

ESTRUCTURA DIAMÉTRICA Y DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE *BERTHOLLETIA EXCELSA* BONPL. (LECYTHIDACEAE) EN LA TCO TACANA II, NORTE DE LA PAZ, BOLIVIA

Diametric structure and spatial distribution of *Bertholletia excelsa* Bonpl. (Lecythidaceae) in the TCO Tacana II, northern of La Paz, Bolivia

Daniel M. Larrea-Alcázar^{1*}, Abraham Poma¹ & Ramiro P. López^{2, 3}

¹ Asociación Boliviana para la Investigación y Conservación de Ecosistemas Andino-Amazónicos (ACEAA), Pasaje Flores Quintela (entre calles 13 y 14 de Calacoto), La Paz, Bolivia. Email: larrea.alcazar@gmail.com, dlarrea@conservacionamazonica.org.bo

² Carrera de Biología, Universidad Mayor de San Andrés (UMSA), La Paz, Bolivia.

³ Herbario Nacional de Bolivia (LPB), La Paz, Bolivia.

Resumen: El objetivo de este estudio fue conocer la estructura diamétrica y el patrón espacial de *Bertholletia excelsa* Bonpl. (Lecythidaceae) en la TCO Tacana II, ubicada al norte de la Amazonía boliviana. La TCO cuenta con 53424 árboles censados de *B. excelsa*, distribuidos en una superficie de cerca de 1780 Km². Para el análisis de patrones espaciales se delimitaron aleatoriamente cuatro parcelas de 4 x 4 Km (16 Km²), dos en el bosque amazónico de castaña y dos en el bosque amazónico de tierra firme del Heath-Bajo Madidi (64 Km² en total, 18% de la TCO). Se detectó un total de 2181 individuos de *B. excelsa* (4.1% del total de árboles censados de la TCO) en las cuatro parcelas. Entre el 87 y 89% de los individuos pertenecieron a la clase diamétrica entre 0.5 y 1.5 m de DAP. El análisis del patrón de disposición espacial mostró una distribución agregada hasta los primeros 100-150 m, sin diferencias entre los dos tipos de bosque. A escalas mayores (> 100-150 m), el patrón de disposición espacial de *B. excelsa* fue aleatorio. El no encontrar agregación a distancias mayores sugiere que los árboles no se agregan en función del hábitat, es decir, que no estarían restringidos a las partes más elevadas del bosque, pudiendo ser más generalistas en términos de hábitat de lo que se creía. Esto también explicaría la ausencia de diferencias en el patrón encontrado entre los dos tipos de bosque alto.

Palabras clave: Amazonia, castaña, función g, función K2, patrones espaciales.

Abstract: The objective of this study was to know the diametric structure and the spatial pattern of *Bertholletia excelsa* Bonpl. (Lecythidaceae) in the Tacana II indigenous territory (IT), located in the north of the Bolivian Amazonia. The IT has 53.424 censused trees of *B. excelsa*, distributed in an area of 1,750 Km². For the spatial pattern analysis, four 4 x 4 Km (16 Km²) plots were randomly delimited, two in the Brazil nut Amazonian forest and two in the terra firme Amazonian forest of the Heath-Bajo Madidi (64 Km² in total, 1.8% in the IT). A total of 2.181 individuals of *B. excelsa* was detected in the four plots combined. Between 87 and 89% of the individuals belonged to the diameter at breast height class between 0.5 and 1.5. The analysis of the spatial pattern showed a clustered distribution up to the first 100-150 m,

without differences between the forest types. At greater distances (> 100-150 m), the spatial pattern of *B. excelsa* was random. The fact that trees are not clustered at greater distances suggest that they do not aggregate as a function of habitat, that is, they would not be restricted to the higher parts of the forest; this indicates that they could be more generalist in terms of habitat than believed. This would also explain the absence of differences in the pattern found in both forests types.

Key words: Amazonia, Brazil nut, g-function, K2 function, spatial patterns.

INTRODUCCIÓN

La castaña (*Bertholletia excelsa* Bonpl., Lecythidaceae) es una de las especies más emblemáticas e importantes de la Amazonia (Peres 2003). Sus poblaciones se distribuyen en las Guayanas, Colombia, Venezuela, Perú, Bolivia y Brasil. Sus mayores densidades ocurren en parte del Brasil (Pará, Amazonas, Acre y Rondônia), Perú (Madre de Dios) y Bolivia (Pando, norte del Beni y norte de La Paz) (Peres, 2003; Zuidema, 2003; Zuidema & Root, 2002; Thomas *et al.*, 2014). Se tratan de árboles emergentes del dosel del bosque que en Bolivia pueden llegar a medir hasta 50 m de altura y superar los 3 m de diámetro a la altura del pecho (DAP, Zuidema, 2003; Gonzáles *et al.*, 2012). Siendo que, sus poblaciones tienden a concentrar individuos en tamaños intermedios (entre 0.8 y 1.6 m de DAP, Zuidema & Root, 2002; Zuidema, 2003; Scoles & Gribel 2011), lo cual se ha explicado por factores naturales (disminución del crecimiento luego de los 0.3-0.6 m de DAP, Zuidema & Root, 2002; Zuidema 2003 o regeneración favorecida por la apertura natural de claros, Peres 2003; Peres & Baider, 1997) y humanos (creación de claros por el hombre que concentraron individuos en algunos tamaños, Scoles & Gribel, 2011). También, se estima que los individuos con DAP entre 1 y 1.5 m podrían tener entre 300 y 500 años (incluso más de 650 años, Viera *et al.*, 2005; Scoles & Gribel, 2011) y que corresponderían a individuos que se establecieron durante el primer siglo de la colonización europea en la Amazonia (Scoles, 2011). Aun así, no es fácil separar la influencia humana sobre la distribución geográfica y abundancia de *B. excelsa* de los gradientes ambientales que existen en la Amazonia (Thomas *et al.*, 2015).

