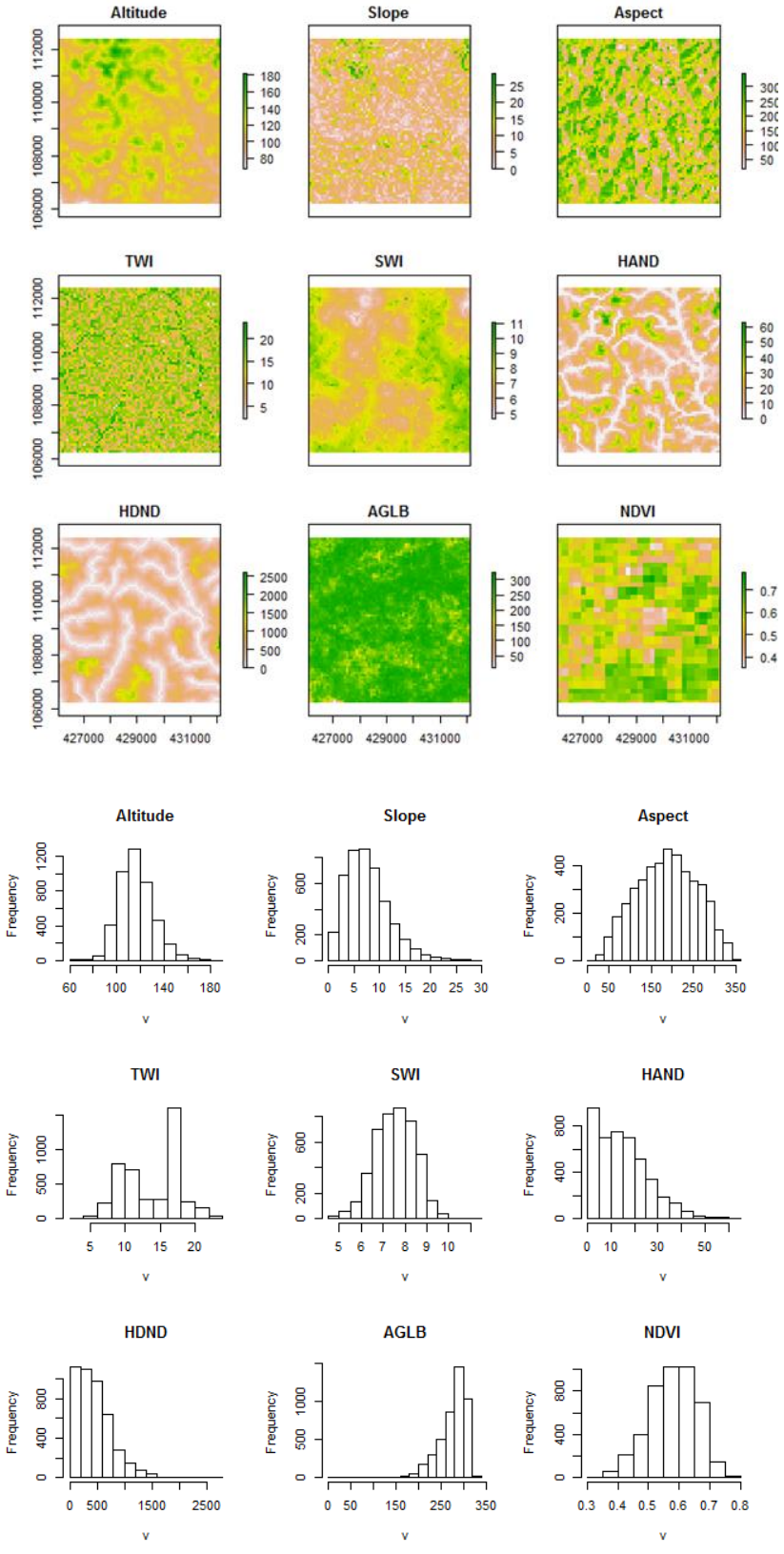
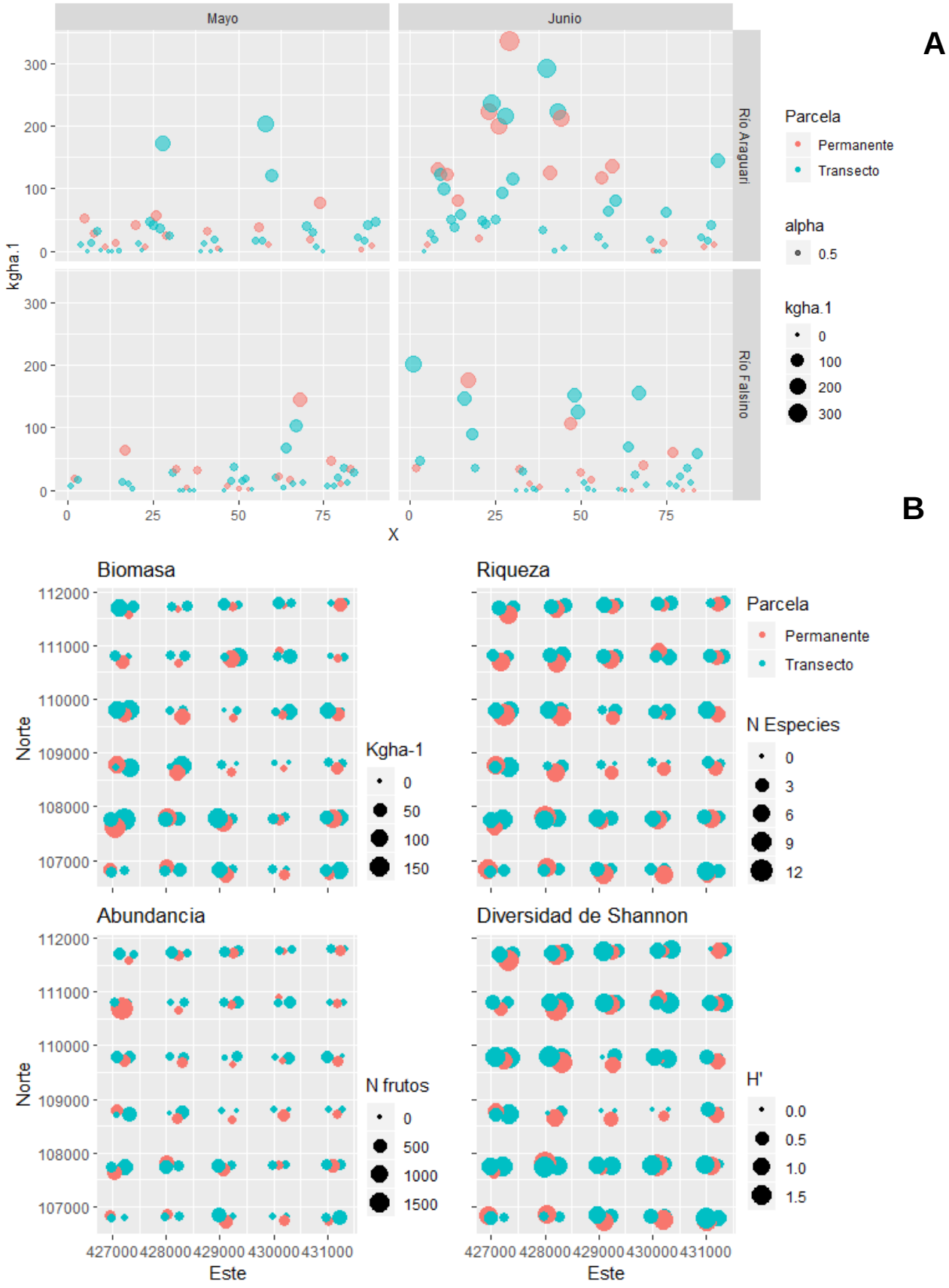
N	Parcela ID	Altitud	Pendiente	Aspecto	TWI	SWI	HAND	HDND	AGLB	Latitud	Longitud	Área	Biomasa	Riqueza	H'
18	LO2_0.5-0.75	109.0	8.2	172.0	11.5	8.2	12.0	161.2	283. 4	430981.0	107795.9	0.05	49.90872	40	1.102
19	LO2_1.25-1.5	115.2	9.6	141.9	11.2	6.8	14.1	380.1	281.6	430226.7	107793.1	0.05	19.1193	20	0.690
20	LO2_1.5	120.1	6.6	224.3	9.8	7.2	18.3	436.1	257.6	430094.9	107755.2	0.05	31.2412	70	1.790
21	LO2_1.5-1.75	120.4	6.0	218.8	11.6	7.3	18.6	427.9	251.7	429990.0	107775.2	0.05	30.41306	50	1.304
22	LO2_2.25-2.5	113.4	7.5	110.8	14.0	6.8	8.2	373.7	232.7	429224.5	107772.7	0.05	22.246	40	1.292
23	LO2_2.5	125.0	7.5	118.0	14.4	6.7	20.4	849.0	271.4	429059.7	107699.4	0.05	114.17339	40	0.222
24	LO2_2.5-2.75	133.9	8.0	171.1	11.1	6.6	29.5	814.9	274.1	428978.4	107770.3	0.05	141.49433	60	0.936
25	LO2_3.25-3.5	103.9	5.7	171.1	17.5	7.8	3.3	99.7	239.8	428230.1	107764.5	0.05	46.89268	60	1.224
26	LO2_3.5	110.0	8.6	159.9	13.2	7.4	10.6	353.2	227.6	428017.0	107805.6	0.05	128.52195	120	1.913
27	LO2_3.5-3.75	109.1	8.3	159.8	13.5	7.3	9.9	380.3	234.9	427990.1	107750.6	0.05	65.78586	80	1.571
28	LO2_4.25-4.5	112.1	10.2	159.2	12.5	6.7	15.8	1344.4	234.8	427230.9	107747.4	0.05	194.58818	90	1.485
29	LO2_4.5	116.1	8.5	154.0	10.9	6.8	19.8	1398.5	270.6	427050.5	107622.8	0.05	179.97977	50	0.342
30	LO2_4.5-4.75	126.1	9.9	163.7	11.9	6.5	29.7	1576.3	272.9	426980.1	107746.2	0.05	69.2592	50	0.957
31	LO3_0.25-0.5	97.3	9.6	176.9	13.3	8.8	3.2	84.6	260.1	431282.7	108796.9	0.05	13.915	10	0.000
