

**DEFAUNACIÓN DE DASIPRÓCTIDOS Y SUS  
CONSECUENCIAS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN Y  
ABUNDANCIA DE PALMAS EN EL BOSQUE AMAZÓNICO**

Tesis

entregada a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial  
de los requisitos para optar al grado de

**Magíster en Ciencias Biológicas  
con mención en Ecología y Biología Evolutiva**

**Facultad de Ciencias**

**por**

**Javier H. Vargas**

Director de Tesis:  
Dr. Javier A. Simonetti

**Septiembre, 2008**

**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACIÓN**  
**TESIS DE MAGÍSTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato

**JAVIER H. VARGAS**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de defensa rendido en septiembre de 2008

Director de Tesis:

Dr. Javier A. Simonetti

\_\_\_\_\_

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Ramiro Bustamante

\_\_\_\_\_

Dr. Rodrigo Ramos

\_\_\_\_\_

***Una madre es capaz de dar todo sin recibir nada.  
De querer con todo su corazón sin esperar nada a cambio.  
De invertir todo en un proyecto sin medir  
la rentabilidad que le aporte su inversión. Una madre sigue teniendo  
confianza en sus hijos cuando todos los demás la han perdido.***

***A mi madre.....por ser  
ejemplo de tenacidad, dedicación y esfuerzo.....***

## RESUMEN BIOGRÁFICO



Soy ecuatoriano, nacido en Santo Domingo de los Tsáchilas el 30 de enero de 1979. Todos mis estudios previos a la universidad los realicé en mi ciudad natal. En 1997 al terminar mi bachillerato solo sabía que me gustaban las Ciencias biológicas y ambientales, sin definición por un área específica de estudio, ni interés particular por un grupo taxonómico, decidí iniciar mi carrera universitaria de Ingeniería ambiental en la Universidad Central del Ecuador en Quito. Un año más tarde, luego de encontrar mi verdadera vocación por la fauna, decidí cambiarme a la carrera de Ciencias biológicas y ambientales con mención en Biología pura. Realicé mi carrera desde 1998 a 2004. Trabajé en mi investigación de tesis con escarabajos peloteros (coprófagos) Scarabaeidae en el tema del ciclo de vida y nidificación de *Copris spp.* una especie indicadora de calidad ambiental.

En el campo profesional e trabajado con control biológico de la mosca de la fruta *Anastrepha spp.* en la Pontificia Universidad Católica del Ecuador y en WCS-Ecuador realizando monitoreo biológico de grandes mamíferos para evaluar la respuesta a cambios en su densidad y abundancia como consecuencia de las actividades antrópicas en la Amazonía ecuatoriana. Mi gusto por la mastofauna y la evaluación de los patrones de cambios en sus abundancias han sido el punto de partida para plantearme la presente investigación de tesis de magíster. La misma que trasciende la evaluación de los patrones de cambios y evalúa las consecuencias ecológicas de estos cambios. El estudio de las interacciones planta-animal son mis intereses profesionales a futuro.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Javier Simonetti, por su ayuda como maestro y en la dirección de esta investigación. A World Wildlife Fund (WWF RL58), quienes a través de las becas Russell E. Train financiaron la realización de este programa de magíster. A la Red Latinoamericana de Botánica quienes a través de la beca de ayuda parcial para investigación de tesis código RLB08-POST-06-ATP financiaron la realización del trabajo de terreno en la amazonía ecuatoriana. A la comunidad Huaorani Guiyero, en especial a Guampi Ahua, Pablo ahua, Huani Ima y Santiago Enomenga. A la Estación de Biodiversidad Tiputini (EBT) y todo su personal por la ayuda en la parte logística y su compañía en la selva. A mi padre Augusto Vargas y a mi novia Raquel Noboa por su ayuda en el trabajo de terreno. A Milton Zambrano, amigo y asistente de terreno quien es un gran conocedor empírico de la flora amazónica y me ayudo en su identificación.

A Chile y su gente por la hospitalidad y a todos mi compañeros y amigos de la universidad.

## INDICE

Abstract.....	1
Resumen.....	2
Introducción.....	3
Métodos.....	5
Resultados.....	10
Discusión.....	16
Literatura citada. ....	22

## LISTA DE TABLAS

1. Abundancia relativa de mamíferos en un bosque sin cacería y un bosque con cacería de la amazonía ecuatoriana.....11
2. Composición y abundancia de adultos y plántulas de palmas en el bosque sin cacería y el bosque con cacería.....15
3. Probabilidades de reemplazo de palmas por sus conespecíficos en el bosque con cacería respecto al bosque sin cacería.....16

## LISTA DE FIGURAS

1. Ubicación áreas de estudio.....	6
2. Porcentaje de semillas germinadas bajo condiciones experimentales ocultas y sin ocultar en un bosque sin cacería y un bosque con cacería.....	12
3. Porcentaje de semillas removidas por todos los dispersores desde controles abiertos y por dasipróctidos desde exclusiones para fauna mayor en un bosque sin cacería y un bosque con cacería.....	13
4. Correlación entre el tamaño de frutos y el uso de las especies de palmas del bosque con cacería.....	20

## DEFAUNACIÓN DE DASIPRÓCTIDOS Y SUS CONSECUENCIAS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE PALMAS EN EL BOSQUE AMAZÓNICO

### ABSTRACT

Subsistence and commercial hunting practiced by inhabitants of the Neotropical rainforests depress the abundance of large bodied mammals, including dasyproctids. Dasyproctids are important dispersers of palm seeds in these forests. In this context, we investigate the consequences of dasyproctids defaunation and its importance on the future structure of the forests in the Ecuadorian Amazon. We quantify the abundance of dispersers, the magnitude of dispersion and germination of *Oenocarpus bataua* fruits, and the spatial distribution, composition and abundance of adult palms and seedlings. Hunting at Parque Nacional Yasuní has generated defaunation, with a significant reduction of dasyproctid abundance in forest areas where hunting is practiced, and altered their interactions with palms by reducing fruit dispersal. Defaunation and consequent reduction of seed dispersal and germination not only diminished the abundance of palms but also modifies their spatial distribution. Furthermore, defaunated forest would suffer changes in the future structure as a consequence of current reduction of seedlings abundances and spatial distribution. The palms *Astrocaryum chambira* and *Bactris corosilla* could be reduced your abundance and could be prone to extinction locally by reducing the role of dasyproctids as dispersers. Taking into account the economic and subsistence importance of the palms and dasyproctids, the defaunation together with the disruption of the mutualism among them could also generate a trade-off between the current provision of wild meat (dasyproctids) and the future provision of palms as resources.