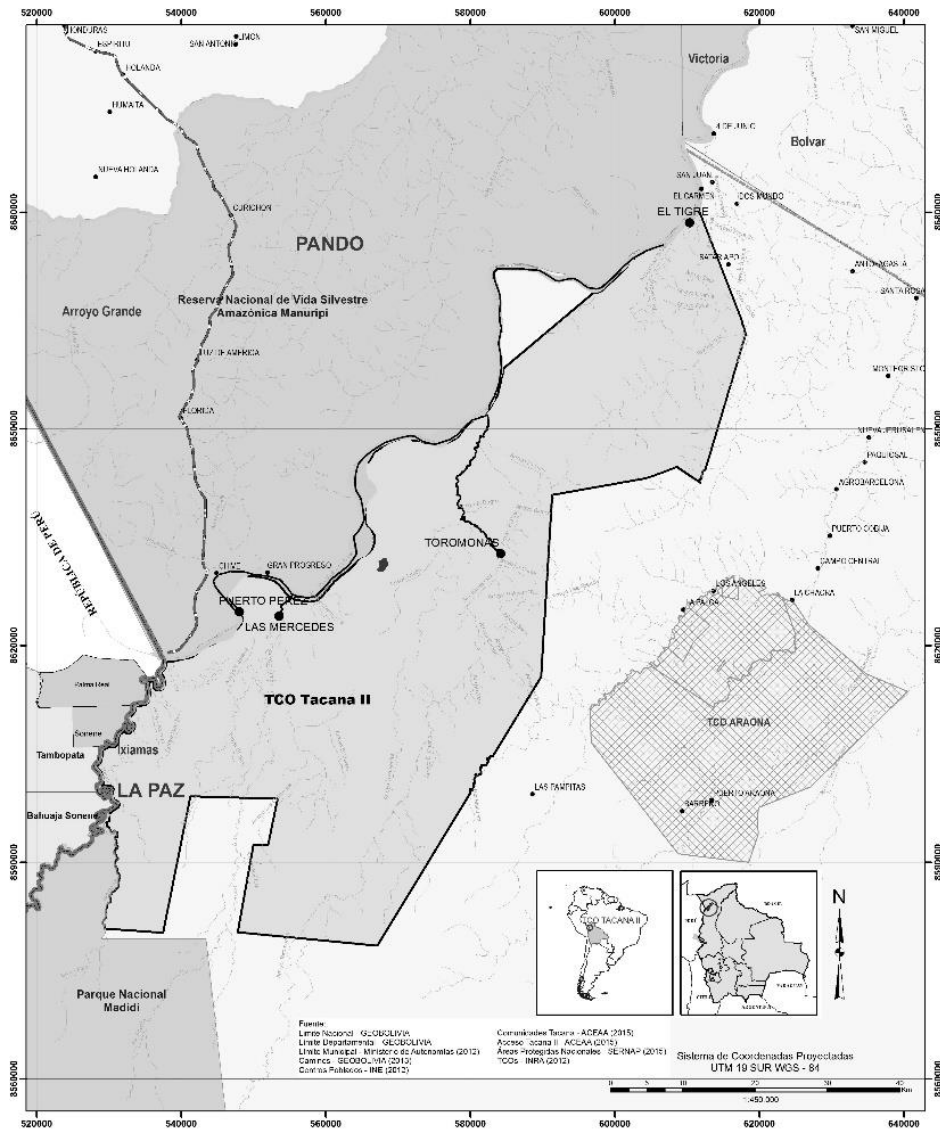
Los principales dispersores de las semillas de *B. excelsa* son roedores de los géneros *Dasyprocta* y *Myoprocta* (p.ej. Peres & Baider, 1997; Zuidema, 2003). Bajo condiciones experimentales se ha registrado que las distancias de remoción de las semillas por estos roedores no son grandes, siendo generalmente entre 15 y 30 m (Peres & Baider, 1997; Tuck Haugeaasen *et al.*, 2010) y en algunos casos llegando hasta los 60 m (Tuck Haugeaasen *et al.*, 2012). La apertura del fruto (píxido o capsula indehisciente) y traslado de las semillas lejos de los frutos (muchas veces enterradas a algunos centímetros de profundidad) tiende a favorecer la germinación y sobrevivencia de las plántulas, mostrando el importante papel de estos roedores en la regeneración natural de la especie (Zuidema & Root, 2002; Tuck Haugeaasen *et al.*, 2010, 2012). La presencia de plántulas en frutos intactos es un proceso raro (Zuidema, 2003). Así, las distancias relativamente cortas de dispersión de las semillas podrían explicar el patrón agregado de distribución de los árboles adultos que se ha registrado en algunas poblaciones de la especie en Pará, este del Brasil (Peres & Baider, 1997).

El objetivo de este estudio fue conocer la estructura diamétrica y el patrón espacial de *B. excelsa* en la TCO Tacana II (norte de La Paz). Específicamente, se evaluó si la estructura diamétrica de *B. excelsa* en la TCO es similar a la reportada en otras partes de la Amazonia (alta concentración de individuos en DAP intermedios) y cuál es el patrón de distribución espacial (agregado, aleatorio o uniforme) de la especie. Los estudios de patrones espaciales son importantes porque, más allá de constituir uno de los parámetros que ayudan a describir adecuadamente la estructura horizontal de las poblaciones de una especie y de una comunidad biológica en general, permiten inferir qué procesos podrían estar actuando en la determinación de la estructura de las poblaciones y las comunidades

AREA DE ESTUDIO.

La TCO Tacana II, con cerca de 3450 Km², se encuentra ubicada en el norte del departamento de La Paz, dentro del municipio de Ixiamas, provincia Iturralde (Figura 1). En ella habitan 155 familias y cerca de 700 personas de la etnia Tacana distribuidas en cuatro comunidades (Puerto Pérez, Las Mercedes, Toromonas y El Tigre). La principal formación vegetal en la TCO es el bosque siempreverde estacional de las penillanuras y terrazas antiguas de la Amazonia, que se desarrolla por lo general en suelos bien drenados de altura (Navarro, 2011). Estos bosques se denominan localmente “monte alto”, ocupan cerca del 57% de la TCO y albergan especies conspicuas y características de la Amazonia, como *Aspidosperma vargasii* A. DC. (Apocynaceae), *Apuleia leicarpa* (Vogel) J.F. Macbr. (Fabaceae), *Bertholletia excelsa* Bonpl. (Lecythidaceae), *Cedrela odorata* L. (Meliaceae), *Cabrelea canjerana* (Vell.) Mart. (Meliaceae), *Geonoma deversa* (Poit.) Kunth (Arecaceae), *Heisteria nítida* Engl. (Oleaceae), *Spondias mombin* L. (Anacardiaceae) y otras.