32	LO3_0.5	98.5	10.9	98.5	14.8	8.7	3.0	152.4	269.8	431181.4	108711.0	0.05	32.39401	40	0.864
33	LO3_0.5-0.75	115.9	10.1	153.8	14.6	8.4	19.6	440.0	269.1	431032.6	108807.7	0.05	14.51838	20	0.691
34	LO3_1.25-1.5	121.1	6.5	240.2	14.6	8.0	17.2	693.9	306.6	430290.0	108812.9	0.05	0.00	0	0.000
35	LO3_1.5	111.2	7.0	234.6	14.8	7.6	5.3	462.4	291.7	430198.5	108690.6	0.05	6.91987	30	0.277
36	LO3_1.5-1.75	110.2	4.7	117.0	14.5	7.6	3.1	325.7	294.3	430009.5	108807.3	0.05	1.0377	10	0.000
37	LO3_2.25-2.5	113.0	5.8	99.9	13.8	7.3	5.3	187.0	305.5	429308.2	108784.5	0.05	0.00	0	0.000

N	Parcela ID	Altitud	Pendiente	Aspecto	TWI	SWI	HAND	HDND	AGLB	Latitud	Longitud	Área	Biomasa	Riqueza	H'
38	LO3_2.5	120.7	11.2	64.9	11.5	6.7	12.4	311.4	310.1	429231.9	108629.9	0.05	18.25664	30	0.567
39	LO3_2.5-2.75	124.9	10.0	213.8	13.0	6.7	17.0	445.3	291.3	429042.0	108781.2	0.05	16.698	10	0.000
40	LO3_3.25-3.5	121.5	4.5	133.1	11.9	7.9	16.9	345.5	302.3	428306.0	108753.3	0.05	151.7935	30	0.381
41	LO3_3.5	125.4	9.2	133.4	15.9	7.2	21.2	423.1	296.3	428199.6	108634.8	0.05	78.601	70	0.948
42	LO3_3.5-3.75	122.7	6.5	268.3	15.3	7.4	13.9	437.2	295.8	428059.9	108738.7	0.05	0.8054	10	0.000
43	LO3_4.25-4.5	119.7	3.9	210.8	14.3	7.9	18.8	521.7	298.2	427328.5	108720.2	0.05	121.47317	90	1.335
44	LO3_4.5	119.3	2.0	179.4	10.1	8.9	19.2	604.2	309.1	427085.9	108780.6	0.05	108.32705	70	0.771
45	LO3_4.5-4.75	118.9	2.7	180.6	10.3	8.7	18.7	526.5	305.4	427075.7	108714.6	0.05	2.93955	20	0.515
46	LO4_0.25-0.5	96.3	5.3	190.6	17.5	8.4	0.6	129.8	260.8	431273.7	109794.7	0.05	0.00	0	0.000
47	LO4_0.5	95.0	5.6	106.7	16.4	8.4	0.2	39.3	245.8	431196.7	109720.1	0.026	56.30557692	96	0.823