**Palabras clave:** Dasyproctidae; *Dasyprocta fuliginosa*; seed dispersal; germination; hunting; *Myoprocta* sp.; *Oenocarpus bataua*; recruitment; removal.

## RESUMEN

La cacería de subsistencia y comercial practicada por los habitantes de los bosques Neotropicales disminuye la abundancia de los grandes mamíferos, incluyendo los dasipróctidos. Los dasipróctidos son importantes dispersores de semillas de palmas en los bosques Neotropicales. En este contexto, investigamos las consecuencias de la defaunación de dasipróctidos y su importancia sobre la estructura futura de las palmas en los bosques en la Amazonía ecuatoriana. Para ello, cuantificamos la abundancia de los dispersores, la dispersión y germinación de frutos de *Oenocarpus bataua*, y la distribución espacial, composición y abundancia de palmas adultas y plántulas. La cacería en el Parque Nacional Yasuní ha generado defaunación; la abundancia de dasipróctidos disminuyó significativamente en el bosque con cacería y consiguiente ha alterado las interacciones con las palmas por reducción en la dispersión de los frutos. Es así que la defaunación, junto con reducir la dispersión y la germinación de semillas, no solamente disminuyó la abundancia de las palmas sino también modificó su distribución espacial. Además, a futuro el bosque defaunado experimentaría cambios en su estructura como consecuencia de su actual reducción en la abundancia y distribución espacial de plántulas. Las palmas *Astrocaryum chambira* y *Bactris corosilla* disminuirían su abundancia y podrían ser propensas a extinguirse localmente por reducción de la función de dasipróctidos como dispersores. Debido a la importancia económica y de subsistencia de las palmas y dasipróctidos, la defaunación junto con irrumpir el mutualismo entre éstos, generaría una situación de compromiso entre la provisión actual de carne de monte (dasipróctidos) y la provisión futura de las palmas como recursos.

**Palabras clave:** cacería; Dasyproctidae; *Dasyprocta fuliginosa*; dispersión de semillas; germinación; *Myoprocta* sp.; *Oenocarpus bataua*; reclutamiento; remoción.

## INTRODUCCIÓN

En los bosques neotropicales las poblaciones humanas dependen de la cacería de subsistencia y comercial de animales silvestres (Redford & Robinson 1987). Las especies de caza preferidas incluyen monos, pecaríes, tapires, venados y dasipróctidos, los que son menos abundantes en los bosques donde se practica cacería (Peres 2000, Redford 1992, Franzen 2006). Esta disminución en su abundancia afecta la intensidad de las interacciones planta-animal (Beckman & Muller-Landau 2007), lo que genera el síndrome del “bosque vacío”. Este es un bosque que conserva su estructura vegetal pero cuya fauna se ha extinto funcionalmente (Redford 1992). Cambios en las interacciones planta-animal modifican la riqueza, abundancia y composición de las plántulas en el sotobosque y por lo tanto, a futuro cambiaría la estructura y composición de los bosques “vacíos” (Dirzo & Miranda 1990, Pacheco & Simonetti 2000, Roldán & Simonetti 2001).

Los dasipróctidos (Rodentia, Dasyproctidae) son importantes dispersores de plantas con semillas grandes, tales como las palmas (Howe & Smallwood 1982, Forget 1996, Asquith *et al.* 1999, Wright & Duber 2001). En general, una alta proporción de la dieta de los dasipróctidos está constituida por frutos de palmas (Smythe 1978, Smythe 1989, Henry 1999), los cuales distribuyen y entierran estos frutos para consumirlos durante la época en que los recursos escasean (Smythe 1978, Dubost 1988, Henry 1999). Sin embargo, muchos de estos frutos no son redescubiertos, contribuyendo de esta manera con la dispersión y reclutamiento, por cuanto las semillas enterradas germinan más frecuentemente que las no enterradas. Así, los agutíes favorecen el reclutamiento de plántulas de árboles con semillas grandes, como *Hymenaea courbaril* (Asquith *et al.* 1999).

No obstante, entre las especies más cazadas por los pobladores de los bosques amazónicos están los dasipróctidos, *Dasyprocta fuliginosa* y *Myoprocta pratti* (Redford 1992, Peres 2000, 2001, Peres & Palacios 2007). Los bosques de la Amazonía del Ecuador no son la excepción. En estos bosques la densidad de los dasipróctidos se reduciría con respecto a zonas sin cacería significativa (J. Vargas, obs. pers). Esta reducción en la abundancia de los dasipróctidos implicaría una disminución de la dispersión y consecuentemente, en la germinación de semillas de palmas. Esto a su vez, conllevaría a un cambio en la futura abundancia relativa de las palmas en los bosques defaunados.

Las palmas son usadas también por los pobladores locales en Amazonía. Las palmas son empleadas como fuente de alimentos, medicinas y fibras (Narváez *et al.* 2000, Macia 2004). Por lo tanto, la alteración en la abundancia de palmas a consecuencia de la defaunación modificaría la disponibilidad de los recursos ofrecidos por las palmas, generándose un conflicto entre el uso de carne de monte y la disponibilidad de recursos vegetales.

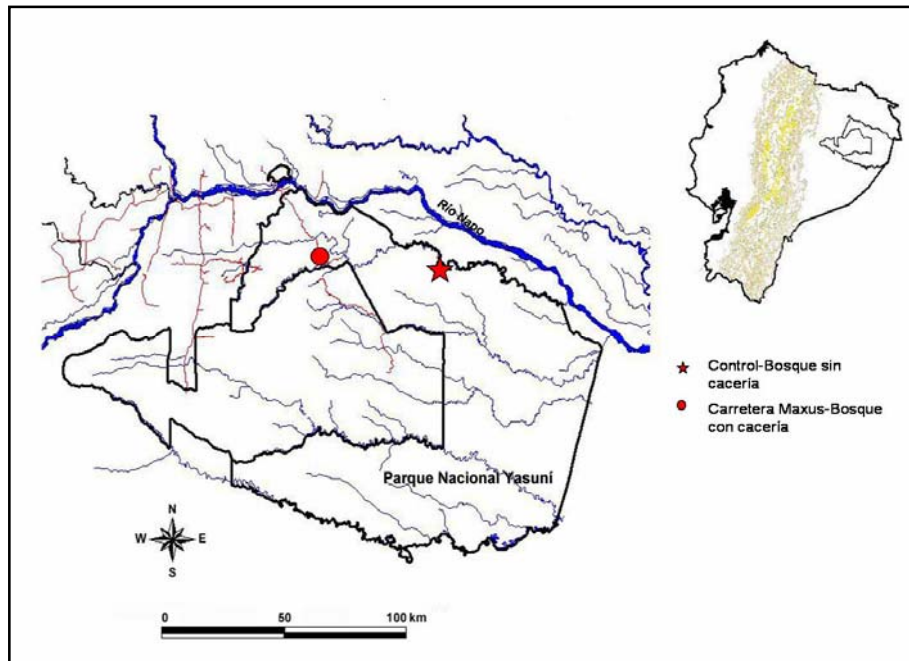
En este contexto, en esta investigación evaluamos experimentalmente las consecuencias de la defaunación de dasipróctidos sobre la distribución y abundancia de palmas y su importancia en la estructura futura de los bosques. Particularmente contrastamos si la disminución en la abundancia de dasipróctidos reduce la intensidad de las interacciones con las semillas de palmas que consumen. Si es así, 1) la cantidad de semillas de palmas dispersadas debiera ser menor en el bosque defaunado, 2) la cantidad de semillas de palmas ocultas y/o enterradas que logran germinar debiera ser mayor que las semillas que permanecen en el piso del bosque, 3) la distribución espacial de las plántulas de