El bosque siempreverde estacional de la TCO puede a su vez subdividirse en dos tipos: (1) los bosques amazónicos de castaña (BAC) del centro-oeste de Pando sobre suelos oligotróficos, caracterizados por una topografía ondulada, suelos rojizos profundos bien drenados, con poca inundación, con bajos o muy poco contenidos de minerales (Navarro 2011), y (2) los bosques amazónicos de tierra firme del Heath-Bajo Madidi (BAHM), caracterizados por suelos mal drenados que tienden a inundarse esporádicamente, desarrollados sobre la penillanura del Pleistoceno-Holoceno en contacto con las pampas del Heath (Navarro 2011). Para el aprovechamiento de castaña, la TCO cuenta con 53424 árboles censados de *B. excelsa*, distribuidos en una superficie de cerca de 1780 Km², que representa cerca del 51% de la TCO. Cada árbol censado cuenta con información sobre su DAP (m).



MÉTODOS.

Análisis del patrón espacial: Para el análisis de patrones espaciales de *B. excelsa* en la TCO, se delimitaron aleatoriamente cuatro parcelas de 4 x 4 Km (16 Km²), dos en el bosque amazónico de castaña y dos en el bosque amazónico de tierra firme del Heath-Bajo Madidi (64 Km² en total, 1.8% de la TCO). La ubicación de las parcelas fue determinada usando la extensión de creación de puntos al azar (*create random point*) del ArcGis 10.4 (<https://www.arcgis.com/>), ubicando los puntos en una red de grillas de 4 x 4 Km generada con la herramienta de cuadrículas vectoriales del QGIS 2.16 (<http://www.qgis.org/>). Las coordenadas x -y de los árboles de castaña de cada parcela fueron extraídas y almacenadas en un archivo de Microsoft Excel (.xlsx), junto con los valores de DAP de cada árbol. Empleando estos datos, se analizó el patrón de disposición espacial de *B. excelsa* en las cuatro parcelas

usando la función de correlación de par (*pair correlation function*), conocida como la función $g(r)$ (Wiegand & Moloney, 2012). Esta función contabiliza el número de individuos de una determinada clase (p.ej. árboles de castaña) que se encuentran en anillos localizados en torno a cada uno de los individuos de esa misma clase para un determinado radio. Los cambios en el tamaño del radio permiten determinar los efectos de la escala sobre el patrón de disposición espacial. Si hay más o menos individuos que los esperados por azar, se trata de patrones agregados y uniformes, respectivamente. Debido a la distribución heterogénea de los árboles dentro de la parcela, se empleó el modelo nulo de Poisson heterogéneo, que realiza las permutaciones en función de la densidad de puntos (árboles) en la parcela, lo que permite evaluar las interacciones independientemente de la repartición de los puntos en la parcela. La significación estadística se obtuvo mediante 199 permutaciones (*Complete Spatial Randomness*) que asignaron a cada individuo de *B. excelsa* nuevas coordenadas de manera aleatoria. De esta manera, se establecieron intervalos de confianza al 95% del valor de $g(r) = 1$, que es el valor que indica que el patrón es aleatorio. Los análisis fueron realizados en el programa denominado Programita (<http://programita.org/>, ver Wiegand & Moloney, 2004). Finalmente, una función derivada de la función $g(r)$, la función $K2(r)$ fue también utilizada. A diferencia de la función $g(r)$, la función $K2(r)$ permite evaluar el patrón espacial, de manera más detallada, a distancias más pequeñas, que son justamente las que implican interacciones entre individuos. Una eventual distribución heterogénea de las plantas, que podría confundir los resultados, tiene muy poca influencia sobre sus resultados de la función $K2(r)$ (Wiegand & Moloney, 2014).

RESULTADOS

Se detectó un total de 2181 individuos de *B. excelsa* (4.1% del total de árboles censados de la TCO) en las cuatro parcelas (1156 individuos en el bosque amazónico de castaña y 1025 en el bosque amazónico de tierra firme del Heath-Bajo Madidi). La densidad de árboles de *B. excelsa* en las parcelas del bosque amazónico de castaña osciló entre 33 y 39 ind./Km² y entre 25 y 38 ind./Km² en el bosque amazónico de tierra firme del Heath-Bajo Madidi. Entre el 87 y 89% de los individuos pertenecieron a la clase diamétrica entre 0.5 y 1.5 m de DAP (1010 individuos en el BAC y 912 individuos en total en el BAHM). El análisis del patrón de disposición espacial mostró una distribución agregada hasta los primeros 100-150 m, sin diferencias entre los dos tipos de bosque (Figura 2). Los valores máximos de la función $g(r)$ oscilaron entre 2.5 y 5, que muestra que tampoco existen diferencias entre tipos de bosque en el grado de agregación. A escalas mayores (> 100-150 m), el patrón de disposición espacial de *B. excelsa* fue esencialmente aleatorio (Figura 2, anexo 1).

Los resultados a partir de la función $K2(r)$ mostraron agregación hasta distancias parecidas a las de la función $g(r)$, pero a diferencia de ésta, el patrón a distancias < 50 m tendió a ser aleatorio, excepto en una de las parcelas del BAC, donde se detectó la existencia de un patrón uniforme a distancias pequeñas (Figura 3, anexo 2).

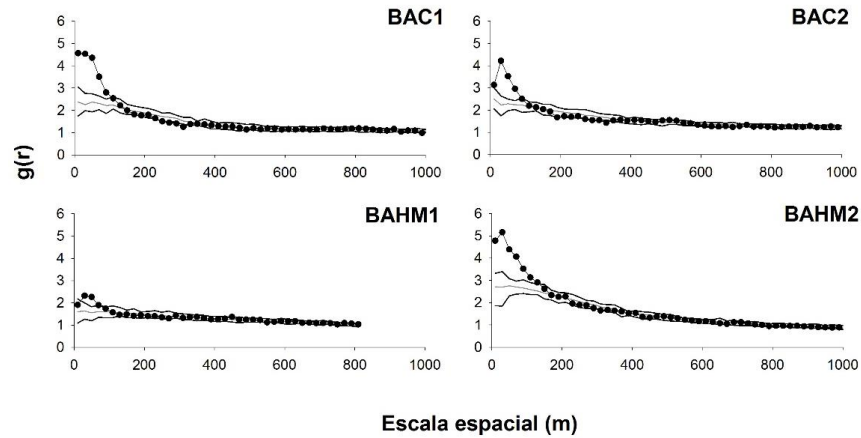


Figura 2. Patrón espacial de *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) en la TCO Tacana II. La línea gruesa muestra las funciones de distribución empíricas [función $g(r)$ de Wiegand-Moloney] y la discontinua señala el intervalo de confianza del 95%. Cuando la curva gruesa sale de los límites del intervalo de confianza por arriba, indica la existencia de un patrón agregado; y por debajo, el de un patrón uniforme. **BAC1** y **BAC2**: Parcelas de 4 x 4 Km del bosque amazónico de castaña, **BAHM1** y **BAHM2**: Parcelas de 4 x 4 Km del bosque amazónico de tierra firme del Heath-Bajo Madidi.