48	LO4_0.5-0.75	105.6	6.8	154.0	12.9	8.8	6.4	171.9	248.4	431016.2	109787.9	0.05	83.50862	60	0.659
49	LO4_1.25-1.5	108.5	9.5	191.8	14.1	8.4	5.9	164.5	295.2	430282.7	109757.9	0.05	80.7001	50	1.131
50	LO4_1.5	99.0	6.5	108.7	18.0	8.2	0.4	53.2	283.5	430179.9	109708.7	0.016	14.71528125	31	0.000
51	LO4_1.5-1.75	103.2	7.1	101.1	13.3	8.2	1.9	174.8	255.7	430042.5	109777.9	0.05	13.14785	30	0.913
52	LO4_2.25-2.5	118.1	5.3	252.7	12.8	7.9	12.2	547.9	289.5	429311.0	109791.9	0.05	10.75768	30	0.652
53	LO4_2.5	118.8	4.4	231.7	12.4	8.0	12.2	685.6	295.9	429248.5	109644.2	0.044	8.839215909	34	0.808
54	LO4_2.5-2.75	117.7	5.2	107.2	16.2	7.8	11.5	631.1	298.6	429076.1	109786.3	0.05	0.0588	10	0.000
55	LO4_3.25-3.5	124.5	7.3	158.6	13.2	6.7	11.7	457.6	302.4	428314.7	109786.4	0.05	20.2184	40	1.105
56	LO4_3.5	126.4	10.3	116.6	12.3	6.5	13.3	461.3	304.5	428306.7	109678.8	0.05	77.60796	90	1.588
57	LO4_3.5-3.75	137.3	6.3	192.1	11.9	6.9	23.1	574.7	305.2	428076.6	109795.6	0.05	12.36554	60	1.557

N	Parcela ID	Altitud	Pendiente	Aspecto	TWI	SWI	HAND	HDND	AGLB	Latitud	Longitud	Área	Biomasa	Riqueza	H'
58	LO4_4.25-4.5	124.1	9.1	202.9	16.0	7.0	18.1	341.5	276.5	427334.5	109780.0	0.05	133.70059	70	1.634
59	LO4_4.5	115.7	8.5	183.9	17.1	7.1	9.6	222.4	270.6	427239.3	109705.7	0.05	72.82746	120	0.994
60	LO4_4.5-4.75	116.9	5.7	121.7	14.1	7.6	12.6	407.8	271.3	427090.5	109781.4	0.05	100.60772	50	1.309
61	LO5_0.25-0.5	132.4	12.8	151.3	13.7	6.7	30.1	512.6	297.7	431307.9	110790.5	0.05	10.64541	40	1.201
62	LO5_0.5	132.6	12.9	152.0	13.3	6.7	30.4	521.3	298.4	431195.1	110767.5	0.05	11.07346	40	0.650