palmas debiera ser más agregada y su abundancia menor en el bosque con cacería y, 4) Además, debido a la menor dispersión, distribución y germinación, la probabilidad de sobrevivencia y reclutamiento de una plántula de palma debería ser menor en el bosque con cacería. Entonces, a futuro la estructura del bosque con cacería debiera ser distinta, con menor riqueza y abundancia de palmas que los bosques sin cacería.

## MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO.— Trabajamos en áreas de bosque de la Amazonía del Ecuador donde se realiza o no cacería. El área con cacería se ubica dentro del Parque Nacional Yasuní donde vive una comunidad indígena huaorani llamada Guiyero situada a  $\sim 76^{\circ} 28' 4''$  O,  $0^{\circ} 36' 40''$  S. La zona sin cacería significativa, que corresponde a la Estación de Biodiversidad Tiputini, se sitúa a  $\sim 76^{\circ} 8' 59''$  O,  $0^{\circ} 38' 13''$  S en la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Yasuní (Fig. 1).

Las dos áreas corresponden a bosques de Tierra Firme (Sánchez *et al.* 2002). La altura promedio del dosel tiene entre 25 y 30 m, con árboles emergentes dispersos que alcanzan los 45 y 60 m. El sotobosque es con frecuencia abierto (con árboles pequeños y arbustos), las lianas suelen ser abundantes, y las epifitas escasas (Sánchez *et al.* 2002). Las especies de palmas (Arecaceae) más comunes son *Oenocarpus bataua*, *Iriartea deltoidea*, *Euterpe precatoria*, *Astrocaryum chambira*, *Astrocaryum murumuru*, *Attalea maripa*, *Attalea butyrace*, y *Bactris corossilla* (Macía 2004). La dieta de dasipróctidos incluye especies de palmas de estos bosques (Smythe 1978, Smythe 1989, Henry 1999). *Oenocarpus bataua* es una de las especies más consumidas (J. Vargas, obs. pers).



**Figura 1.** Áreas de estudio, Control-Bosque sin cacería y Carretera Maxus-Bosque con cacería, en el Parque Nacional Yasuní, amazonía ecuatoriana

ABUNDANCIA DE DISPERSORES. — Para conocer los potenciales dispersores calculamos la abundancia de mamíferos terrestres mayores tanto en el bosque con cacería como en el bosque sin cacería. Evaluamos su abundancia mediante observaciones y signos como fecas, huellas y vocalizaciones. Para ello realizamos transectos de un kilómetro de longitud por dos metros de ancho. En el bosque con cacería realizamos 17 transectos y en el bosque sin cacería otros 16. La abundancia relativa fue estimada como la proporción de transectos con signos de cada especie y las contrastamos con pruebas de proporciones (Zar 1999). Para conocer si existe diferencia en la ocurrencia de especies en los dos tipos de bosque realizamos una prueba de signos (Zar 1999).

Para estimar la abundancia de dasipróctidos cuantificamos la ocurrencia de *Dasyprocta fuliginosa* y *Myoprocta* sp. en los transectos de cada tipo de bosque. La abundancia relativa de dasipróctidos la contrastamos con una prueba de proporciones (Zar 1999).

DISPERSIÓN DE SEMILLAS. — Para evaluar la dispersión de semillas de palmas, cuantificamos la cantidad de frutos removidos desde controles abiertos, expuestos a todo tipo de dispersores, y desde exclusiones para mamíferos grandes pero de libre acceso para dasipróctidos en el bosque con cacería y el bosque sin cacería. Para ello, dispusimos de 30 controles abiertos y 30 exclusiones en cada tipo de bosque. Dentro de cada exclusión y en los controles colocamos 10 frutos de *Oenocarpus bataua*. Cada fruto tenía atado un hilo de nylon enrollado a un carrete de metal, el que permitió monitorear el destino de las semillas removidas (similar a Forget 1996).

Los frutos fueron monitoreados diariamente hasta que su pulpa fue consumida totalmente (ocho días aproximadamente). Las jaulas fueron construidas con malla galvanizada cuyo tamaño tenía un metro de altura por un metro y medio de diámetro y con tres aberturas de 25 x 25 cm en la base para permitir el ingreso de los dasipróctidos y excluir animales de mayor tamaño (modificado de Brewer & Rejmanek 1999). Estas jaulas fueron ubicadas aleatoriamente en los dos tipos de bosques.

Las consecuencias de la defaunación sobre la dispersión de semillas fue evaluada como la cantidad de frutos removidos desde los controles, abiertos a toda la fauna, y desde las exclusiones en el bosque sin cacería y el bosque con cacería. Para analizar la cantidad de frutos removidos por tipo de bosque (con cacería y sin cacería) y la cantidad de frutos removidos por tratamiento experimental (control y exclusión) realizamos un análisis de

varianza de dos vías no paramétrico de Scheirer-Ray-Hare (Sokal & Rohlf 1995). Para comparar la cantidad de frutos removidos por todos los dispersores y por dasipróctidos con el tipo de bosque realizamos pruebas no paramétricas de Mann-Whitney.