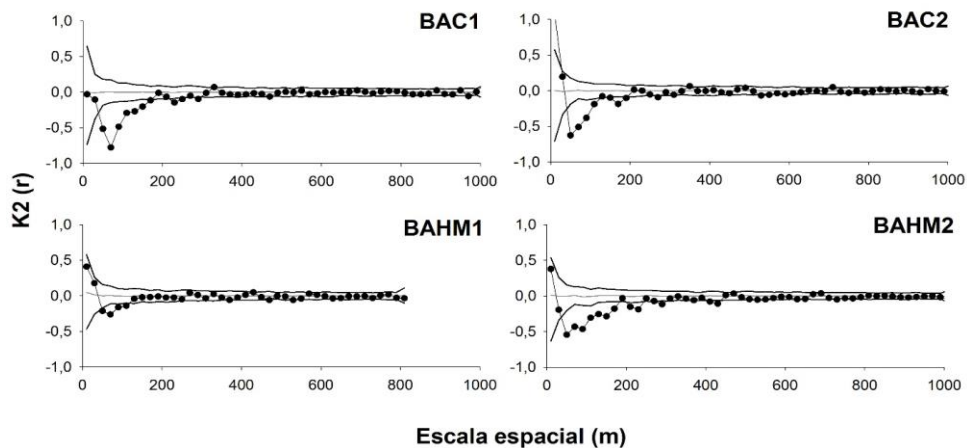


Figura 3. Patrón espacial de *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) en la TCO Tacana II (norte de La Paz, Bolivia). La línea gruesa muestra las funciones de distribución empíricas [función $K2(r)$ de Wiegand-Moloney] y la discontinua señala el intervalo de confianza del 95%. A diferencia de la función $g(r)$, cuando la línea gruesa sale del intervalo por abajo, esto nos indica agregación, y por encima, regularidad o uniformidad del patrón de distribución de árboles. **BAC1** y **BAC2**: Parcelas de 4 x 4 Km del bosque amazónico de castaña, **BAHM1** y **BAHM2**: Parcelas de 4 x 4 Km del bosque amazónico de tierra firme del Heath-Bajo Madidi.

DISCUSIÓN

Los resultados sugieren que la estructura diamétrica de *B. excelsa* en la TCO es similar a la reportada en otras zonas de la distribución geográfica de la especie, es decir, con alta concentración de individuos en tamaños intermedios formando una distribución de tamaños unimodal o de campana (Zuidema, 2003; Viana *et al.*, 1998). Este resultado sugiere que ambos bosques podrían albergar poblaciones de *B. excelsa* con edades similares o que al menos provienen de eventos cercanos de reclutamiento (Peres 2003; Peres & Baider, 1997; Viera *et al.*, 2005; Scoles & Gribel, 2011). La disminución del crecimiento luego de alcanzar los 0.3-0.6 m de DAP es también plausible (e.g. Zuidema & Root, 2002); sin embargo, este aspecto aún no ha sido evaluado en las poblaciones de castaña de la TCO.

Las distancias de agregación parecen estar de acuerdo con las distancias a las cuales los roedores nativos dispersan las semillas de la castaña [30-60 m, Peres & Baider, 1997; Tuck Haugaasen *et al.*, 2010, 2012; función $K2(r)$]. Esto significa que en general encontraremos a esas distancias más árboles de castaña de lo que se esperaría por azar. Por otro lado, el no encontrar agregación a distancias mayores parece sugerir que los árboles no se juntan en función del hábitat, es decir, los individuos de *B. excelsa* no estarían restringidos a las partes más elevadas del bosque, lo que indicaría que son más generalistas en términos de hábitat de lo que se creía (Zuidema 2003, Zuidema & Root, 2002). Esto también explicaría la ausencia de diferencias en el patrón encontrado entre los dos tipos de bosque alto de la TCO ubicada en el norte amazónico boliviano.

AGRADECIMIENTOS.

ACEAA agradece a Amazon Conservation Association (ACA) por su apoyo financiero. Indyra Lafuente realizó las dos figuras presentadas en el contenido y colaboró con la preparación de los dos anexos. Los comentarios de dos revisores anónimos ayudaron a mejorar el contenido del manuscrito.

LITERATURA CITADA.

- GONZÁLES, M.J., M.F. TERÁN, A. POMA, S. CONDO, N. MERCADO & F. GONZÁLES. 2012. La senda de la castaña. Retos para el manejo sostenible de la castaña en diez comunidades del norte amazónico de Bolivia. Fundación PIEB, Embajada Real de Dinamarca, La Paz, Bolivia, 207 pp.
- NAVARRO, G. 2011. Clasificación de la vegetación de Bolivia. Centro de Ecología Difusión Simon I. Patiño, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, 713 pp.
- PERES, C.A. & C. BAIDER. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13: 595-616.
- PERES, C. A., C. BAIDER, P. A. ZUIDEMA, L. H. WADT, K. A. KAINER, D. A. P. GOMES-SILVA, R. P. SALOMÃO, L. L. SIMÕES, E. R. N. FRANCIOSI, F. CORNEJO VALVERDE, R. GRIBEL, G. H. SHEPARD JR., M. KANASHIRO, P. COVENTRY, D. W. YU, A. R. WATKINSON & R. P. FRECKLETON. 2003. Demographic threats to the sustainability of Brazil nut exploitation. *Science* 302: 2112-2114.