63	LO5_0.5-0.75	129.3	10.3	265.8	11.0	7.5	25.7	489.4	300.6	431057.5	110798.8	0.05	1.8901	30	0.791
64	LO5_1.25-1.5	114.1	6.5	211.0	12.7	8.6	6.6	106.7	308.6	430310.8	110793.5	0.05	67.49072	50	1.542
65	LO5_1.5	112.6	7.5	113.4	17.2	8.1	5.2	134.0	310.6	430111.1	110891.8	0.05	8.0986	50	0.766
66	LO5_1.5-1.75	115.4	9.5	66.1	16.3	7.8	7.5	181.7	314.0	430075.1	110791.8	0.05	16.71719	20	0.468
67	LO5_2.25-2.5	142.5	8.1	208.7	11.1	6.7	34.1	588.3	301.0	429336.6	110795.0	0.05	128.69497	40	0.726
68	LO5_2.5	137.5	8.8	200.9	11.6	6.7	29.2	502.5	301.0	429218.9	110750.1	0.05	92.84799	80	1.375
69	LO5_2.5-2.75	125.0	8.5	227.0	15.8	6.9	15.5	329.2	274.8	429086.2	110793.8	0.05	9.24528	40	1.106
70	LO5_3.25-3.5	150.8	10.0	221.0	13.4	6.4	32.4	303.6	291.6	428338.7	110801.6	0.05	29.87874	60	1.738
71	LO5_3.5	139.9	14.3	269.9	14.2	6.5	18.5	142.3	290.3	428224.1	110664.6	0.05	9.77944	80	1.827
72	LO5_3.5-3.75	128.4	8.3	175.2	15.9	7.0	7.3	109.2	288.2	428098.5	110799.9	0.05	14.33979	40	0.909
73	LO5_4.25-4.5	106.4	7.4	188.8	11.1	7.4	4.3	109.6	289.7	427309.9	110797.0	0.05	2.90506	20	0.424
74	LO5_4.5	101.3	6.5	176.6	15.8	7.7	1.6	94.4	267.8	427184.1	110689.5	0.034	45.00657353	103	0.529
75	LO5_4.5-4.75	110.9	11.9	169.5	15.2	7.3	11.0	280.9	243.1	427044.7	110801.6	0.05	30.6551	20	0.619
76	LO6_0.25-0.5	131.5	6.4	227.5	16.2	7.5	23.5	787.0	279.3	431340.4	111802.4	0.05	7.9173	20	0.521
77	LO6_0.5	131.6	5.8	238.4	16.0	7.7	23.6	814.1	282.6	431232.7	111762.5	0.05	52.5418	40	0.872

N	Parcela ID	Altitud	Pendiente	Aspecto	TWI	SWI	HAND	HDND	AGLB	Latitud	Longitud	Área	Biomasa	Riqueza	H'