GERMINACIÓN DE SEMILLAS. — Para determinar la contribución de los dasipróctidos a la germinación de semillas de palmas, analizamos la probabilidad que una semilla dispersada y enterrada germine en comparación con una semilla sin enterrar. Para ello, dispusimos aleatoriamente 15 jaulas cilíndricas con exclusión de mamíferos para la evitar depredación de las semillas. En cada jaula colocamos enterradas 10 semillas de *Oenocarpus bataua* (simulando acción de dasipróctidos) y 10 semillas sin enterrar, dejadas en el piso del bosque (simulando ausencia de los dasipróctidos) en cada tipo de bosque (modificado de Asquith *et al.* 1999). La germinación se evaluó luego de 90 días, tiempo en el cual las semillas presentaron un hipocotilo de aproximadamente dos centímetros (Martins-Corder & Witt 2006). La contribución de los dasipróctidos a la germinación de semillas de palmas se estimó como la cantidad de semillas germinadas bajo las diferentes condiciones experimentales y fueron analizados mediante un análisis de varianza de dos vías no paramétrica de Scheirer-Ray-Hare (Sokal & Rohlf 1995). Las jaulas fueron construidas con malla galvanizada y midieron un metro de altura y 0,70 m de diámetro con agujeros de un centímetro de diámetro.

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL. — La distribución espacial fue medida para estimar el grado de agregación de las palmas adultas y plántulas de palmas en el bosque con cacería comparado con el bosque sin cacería. Las palmas adultas fueron contadas en 15 parcelas de 50 x 2 m en cada tipo de bosque y las plántulas en cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> (116 en bosque sin cacería y 113 en bosque con cacería). Usamos el índice de dispersión de Morisita

estandarizado (Morisita 1962) para evaluar el patrón de distribución espacial. Este índice tiene la ventaja de ser una de las mejores medidas de dispersión por ser independiente de la densidad de la población y del tamaño de la muestra (Myers 1978, en Krebs 1998). Este índice toma valor cero para las distribuciones al azar y valores superiores a cero para las agregadas (Krebs 1998).

ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA FUTURA. — La estructura de las palmas en el bosque fue estimada como la abundancia relativa de palmas tanto en estado adulto como de plántulas en el bosque con cacería y sin cacería. La abundancia de palmas adultas fue considerada como la estructura actual mientras que a la abundancia de plántulas consideramos como el potencial bosque a futuro (Bustamante *et al.* 2005). Las palmas adultas fueron contadas en 15 parcelas de 50 x 2 m ubicadas en cada tipo de bosque (Gentry 1992). Las plántulas de palmas se contaron en los cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> ubicados aleatoriamente bajo el dosel de cada árbol y palmas adultos. Operacionalmente, se considera como árbol adulto a todo individuo con un DAP, diámetro a la altura del pecho  $\geq 10$ cm (Gentry 1992) y plántula a todo individuo con una altura  $\leq 50$  cm (Simonetti *et al.* 2001). El DAP  $\geq 10$ cm no aplica para las palmas debido a que su estado de desarrollo no está determinado por su diámetro, por lo que identificamos y contamos solo aquellas consideradas adultas por la presencia de flores y frutos.

Para predecir la estructura futura de las palmas en el bosque evaluamos la probabilidad que las especies de plántulas más abundantes sean también las más abundantes en estado adulto tanto en el bosque con cacería como en el bosque sin cacería (Bustamante *et al.* 2005). Para ello correlacionamos la abundancia relativa de las plántulas y palmas adultas contadas e identificadas en cada tipo de bosque. También analizamos las

probabilidades de reemplazo de cada una de las especies de palmas por individuos conespecíficos. Esta probabilidad de reemplazo fue calculada como la proporción de las plántulas de palmas creciendo bajos sus conespecíficos adultos. Las probabilidades de reemplazo de cada especie de palma del bosque con cacería con respecto al bosque sin cacería las contrastamos mediante pruebas de proporciones (Zar 1999).

## RESULTADOS

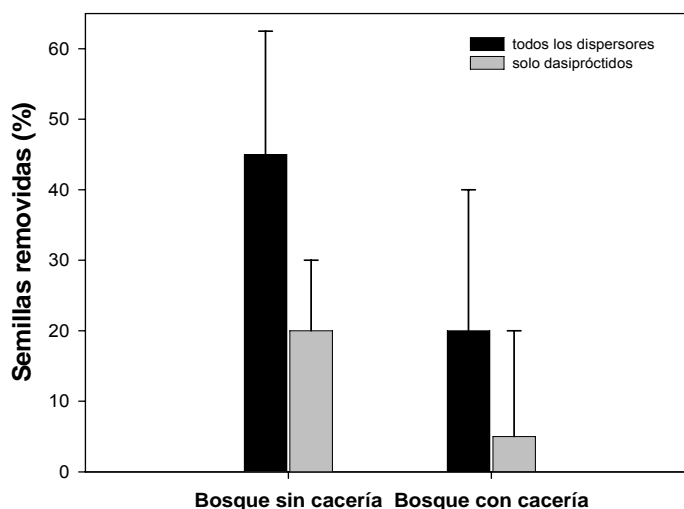
ABUNDANCIA DE DISPERSORES. — Un total de 13 especies ocurren en el bosque con cacería y 17 en el bosque sin cacería (Tabla 1). La abundancia relativa, evaluada como la proporción de transectos con signos y avistamientos, era menor en el bosque con cacería con respecto al bosque sin cacería ( $Z = 2,1$ ;  $p = 0,03$ ). Las especies de primates *Ateles belzebuth*, *Allouata seniculus*, *Lagothrix lagotrhrichia* y el jaguar (*Panthera onca*) no fueron registradas en el bosque sin cacería, mientras tan solo *M. tetradactyla* fue registrada únicamente en el bosque con cacería (Tabla 1). La abundancia relativa de dasipróctidos fue 1,7 veces mayor en el bosque sin cacería ( $N = 21$ ) con respecto al bosque con cacería ( $N = 14$ ;  $Z = 1,80$ ;  $p = 0,04$ ).

**Tabla 1.** Abundancia relativa de mamíferos. Los valores son las proporciones de transectos con signos u observaciones de cada especie, valores negativos de Z muestran proporciones mayores en el bosque con cacería respecto al bosque sin cacería y p es la probabilidad que las proporciones sean estadísticamente diferentes.