- SCOLES, R., 2011. Do rio Madeira ao rio Trombetas: novas evidências ecológicas e históricas da origem antrópica dos castanhais amazônicos. *Novos Cadernos NAEA* 14(2): 265-282.
- SCOLES, R. & R. GRIBEL. 2011. Population structure of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) stands in two areas with different occupation histories in the Brazilian Amazon. *Human Ecology* 39: 455-464.
- THOMAS, E.; C. ALCÁZAR CAICEDO; J. LOO & R. KINDT. 2014. The distribution of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) through time: from range contraction in glacial refugia, over human-mediated expansion, to anthropogenic climate change. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat., Belém* 9: 267-291.
- THOMAS, E.; C. ALCÁZAR CAICEDO; C.H. McMICHAEL; R. CORVERA & J. LOO. 2015. Uncovering spatial patterns in the natural and human history of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 42: 1367-1382.
- TUCK HAUGAASEN, J.M.T.; T. HAUGAASEN; C. A. PERES; R. GRIBEL & P. WEGGE. 2010. Seed dispersal of Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) by scatter-hoarding rodents in a central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 26: 251-262.
- TUCK HAUGAASEN, J.M.T.; T. HAUGAASEN; C. A. PERES; R. GRIBEL & P. WEGGE. 2012. Fruit removal and natural seed dispersal of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 44: 205-210.
- VIANA, V.M., R.A. MELLO, L.M. MORAES & N.T. MENDES. 1998. Ecologia e manejo de populações de castanha-do-Pará em reservas extrativistas Xapuri, Estado do Acre. Pp. 277-292, en *Floresta Amazonica: dinamica, regeneração e manejo* (C. Gascon y P. Mountinho, eds.). INPA, Manaus, Brasil.
- VIEIRA, S.; S. TRUMBORE; P. B. CAMARGO; D. SELHORST; J. Q. CHAMBERS; N. HIGUCHI & L. A. MARTNELLI. 2005. Slow growth rates of Amazonian trees: consequences for carbon cycling. *PNAS (Proceedings of the National Academy of Sciences)* 102: 18502–18507.
- WIEGAND, T. & K. A. MOLONEY. 2004. Rings, circles and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209-229.
- WIEGAND, T., & K. A. MOLONEY. 2014. *A handbook of spatial point pattern analysis in ecology*. Chapman and Hall/CRC press, Boca Raton, Florida, USA, 538 pp.
- ZUIDEMA, P. A. 2003. Ecología y manejo del árbol de castaña (*Bertholletia excelsa*). *PROMAB (Serie Científica, 6)*, Riberalta. 117 p.
- ZUIDEMA, P. A. & R. G. A. BOOT. 2002. Demography of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) in the Bolivian Amazon: impact of seed extraction on recruitment and population dynamics. *Journal of Tropical Ecology* 18: 1-31.

Anexo 1. Detalle del resultado del análisis del patrón espacial de *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) usando la función $g(r)$ de Wiegand-Moloney. **BAC1** y **BAC2**: Parcelas de 4 x 4 Km del bosque amazónico de castaña, **BAHM1** y **BAHM2**: Parcelas de 4 x 4 Km del bosque amazónico de tierra firme del Heath-Bajo Madidi.

Distancia (m)	BCA1				BAC2				BAHM1				BAHM2			
	$g(r)$	-95%	+95%	Esp.	$g(r)$	-95%	+95%	Esp.	$g(r)$	-95%	+95%	Esp.	$g(r)$	-95%	+95%	Esp.
10	4,564	1,75	3,043	2,374	3,133	2,068	3,008	2,503	1,907	1,089	2,179	1,600	4,777	1,858	3,318	2,710
30	4,534	1,984	2,759	2,259	4,214	1,749	2,636	2,236	2,316	1,269	1,996	1,633	5,157	1,851	3,394	2,701
50	4,356	1,933	2,747	2,373	3,525	1,983	2,501	2,290	2,262	1,197	1,821	1,552	4,388	2,305	3,076	2,761
70	3,507	2,031	2,642	2,313	2,96	2,032	2,427	2,246	1,892	1,353	1,9	1,610	4,064	2,386	2,969	2,704
90	2,804	1,860	2,506	2,218	2,507	1,901	2,555	2,230	1,738	1,326	1,813	1,602	3,522	2,408	3,026	2,657
110	2,537	2,060	2,604	2,233	2,198	1,923	2,37	2,145	1,57	1,329	1,862	1,571	3,134	2,365	2,899	2,587
130	2,220	1,887	2,498	2,122	2,129	1,964	2,357	2,143	1,458	1,428	1,794	1,559	2,907	2,366	2,838	2,522
150	1,999	1,811	2,270	2,014	2,042	1,782	2,267	2,075	1,486	1,329	1,669	1,518	2,622	2,170	2,820	2,429
170	1,816	1,811	2,192	1,966	1,934	1,761	2,27	1,998	1,415	1,332	1,733	1,531	2,333	2,121	2,561	2,371
190	1,770	1,737	2,135	1,920	1,673	1,683	2,132	1,953	1,448	1,306	1,599	1,467	2,263	1,976	2,462	2,263
210	1,796	1,654	2,085	1,841	1,729	1,713	2,056	1,903	1,398	1,342	1,608	1,494	2,271	2,02	2,441	2,205
230	1,640	1,639	2,002	1,793	1,701	1,640	2,031	1,867	1,399	1,289	1,65	1,461	1,955	1,894	2,369	2,135
250	1,505	1,492	1,877	1,722	1,730	1,665	2,032	1,844	1,348	1,294	1,578	1,424	1,895	1,782	2,242	2,047
270	1,445	1,51	1,894	1,687	1,593	1,617	2,026	1,767	1,299	1,263	1,628	1,400	1,884	1,738	2,100	1,966
290	1,405	1,462	1,782	1,643	1,546	1,554	1,942	1,758	1,431	1,311	1,538	1,394	1,75	1,739	2,078	1,911
310	1,255	1,367	1,685	1,517	1,551	1,537	1,855	1,688	1,321	1,249	1,504	1,353	1,648	1,681	1,941	1,818
330	1,381	1,327	1,692	1,480	1,434	1,563	1,818	1,675	1,361	1,242	1,478	1,339	1,676	1,588	1,912	1,748
350	1,396	1,322	1,518	1,428	1,539	1,499	1,790	1,595	1,373	1,195	1,449	1,307	1,636	1,563	1,900	1,711
370	1,365	1,261	1,614	1,398	1,562	1,450	1,760	1,603	1,314	1,225	1,439	1,319	1,596	1,364	1,748	1,583
390	1,332	1,159	1,508	1,337	1,528	1,396	1,637	1,541	1,258	1,188	1,385	1,271	1,516	1,429	1,600	1,533
410	1,291	1,165	1,434	1,319	1,553	1,376	1,687	1,544	1,266	1,15	1,394	1,282	1,541	1,347	1,639	1,499
430	1,270	1,139	1,458	1,295	1,543	1,348	1,638	1,515	1,284	1,171	1,373	1,266	1,356	1,281	1,590	1,471
450	1,263	1,118	1,442	1,258	1,504	1,389	1,605	1,502	1,364	1,138	1,363	1,258	1,322	1,274	1,569	1,428