78	LO6_0.5-0.75	132.6	3.3	203.8	13.3	8.5	23.9	822.3	275.7	431084.0	111790.5	0.05	6.54381	10	0.000
79	LO6_1.25-1.5	117.6	7.2	135.1	9.9	8.4	8.5	226.0	300.1	430344.8	111789.2	0.05	20.60842	40	1.296
80	LO6_1.5	127.4	6.0	145.6	12.7	8.1	18.9	557.4	300.0	430203.2	111746.0	0.05	5.1423	20	0.318
81	LO6_1.5-1.75	130.8	6.1	146.1	12.2	8.0	21.8	559.1	299.9	430099.0	111779.7	0.05	34.8694	30	0.888
82	LO6_2.25-2.5	135.9	3.8	181.3	10.8	7.9	21.3	557.0	235.2	429348.6	111765.1	0.05	11.14136	20	0.455
83	LO6_2.5	135.0	4.0	189.3	10.8	7.7	19.4	445.0	274.9	429247.6	111720.4	0.05	16.304	40	0.582
84	LO6_2.5-2.75	134.5	2.8	172.7	13.1	8.2	16.2	405.2	260.9	429093.8	111749.1	0.05	42.45322	50	1.449
85	LO6_3.25-3.5	151.2	12.8	182.3	13.7	5.6	25.7	548.8	242.1	428384.6	111730.3	0.05	21.82628	40	0.958
86	LO6_3.5	143.0	10.8	171.0	12.5	5.6	17.1	562.9	259.1	428220.1	111673.6	0.046	4.915869565	65	1.304
87	LO6_3.5-3.75	151.3	16.8	207.7	12.4	5.3	25.7	628.2	247.9	428122.5	111721.9	0.05	16.41536	40	0.737
88	LO6_4.25-4.5	124.4	7.5	157.4	15.1	6.8	4.5	171.2	298.8	427395.2	111707.5	0.05	42.6886	30	0.709
89	LO6_4.5	129.4	11.8	143.7	13.7	6.3	6.9	128.1	304.0	427312.2	111576.1	0.05	9.55201	80	1.541
90	LO6_4.5-4.75	144.8	8.8	177.7	13.6	6.7	30.6	448.7	306.3	427140.5	111694.3	0.05	96.42883	40	0.762

Anexo 4. Raster de 92-m de resolución espacial de las variables predictivas utilizados para obtener los valores medios de cada parcela.



Anexo 5. (A) Distribución de la biomasa seca de frutos caídos por tipo de parcela y tipo, por mes y por cuenca. (B) Distribución espacial de las variables respuesta**.**