<b>Especies</b>	<b>Bosque sin cacería</b>	<b>Bosque con cacería</b>	<b>Z</b>	<b>p</b>
<i>Ateles belzebuth</i>	0,07	0,00		
<i>Agouti paca</i>	0,67	0,29	2,11	0,02
<i>Allouata seniculus</i>	0,13	0,00		
<i>Cebus albifrons</i>	0,20	0,06	1,21	0,11
<i>Callicebus discolor</i>	0,13	0,06	0,72	0,24
<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	0,80	0,53	1,61	0,05
<i>Dasypus novemcinctus</i>	0,27	0,41	- 0,46	0,32
<i>Lagothrix lagothrichia</i>	0,13	0,00		
<i>Leopardus sp.</i>	0,13	0,18	- 0,34	0,37
<i>Mazama americana</i>	0,93	0,65	1,96	0,03
<i>Mazama goazoubira</i>	0,13	0,24	- 0,74	1,23
<i>Myrmecophaga tridactyla</i>	0,07	0,06	0,09	0,46
<i>Myoprocta sp.</i>	0,60	0,29	1,74	0,04
<i>Panthera onca</i>	0,27	0,00		
<i>Pecari tajacu</i>	0,93	0,76	1,31	0,09
<i>Tayassu pecari</i>	0,53	0,29	1,38	0,08
<i>Tapirus terrestris</i>	0,67	0,53	0,79	0,22
<i>Tamandua tetradactyla</i>	0,00	0,06		

DISPERSION DE SEMILLAS. — Independientemente del tratamiento experimental, controles o exclusiones, en el bosque sin cacería el 59,9% ( $N = 187$ ) y en el bosque con cacería el 40,1% ( $N = 125$ ) de los frutos fueron removidos es decir, en el bosque con cacería la dispersión es 1,5 veces menor ( $H = 12,70$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,001$ ). Independientemente del tipo de bosque, la remoción de frutos fue mayor en los controles (71,47%;  $N = 223$ ) que en las exclusiones (28,53%;  $N = 89$ ), lo que sugiere que la dispersión de frutos por todos los dispersores es 2,5 veces mayor que la dispersión por

dasipróctidos ( $H = 17,91$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,001$ ). La remoción de frutos tanto por todos los dispersores ( $U = 314$ ;  $p = < 0,001$ ) como por dasipróctidos ( $U = 284$ ;  $p = 0,01$ ) fue mayor en el bosque sin cacería con respecto al bosque con cacería (Fig. 2).



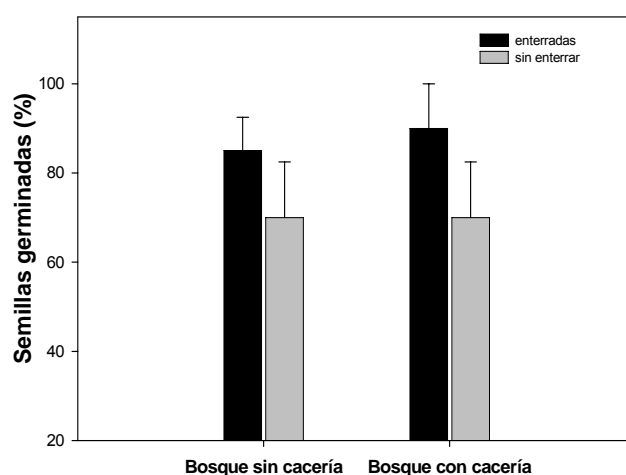
**Figura 2.** Porcentaje de semillas de *Oenocarpus bataua* removidas por todos los dispersores desde controles abiertos (recuadros de color negro) y por dasipróctidos desde exclusiones (recuadros de color gris) en un bosque sin cacería y un bosque con cacería. Las medias más los percentiles 25% y 72% son descritos en las barras.

Los dasipróctidos remueven el 45% de los frutos en el bosque sin cacería y el 33% en el bosque con cacería (Fig. 2). Los frutos removidos por dasipróctidos algunos fueron dispersados y abandonados en el piso del bosque después de haber sido consumidos su pulpa y otros fueron dispersados y ocultos sin consumir su pulpa.

Es importante mencionar que el 66,33% ( $N = 398$ ) de frutos en el bosque sin cacería y 76,83% ( $N = 461$ ) en el bosque con cacería no fueron removidos por sus dispersores. La mayoría de éstos fueron consumidos por invertebrados dentro de los controles y las exclusiones en que fueron colocados. El 2,5% ( $N = 15$ ) de los frutos removidos en el

bosque sin cacería y el 2,3% ( $N = 15$ ) en el bosque con cacería presumiblemente fueron removidos por ardillas y puercos espines porque fueron encontrados sobre los árboles cercanos a las exclusiones.

**GERMINACIÓN DE SEMILLAS.** – Independientemente del tipo de bosque, la cantidad de semillas que germinaron bajo condición experimental enterradas (88%;  $N = 176$ ) son 1,2 veces más que las sin enterrar (71%;  $N = 142$ ;  $H = 1,89$ ;  $gl = 1$ ;  $p = < 0,001$ ). En cambio, independientemente de la condición experimental, la cantidad de semillas que germinaron en el bosque sin cacería (77,5%;  $N = 155$ ) no difiere de la cantidad de semillas que germinaron en el bosque con cacería (81,5%;  $N = 163$ ;  $H = 0,89$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,35$ ). No existe interacción entre las condiciones experimentales y el tipo de bosque en que estas se realizaron ( $H = 0,31$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0,58$ ). La cantidad de semillas germinadas bajo condiciones de ocultamiento y las germinadas sin ocultar no difieren al compararlas por el tipo de bosque (Fig. 3).



**Figura 3.** Porcentaje de semillas de *Oenocarpus bataua* germinadas bajo condiciones experimentales enterradas (recuadros de color negro) y sin enterrar (recuadros de color gris) en un bosque sin cacería y un bosque con cacería. Las medias más los percentiles 25% y 72% son descritos en las barras.

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL. — La distribución espacial de las palmas adultas no fue agregada en los dos tipos de bosque (bosque sin cacería,  $I_P = 0,31$ ;  $p = 0,09$  y bosque con cacería,  $I_P = 0,25$ ;  $p = 0,13$ ). A nivel de plántulas, la distribución espacial en el bosque sin cacería no fue agregada ( $I_P = 0,27$ ;  $p = 0,27$ ), mientras que en el bosque con cacería su distribución espacial fue agregada ( $I_P = 0,53$ ;  $p = < 0,001$ ).

ABUNDANCIA Y ESTRUCTURA FUTURA. — En el bosque sin cacería registramos 13 especies de palmas adultas, mientras que el bosque con cacería registramos 12. En el bosque sin cacería la abundancia relativa de palmas adultas en cuadrantes de 50 x 2 m fue  $3,1 \pm 2,0$  y en el bosque con cacería  $2,3 \pm 1,7$ . A nivel de plántulas, en el bosque sin cacería registramos 13 especies y su abundancia relativa en cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> fue  $0,7 \pm 0,9$ , mientras que en el bosque con cacería registramos ocho especies y su abundancia relativa fue  $1,3 \pm 15,4$  (Tabla 2).