Distancia (m)	BCA1				BAC2				BAHM1				BAHM2			
	g (r)	-95%	+95%	Esp.	g (r)	-95%	+95%	Esp.	g (r)	-95%	+95%	Esp.	g (r)	-95%	+95%	Esp.
470	1,217	1,061	1,414	1,25	1,473	1,346	1,58	1,475	1,246	1,101	1,355	1,232	1,377	1,256	1,521	1,396
490	1,138	1,140	1,369	1,229	1,538	1,287	1,593	1,470	1,245	1,134	1,322	1,245	1,388	1,207	1,469	1,345
510	1,198	1,102	1,385	1,218	1,551	1,363	1,591	1,451	1,242	1,128	1,311	1,226	1,337	1,171	1,470	1,303
530	1,148	1,084	1,329	1,203	1,525	1,360	1,545	1,432	1,226	1,131	1,297	1,206	1,295	1,156	1,361	1,262
550	1,193	1,059	1,258	1,172	1,417	1,308	1,553	1,432	1,124	1,115	1,288	1,199	1,227	1,155	1,305	1,232
570	1,189	1,046	1,306	1,203	1,411	1,308	1,495	1,401	1,147	1,136	1,249	1,188	1,195	1,113	1,286	1,218
590	1,132	1,077	1,246	1,169	1,345	1,310	1,449	1,387	1,183	1,076	1,308	1,168	1,166	1,100	1,269	1,194
610	1,152	1,071	1,263	1,156	1,306	1,223	1,470	1,381	1,171	1,033	1,249	1,138	1,170	1,059	1,238	1,160
630	1,137	1,044	1,255	1,152	1,274	1,260	1,443	1,359	1,175	1,052	1,232	1,151	1,131	1,056	1,243	1,150
650	1,143	1,084	1,285	1,175	1,261	1,212	1,452	1,364	1,098	1,081	1,202	1,136	1,076	1,009	1,302	1,130
670	1,133	1,065	1,240	1,154	1,287	1,240	1,419	1,335	1,111	1,048	1,184	1,113	1,046	1,025	1,180	1,094
690	1,150	1,037	1,269	1,148	1,245	1,257	1,458	1,338	1,087	1,009	1,170	1,094	1,121	0,980	1,215	1,076
710	1,183	1,072	1,254	1,155	1,283	1,263	1,384	1,323	1,093	1,021	1,214	1,088	1,117	0,970	1,135	1,060
730	1,156	1,036	1,236	1,145	1,342	1,256	1,396	1,320	1,082	1,029	1,139	1,067	1,063	0,974	1,137	1,041
750	1,150	1,033	1,233	1,133	1,255	1,241	1,382	1,315	1,028	0,980	1,140	1,040	1,018	0,951	1,153	1,032
770	1,168	1,057	1,282	1,134	1,281	1,229	1,369	1,298	1,092	0,974	1,100	1,037	0,998	0,930	1,102	1,018
790	1,184	1,081	1,231	1,134	1,253	1,206	1,376	1,288	1,068	0,958	1,083	1,024	0,945	0,935	1,050	0,995
810	1,192	1,023	1,210	1,129	1,228	1,188	1,376	1,266	1,034	0,913	1,100	0,988	0,959	0,882	1,077	0,967
830	1,169	1,017	1,253	1,119	1,245	1,161	1,336	1,266					0,956	0,938	1,064	0,987
850	1,133	1,047	1,182	1,116	1,266	1,183	1,326	1,271					0,955	0,885	1,048	0,956
870	1,109	0,987	1,191	1,107	1,267	1,147	1,346	1,261					0,962	0,869	1,008	0,937
890	1,090	1,006	1,177	1,076	1,243	1,166	1,344	1,262					0,938	0,879	0,997	0,941
910	1,157	1,031	1,164	1,101	1,292	1,211	1,344	1,261					0,921	0,864	1,049	0,941
930	1,038	1,028	1,158	1,082	1,229	1,162	1,314	1,254					0,893	0,839	1,035	0,925
950	1,093	0,997	1,145	1,081	1,240	1,161	1,321	1,247					0,890	0,844	0,966	0,921
970	1,087	0,992	1,196	1,087	1,272	1,118	1,346	1,243					0,880	0,839	1,019	0,898

Distancia (m)	BCA1				BAC2				BAHM1				BAHM2			
	g (r)	-95%	+95%	Esp.	g (r)	-95%	+95%	Esp.	g (r)	-95%	+95%	Esp.	g (r)	-95%	+95%	Esp.
990	0,983	0,996	1,156	1,074	1,233	1,169	1,309	1,244					0,888	0,808	0,974	0,904
1010	1,099	1,004	1,135	1,076	1,250	1,153	1,341	1,244					0,845	0,786	0,977	0,897

Anexo 2. Detalle del resultado del análisis del patrón espacial de *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) usando la función K2(r) de Wiegand-Moloney. **BAC1** y **BAC2**: Parcelas de 4 x 4 Km del bosque amazónico de castaña, **BAHM1** y **BAHM2**: Parcelas de 4 x 4 Km del bosque amazónico de tierra firme del Heath-Bajo Madidi.