En el bosque sin cacería, la mayoría de especies de palmas adultas más abundantes son también las más abundantes como plántulas ( $r_S = 0,71$ ;  $n = 14$ ;  $p = 0,004$ ). En el bosque con cacería no hubo correlación entre la abundancia de especies de palmas adultas y plántulas ( $r_S = 0,156$ ;  $n = 14$ ;  $p = 0,59$ ), en este bosque la mayoría de especies de plántulas tiende a disminuir su abundancia relativa con respecto a la abundancia relativa de las palmas en estado adulto y tan solo *Iriartea deltoidea* y *Oenocarpus bataua* tiende a aumentar (Tabla 2).

**Tabla 2.** Composición y abundancia de adultos y plántulas de palmas. Se muestra el número de individuos adultos en 15 cuadrantes de 50 x 2 m y plántulas en 116 y 113 cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> en un bosque sin cacería y con cacería respectivamente. Entre paréntesis la abundancia relativa expresada en porcentaje.

Especie	Bosque sin cacería		Bosque con cacería	
	Adultos	Plántulas	Adultos	Plántulas
<i>Aiphanes ulei</i>	1 (2,2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Astrocaryum chambira</i>	2 (4,3)	3 (3,8)	3 (9,1)	0 (0)
<i>Astrocaryum murumuru</i>	1 (2,2)	0 (0)	1 (3,0)	0 (0)
<i>Attalea maripa</i>	1 (2,2)	1 (1,3)	1 (3,0)	4 (2,8)
<i>Bactris corossilla</i>	0 (0)	0 (0)	2 (6,1)	0 (0)
<i>Desmoncus orthacanthos</i>	0 (0)	1 (1,3)	0 (0)	0 (0)
<i>Euterpe precatoria</i>	4 (8,7)	4 (5,1)	7 (21,2)	8 (5,6)
<i>Geonoma aspidifolia cf.</i>	1 (2,2)	2 (2,5)	2 (6,1)	3 (2,1)
<i>Geonoma brongniartii</i>	10 (21,7)	15 (19,0)	3 (9,1)	11 (7,7)
<i>Geonoma maxima</i>	8 (17,4)	3 (3,8)	4 (12,1)	13 (9,2)
<i>Hyospathe elegans</i>	0 (0)	2 (2,5)	0 (0)	0 (0)
<i>Iriartea deltoidea</i>	3 (6,5)	9 (11,4)	5 (15,2)	53 (37,3)
<i>Oenocarpus bataua</i>	9 (19,6)	28 (35,4)	4 (12,1)	48 (33,8)
<i>Prestoea schultzeana</i>	2 (4,3)	1 (1,3)	0 (0)	0 (0)
<i>Socratea exorrhiza</i>	3 (6,5)	5 (6,3)	2 (6,1)	2 (1,4)
<i>Wettinia maynensis</i>	1 (2,2)	5 (6,3)	1 (3,0)	0 (0)
<i>N</i>	46	79	35	142
Número de especies	13	13	12	8

Además la probabilidad de reemplazo de una especie por individuos conespecíficos varía en el bosque con cacería respecto al bosque sin cacería. Cinco de nueve especies de palmas compartidas aumentan significativamente su probabilidad de reemplazo en el bosque con cacería en tanto otras cuatro disminuyen. Solamente dos especies no cambia su probabilidad de reemplazo, pero esta es cero en ambos bosques (Tabla 3)

**Tabla 3.** Probabilidades de reemplazo. Los valores son la probabilidad que individuos de una especie de palma sea reemplazado por individuos de su misma especie. Valores negativos de Z muestran proporciones mayores en el bosque con cacería respecto al bosque con cacería y p es la probabilidad que las proporciones sean estadísticamente diferentes.

<b>Especie</b>	<b>Bosque sin cacería</b>	<b>Bosque con cacería</b>	<b>Z</b>	<b>p</b>
<i>Aiphanes ulei</i>	0,00			
<i>Astrocaryum chambira</i>	0,67	0,00	10,5	< 0,001
<i>Astrocaryum murumuru</i>	0,00	0,00		
<i>Attalea maripa</i>	0,00	0,00		
<i>Bactris corossilla</i>		0,00		
<i>Desmoncus orthacanthos</i>	0,00			
<i>Euterpe precatoria</i>	0,00	0,33	- 6,40	< 0,001
<i>Geonoma aspidifolia cf.</i>	0,00	1,00	- 13,5	< 0,001
<i>Geonoma brongniartii</i>	0,22	0,00	5,0	< 0,001
<i>Geonoma maxima</i>	0,50	0,33	2,6	< 0,001
<i>Hyospathe elegans</i>	0,00			
<i>Iriartea deltoidea</i>	0,50	0,95	- 6,6	< 0,001
<i>Oenocarpus bataua</i>	0,36	1,00	- 10,1	< 0,001
<i>Prestoea schultzeana</i>	0,00			
<i>Socratea exorrhiza</i>	0,67	1,00	- 6,4	< 0,001
<i>Wettinia maynensis</i>	0,33	0,00	6,4	< 0,001

## DISCUSIÓN

La cacería de grandes mamíferos, entre estos los dasipróctidos, disminuyó su abundancia en nuestro sitio de estudio (Tabla 1), similar a lo que sucede en otras áreas del Neotrópico (Redford 1992, Alvard *et al.* 1997, Cullen *et al.* 2000, Peres 2000, 2001). La cacería en estos bosques ha generado defaunación y como consecuencia se están alterando los procesos del bosque, principalmente por disminución en la intensidad de las interacciones entre plantas y sus dispersores (Roldan & Simonetti 2001). La menor remoción de frutos en el bosque con cacería esta en directa relación con la reducida abundancia de fauna en

el bosque con cacería, apoyando la sugerencia de Wright *et al.* (2000) que la proporción de semillas dispersadas es inversamente relacionada con la intensidad de cacería.

La cacería redujo la abundancia de dasipróctidos un 57% y consiguó ha alterado las interacciones con los frutos de palmas que consume como consecuencia de su limitación funcional como dispersores (Forget & Jansen 2007). La dispersión de semillas de *Oenocarpus bataua* por dasipróctidos se redujo el 53% en el bosque defaunado (fig. 2), similar a estudios previos que muestran que la proporción de dispersión exitosa de semillas (i.e. *Astrocaryum aculeatissimum* y *Carapa procera*) desde sus conoespecíficos era inversamente relacionada con la intensidad de cacería (Galetti *et al.* 2006, Forget & Jansen 2007).