Distancia (m)	BCA1				BAC2				BAHM1				BAHM2			
	K2 (r)	-95%	95%	Esp.	K2 (r)	-95%	95%	Esp.	K2 (r)	-95%	95%	Esp.	K2 (r)	-95%	95%	Esp.
10	-0,029	-0,733	0,643	7,86 ⁻⁴	1,080	-0,706	0,573	4,77 ⁻³	0,409	-0,465	0,576	0,046	0,379	-0,633	0,539	9,90 ⁻³
30	-0,103	-0,375	0,251	-8,37 ⁻³	0,195	-0,333	0,271	-0,011	0,177	-0,259	0,262	0,015	-0,195	-0,339	0,260	-3,83 ⁻³
50	-0,513	-0,182	0,179	1,27 ⁻³	-0,626	-0,188	0,178	-3,44 ⁻³	-0,212	-0,168	0,159	7,59 ⁻⁵	-0,546	-0,203	0,154	-2,81 ⁻³
70	-0,776	-0,143	0,174	4,34 ⁻³	-0,508	-0,111	0,130	7,34 ⁻³	-0,262	-0,112	0,137	2,58 ⁻³	-0,433	-0,119	0,126	6,36 ⁻³
90	-0,485	-0,132	0,126	-1,60 ⁻³	-0,381	-0,130	0,117	-4,27 ⁻³	-0,161	-0,115	0,101	-1,54 ⁻³	-0,465	-0,133	0,125	-0,011
110	-0,291	-0,126	0,126	2,20 ⁻³	-0,189	-0,113	0,096	-1,08 ⁻³	-0,139	-0,101	0,094	-3,96 ⁻³	-0,307	-0,141	0,093	-7,00 ⁻³
130	-0,269	-0,116	0,106	-2,04 ⁻³	-0,078	-0,095	0,093	-7,16 ⁻⁴	-0,041	-0,107	0,102	-3,19 ⁻³	-0,255	-0,091	0,112	3,24 ⁻³
150	-0,202	-0,096	0,103	2,93 ⁻³	-0,097	-0,084	0,096	5,97 ⁻⁴	-0,021	-0,082	0,095	5,97 ⁻³	-0,287	-0,084	0,098	2,91 ⁻³
170	-0,114	-0,108	0,083	-2,04 ⁻³	-0,184	-0,084	0,091	3,24 ⁻³	-0,019	-0,093	0,076	2,20 ⁻⁴	-0,179	-0,083	0,090	5,80 ⁻³
190	-0,010	-0,093	0,092	-2,41 ⁻³	-0,102	-0,093	0,075	-4,35 ⁻³	-8,50 ⁻³	-0,081	0,087	-4,56 ⁻⁴	-0,030	-0,075	0,084	2,92 ⁻⁴
210	-0,065	-0,099	0,082	-5,39 ⁻⁴	0,014	-0,083	0,075	-8,03 ⁻³	-0,024	-0,086	0,062	-4,81 ⁻³	-0,154	-0,094	0,079	-7,33 ⁻³
230	-0,145	-0,087	0,069	-3,98 ⁻³	5,00 ⁻⁴	-0,075	0,079	2,37 ⁻³	-0,025	-0,084	0,070	-2,08 ⁻³	-0,188	-0,088	0,080	-3,72 ⁻³
250	-0,097	-0,073	0,088	3,68 ⁻³	-0,054	-0,060	0,070	4,44 ⁻³	-0,049	-0,067	0,081	1,15 ⁻⁴	-0,035	-0,074	0,078	4,55 ⁻³
270	-0,050	-0,076	0,092	3,37 ⁻³	-0,091	-0,073	0,068	-7,87 ⁻⁴	0,041	-0,067	0,084	4,97 ⁻⁴	-0,072	-0,085	0,076	2,36 ⁻³
290	-0,095	-0,064	0,082	-1,37 ⁻³	-0,020	-0,066	0,067	2,08 ⁻⁴	0,010	-0,070	0,068	5,92 ⁻³	-0,118	-0,064	0,067	-4,14 ⁻³
310	-0,011	-0,069	0,068	-3,94 ⁻⁴	-0,056	-0,068	0,074	2,81 ⁻³	-0,035	-0,068	0,068	9,95 ⁻⁴	-0,037	-0,075	0,068	-1,88 ⁻³