Algunos de los frutos dispersados desde las exclusiones por dasipróctidos fueron enterrados. Muchas investigaciones señalan que la mayoría de estos frutos enterrados, como potenciales reservas de alimento, son olvidados y los pocos redescubiertos son vueltos a enterrar (Smythe 1978, 1989, Dubost 1988, Henry 1999, Jansen & Forget 2001). Éstos frutos son usualmente olvidados, sea por errores en la recuperación por parte de los dasipróctidos o bien por que abandonan el área donde los enterraron (Jansen & Forget 2001). En esta investigación comprobamos experimentalmente que estos frutos enterrados tienen mayor probabilidad de germinar que aquellos que permanecen en el piso del bosque (Fig. 3), demostrando de esta manera que los dasipróctidos son efectivos “sembradores” de semillas de palmas. Además, ocultando semillas los dasipróctidos incrementarían la probabilidad de reclutamiento de plántulas de palmas porque éstas escaparían a la depredación (Smythe 1978, Galetti *et al.* 2006), evitarían mortalidad denso-dependiente bajo sus conoespecíficos (Schupp 1992) y serían depositadas en sitios

con microclimas adecuados para su germinación (Brewer & Rejmanek 1999, Galetti et al, 2006).

La defaunación de dasipróctidos junto con reducir la dispersión y la germinación de semillas también modifica la estructura espacial de las plántulas de palmas. Es así que las plántulas de palmas del bosque defaunado presentan una distribución agregada en contraste con las palmas adultas en los dos tipos de bosques y las plántulas del bosque sin cacería cuya distribución no fue agregada. Los dasipróctidos usualmente dispersan semillas a grandes distancias y en ausencia de éstos la distribución natural tiende a ser modificada (De Almeida & Galetti 2007), presentando patrones de distribución agregada similar a los encontrados para las palmas *Astrocaryum aculeatissimum* en el bosque lluvioso Atlántico (Galetti et al., 2006). De esta manera, la distribución agregada de plántulas determinaría una baja probabilidad de reclutamiento y sobrevivencia, principalmente por competencia intraespecífica bajo sus parentales por falta de dispersión (Chapman & Chapman 1995, Asquith et al. 1997).

La abundancia relativa de la mayoría especies de palmas disminuye en el bosque con cacería, donde algunas especies no fueron registradas, entre estas, *Astrocaryum chambira* y *Bactris corosilla*, mientras que *Iriartea deltoidea* y *Oenocarpus bataua* tiende a aumentar su abundancia (Tabla 2). Estas especies de palmas con abundancias reducidas, principalmente aquellas con semillas grandes (e.g. *A. chambira*), podrían ser propensas a la extinción local porque muy pocos frugívoros podrán actuar como eficientes dispersores de sus semillas en ausencia de los dasipróctidos (Smythe 1989, Forget 1991, Brewer & Rejmanek 1999, Wright & Duber 2001). Entre estos frugívoros, las ardillas y puercos espines, aunque no compensarían la función de los dasipróctidos por cuanto

generalmente remueven semillas pequeñas y a cortas distancias (Forget 1991, Forget *et al.* 1994, Galetti *et al.* 1992). En tanto que, la mayor abundancia relativa de plántulas *I. deltoidea* y *O. bataua* en el bosque defaunado podría estar asociada a su alta producción de frutos (Kahn & de Granville 1992, Henderson 1995) y su limitada dispersión debido a la reducida abundancia de dasipróctidos. Esto hace suponer las plántulas de estas dos especies están creciendo de forma agregada pero su probabilidad de sobrevivencia a futuro sería baja por efecto de la competencia intraespecífica bajo sus parentales (Chapman & Chapman 1995).

La interacción de los dispersores con las plantas es importante en estos bosques, porque estos procesos se relacionan con el ciclo reproductivo de las plantas adultas y el establecimiento de su descendencia, y tiene un profundo efecto sobre la estructura de la vegetación y distribución de las especies (Wang & Smith 2002, Wang *et al.* 2006). Clark *et al.* (1998) y Forget & Jansen (2007) mencionan que los tres mecanismos generales que determinan el pobre reclutamiento son la limitación de recursos, limitada dispersión y limitado establecimiento. En el bosque defaunado de este estudio, los dos últimos mecanismos podrían estar muy correlacionados con la reducción en la abundancia de dasipróctidos 1) por la limitación de su funcionalidad como efectivos dispersores y, 2) por limitación en su función de “sembradores” de semillas. Descartamos la probabilidad que la limitación de recursos sea un mecanismo que influya, debido a que la productividad de frutos de palmas en estos bosques es alta y constante en el tiempo (Henderson 1995).

Por tanto, sugerimos que la defaunación de dasipróctidos en los bosques amazónicos tiene como consecuencia actual la reducción de la abundancia relativa de plántulas de palmas la que a su vez se relaciona con la alteración progresiva y jerárquica de factores

como la dispersión, germinación y distribución espacial. Esto además se expresa en modificaciones en la probabilidad de reemplazo de cada especie por individuos conespecíficos lo que generaría a futuro un bosque con una estructura de palmas adultas diferente, cuyas abundancias se reducirían o en otros casos con extinción local de especies.

Debido a la alta diversidad de palmas en los bosques de la Amazonía occidental (Gentry 1988, Kahn & de Granville 1992, Henderson 1995), éstas al igual que los dasipróctidos son importantes por los usos económicos y de subsistencia (Narváez *et al.* 2000, Macía 2004). Las palmas que tienen mayor cantidad de usos en la Amazonía ecuatoriana son aquellas especies que presentan frutos de mayor tamaño (Figura 4, Macía 2004). Estas especies de palmas son también las más usadas como alimento por los dasipróctidos (Smythe 1989, Forget 1991, Galetti *et al.* 2006, De Almeida & Galetti 2007).