Distancia (m)	BCA1				BAC2				BAHM1				BAHM2			
	K2 (r)	-95%	95%	Esp.	K2 (r)	-95%	95%	Esp.	K2 (r)	-95%	95%	Esp.	K2 (r)	-95%	95%	Esp.
330	0,070	-0,068	0,066	1,68 ⁻³	-5,90 ⁻³	-0,054	0,072	-9,05 ⁻⁴	0,025	-0,069	0,067	-2,03 ⁻³	-6,10 ⁻³	-0,058	0,067	2,40 ⁻³
350	-8,20 ⁻³	-0,068	0,068	-6,99 ⁻⁴	0,064	-0,063	0,052	8,45 ⁻⁴	-0,023	-0,059	0,063	-2,64 ⁻³	-0,039	-0,064	0,068	1,96 ⁻³
370	-0,032	-0,061	0,071	-2,30 ⁻³	-5,90 ⁻³	-0,069	0,054	1,29 ⁻³	-0,057	-0,057	0,069	2,03 ⁻³	-0,059	-0,069	0,052	-1,21 ⁻³
390	-0,036	-0,071	0,070	-3,37 ⁻⁴	-4,60 ⁻³	-0,063	0,056	-5,32 ⁻³	-0,023	-0,061	0,064	1,52 ⁻³	-0,027	-0,064	0,052	-1,54 ⁻³
410	-0,031	-0,057	0,059	-1,48 ⁻³	7,90 ⁻³	-0,072	0,070	-2,75 ⁻⁴	0,013	-0,058	0,063	3,49 ⁻⁴	-0,079	-0,060	0,067	2,46 ⁻³
430	-0,014	-0,059	0,058	-1,50 ⁻³	-0,024	-0,054	0,057	1,02 ⁻³	0,048	-0,058	0,047	6,77 ⁻⁴	-0,109	-0,062	0,063	-3,37 ⁻⁵
450	-0,026	-0,065	0,068	1,82 ⁻³	-0,035	-0,061	0,057	-1,11 ⁻³	-0,019	-0,056	0,056	-3,68 ⁻³	0,010	-0,059	0,049	-3,24 ⁻³
470	-0,062	-0,060	0,055	1,08 ⁻³	0,016	-0,053	0,073	3,66 ⁻³	-0,059	-0,054	0,062	8,64 ⁻⁴	0,032	-0,056	0,049	-2,66 ⁻³
490	-9,40 ⁻³	-0,054	0,060	1,71 ⁻³	0,039	-0,051	0,064	4,62 ⁻⁴	-2,00 ⁻³	-0,044	0,044	8,07 ⁻⁴	-0,020	-0,057	0,062	3,92 ⁻³
510	4,50 ⁻³	-0,068	0,062	-3,57 ⁻⁴	-6,40 ⁻³	-0,060	0,059	-7,37 ⁻⁴	-9,30 ⁻³	-0,062	0,054	-4,06 ⁻³	-0,046	-0,053	0,068	3,22 ⁻³
530	-2,80 ⁻³	-0,055	0,047	-2,05 ⁻³	-0,067	-0,046	0,048	9,30 ⁻⁵	-0,058	-0,048	0,050	-1,17 ⁻³	-0,054	-0,053	0,054	-5,66 ⁻⁴
550	0,020	-0,065	0,073	5,43 ⁻³	-0,057	-0,052	0,052	-8,85 ⁻⁴	-0,039	-0,052	0,056	3,12 ⁻³	-0,049	-0,058	0,057	-5,60 ⁻⁴
570	-0,030	-0,047	0,058	-8,10 ⁻⁴	-0,036	-0,044	0,043	1,58 ⁻⁴	0,029	-0,049	0,045	-1,03 ⁻³	-0,030	-0,044	0,052	3,05 ⁻⁴
590	-0,018	-0,060	0,057	1,78 ⁻³	-0,052	-0,049	0,051	-1,30 ⁻³	0,012	-0,057	0,047	-1,76 ⁻³	-0,012	-0,055	0,054	-1,96 ⁻³
610	2,40 ⁻³	-0,064	0,057	-8,18 ⁻⁴	-0,035	-0,041	0,060	7,32 ⁻⁴	-4,00 ⁻³	-0,044	0,055	5,79 ⁻⁴	-0,017	-0,045	0,050	-3,44 ⁻⁴
630	-4,80 ⁻³	-0,061	0,058	-3,06 ⁻⁴	-0,022	-0,051	0,047	-1,02 ⁻³	-0,036	-0,040	0,050	1,53 ⁻³	-0,046	-0,053	0,058	1,82 ⁻³
650	-1,60 ⁻³	-0,046	0,055	2,73 ⁻³	6,30 ⁻³	-0,043	0,047	6,35 ⁻⁴	-0,031	-0,052	0,045	3,15 ⁻⁴	-0,042	-0,042	0,049	-9,55 ⁻⁴
670	3,70 ⁻³	-0,047	0,055	7,58 ⁻⁴	-8,10 ⁻³	-0,040	0,048	2,18 ⁻³	-5,30 ⁻³	-0,053	0,048	-4,56 ⁻⁴	0,022	-0,049	0,046	1,71 ⁻⁵
690	0,024	-0,051	0,054	-2,78 ⁻³	-2,00 ⁻³	-0,049	0,039	-2,71 ⁻³	-9,20 ⁻³	-0,049	0,050	9,87 ⁻⁴	0,035	-0,051	0,047	5,24 ⁻⁴
710	2,70 ⁻³	-0,059	0,052	-9,57 ⁻⁴	0,048	-0,052	0,041	-3,07 ⁻³	-2,50 ⁻³	-0,049	0,052	6,98 ⁻⁴	-0,028	-0,046	0,045	-3,32 ⁻³
730	-0,016	-0,052	0,050	2,23 ⁻³	-0,014	-0,038	0,041	3,79 ⁻³	-0,032	-0,044	0,043	-1,65 ⁻³	-0,049	-0,043	0,047	1,11 ⁻³
750	6,10 ⁻³	-0,053	0,056	-2,02 ⁻³	-0,030	-0,044	0,048	3,61 ⁻³	5,00 ⁻³	-0,048	0,050	-1,25 ⁻³	-0,032	-0,034	0,049	3,44 ⁻³
770	0,017	-0,051	0,050	-6,03 ⁻⁴	-1,00 ⁻³	-0,038	0,043	-1,53 ⁻³	0,020	-0,055	0,054	1,27 ⁻³	-0,036	-0,048	0,046	-9,32 ⁻⁴
790	0,012	-0,050	0,052	4,82 ⁻⁴	-0,026	-0,041	0,043	-7,94 ⁻⁴	-0,029	-0,052	0,050	7,55 ⁻⁴	-0,019	-0,043	0,046	-1,66 ⁻⁵
810	-7,80 ⁻³	-0,052	0,047	6,93 ⁻⁵	-3,80 ⁻³	-0,053	0,043	1,39 ⁻³	-0,034	-0,101	0,110	2,37 ⁻³	5,30 ⁻³	-0,049	0,044	1,12 ⁻³
830	-0,029	-0,049	0,048	6,75 ⁻⁴	0,019	-0,047	0,047	1,46 ⁻³					-2,30 ⁻³	-0,046	0,039	-1,20 ⁻³

Distancia (m)	BCA1				BAC2				BAHM1				BAHM2			
	K2 (r)	-95%	95%	Esp.	K2 (r)	-95%	95%	Esp.	K2 (r)	-95%	95%	Esp.	K2 (r)	-95%	95%	Esp.
850	-0,030	-0,047	0,048	-6,33 ⁻⁴	0,010	-0,045	0,041	-1,69 ⁻³					3,00 ⁻³	-0,041	0,043	-1,07 ⁻³
870	-0,021	-0,043	0,043	2,61 ⁻⁴	-0,011	-0,038	0,041	1,35 ⁻⁴					-8,60 ⁻³	-0,046	0,046	1,06 ⁻³
890	0,024	-0,046	0,053	2,94 ⁻⁴	0,012	-0,036	0,051	5,08 ⁻⁵					-0,020	-0,047	0,040	-4,14 ⁻⁴
910	-0,026	-0,045	0,043	-1,23 ⁻⁴	-6,90 ⁻³	-0,046	0,050	-1,31 ⁻³					-0,022	-0,049	0,042	6,09 ⁻⁴
930	-0,032	-0,042	0,045	9,85 ⁻⁵	-0,026	-0,048	0,048	1,80 ⁻³					-0,015	-0,037	0,051	-8,13 ⁻⁴
950	0,024	-0,052	0,049	-8,09 ⁻⁴	0,021	-0,049	0,037	-1,83 ⁻³					-6,40 ⁻³	-0,043	0,036	-1,97 ⁻³
970	-0,055	-0,051	0,056	1,38 ⁻³	-3,40 ⁻³	-0,043	0,050	2,21 ⁻⁴					-8,00 ⁻⁴	-0,043	0,040	1,35 ⁻³
990	6,00 ⁻³	-0,039	0,052	1,72 ⁻³	-0,011	-0,043	0,044	2,43 ⁻⁴					-0,017	-0,039	0,038	-1,84 ⁻³
1010	0,115	-0,096	0,104	-1,82 ⁻³	0,016	-0,086	0,086	-4,63 ⁻³					-0,043	-0,094	0,073	-7,08 ⁻³