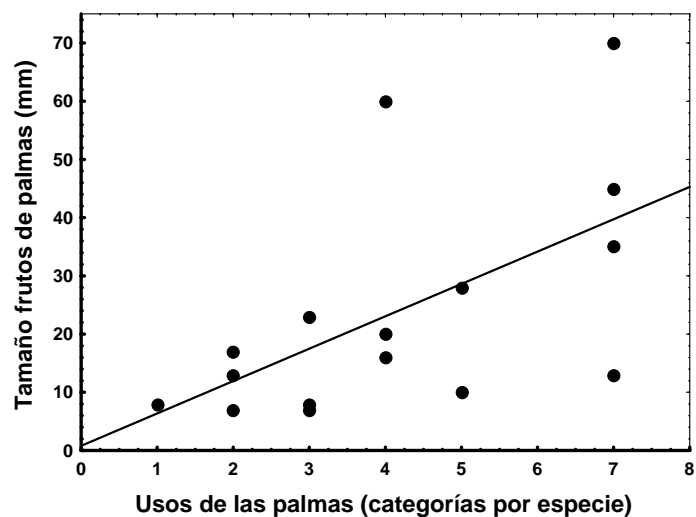


Figura 4. Correlación entre el tamaño de frutos y el uso de las especies de palmas del bosque con cacería ( $r_s = 0,61$ ;  $p = 0,01$ ). Los valores de tamaños de los frutos fueron obtenidos de Kahn y De Granville (1992). Los valores de usos de las palmas corresponden a la cantidad de categorías de cada especie planteadas por Macía (2004) para las palmas utilizadas por las comunidades del bosque con cacería.

Considerando la depresión de la facilitación del reclutamiento de estas palmas como consecuencia de la cacería de dasipróctidos, por estos usos de la gente y la falta de los servicios de dispersión de los dasipróctidos, las palmas con semillas grandes podrían ser más propensas a reducir su abundancia o a extinguirse localmente. Por esto, la defaunación junto con irrumpir el mutualismo entre palmas y dasipróctidos (Forget 1996, Henry 1999, Galetti *et al.* 2006, de Almeida & Galetti 2007) estaría generando una situación de compromiso entre la provisión actual de carne de monte (dasipróctidos) y la provisión futura de palmas como recursos (Wright *et al.* 2000, Terborgh *et al.* 2008). Por consiguiente, sugerimos que futuros planes de manejo de fauna o de dasipróctidos y de las especies vegetales en los bosques de la amazonía debieran considerar las interacciones entre especies animales y vegetales por cuanto la conservación de la estructura de estos bosques dependería de mantener éstas interacciones mutualistas.

## LITERATURA CITADA

- ALVARD, M.S., J.G. ROBINSON, K.H. REDFORD, and H. KAPLAN. 1997. The sustainability of subsistence hunting in the neotropics. *Conservation Biology* 11: 977-982.
- ASQUITH, N.M., S.J. WRIGHT, and M.J. CLAUSS. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* 78: 941-946.
- ASQUITH, N.M., J. TERBORGH, A.E. ARNOLD, and C.M. RIVEROS. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15: 229-235.
- BECKMAN, N.G., and H.C. MULLER-LANDAU. 2007. Differential effects of hunting on predispersal seed predation and primary and secondary seed removal of two Neotropical tree species. *Biotropica* 39: 328-339.
- BREWER, S.W., and M. REJMANEK. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10: 165-174.
- BUSTAMANTE, R.O., A.A. GREZ, J.A. SIMONETTI, and J. SAN MARTÍN. 2005. La fragmentación del bosque maulino y su dinámica regeneracional: diagnóstico actual y perspectivas futuras. Pp 529-539. *In* C. Smith, Armesto, J.J. & C. Valdovinos (Ed.). Historia, biodiversidad y ecología de los bosques de la Cordillera de la Costa. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- CHAPMAN, C.A., and L.J. CHAPMAN. 1995. Survival without dispersers seedling recruitment under parents. *Conservation Biology* 9: 675-678.
- CLARK, J.S., E. MACKLIN, and L. WOOD. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.
- CULLEN, L., R.E. BODMER, and C.V. PADUA. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biological Conservation* 95: 49-56.
- DE ALMEIDA, L.B., and M. GALETTI. 2007. Seed dispersal and spatial distribution of *Attalea geraensis* (Arecaceae) in two remnants of Cerrado in Southeastern Brazil. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 32: 180-187.

- DIRZO, R., and A. MIRANDA. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity - a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- DUBOST, G. 1988. Ecology and social life of the red acouchy, *Myoprocta exilis* comparison with the orange rumped agouti, *Dasyprocta leporina*. *Journal of Zoology* 214: 107-123.
- FORGET, P.M. 1991. Scatterhoarding of *Astrocaryum paramaca* by proechimys in French Guiana: comparison with *Myoprocta exilis*. *Tropical Ecology* 32: 155-167.
- FORGET, P.M., E.MUNOZ, and E.G. LEIGH. 1994. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado island, Panama. *Biotropica* 26: 420-426.
- FORGET, P.M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 12: 751-761.
- FORGET, P.M., and P.A. JANSEN. 2007. Hunting increases dispersal limitation in the tree *Carapa procera*, a nontimber forest product. *Conservation Biology* 21: 106-113.
- FRANZEN, M. 2006. Evaluating the sustainability of hunting: a comparison of harvest profiles across three Huaorani communities. *Environmental Conservation* 33: 36-45.
- GALETTI, M., M. PASCHOAL, and F. PEDRONI. 1992. Predation on palm nuts (*Syagrus rommanzoffiana*) by squirrels (*Sciurus ingrami*) in south east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 8: 121-123.
- GALETTI, M., C.I. DONATTI, A.S. PIRES, P.R. GUIMARAES, and P. JORDANO. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141-149.
- GENTRY, A.H. 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63: 19-28.
- HENDERSON, A. 1995. *The palms of the Amazon*. Oxford University Press, New York (USA).

- HENRY, O. 1999. Frugivory and the importance of seeds in the diet of the orange rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 291-300.
- HOWE, H.F., and J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-218.
- JANSEN, P. A., and P. M. FORGET. 2001. Scatterhoarding by rodents and tree regeneration in French Guiana. Pp. 275-288. *In* F. Bongers, Charles-Dominique, P., Forget, P.M. & M. Théry. (Ed.). *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht. The Netherlands.
- KAHN, F., and J.J. DE GRANVILLE. 1992. *Palms in forest ecosystems of Amazonia*. Springer Verlag, Berlin.
- KREBS, C.J. 1998. *Ecological Methodology*, second edition. Addison-Welsey, California.
- MACÍA, M. 2004. Multiplicity in palm uses by the Huaorani of Amazonian Ecuador. *Botanical Journal of the Linnean Society* 144: 149–159.
- MARTINS-CORDER, M.P., and C. WITT. 2006. Germinação de sementes e crescimento de plântulas de diferentes progênies de *Euterpe edulis* Mart. *Revista Árvore* 30: 693-699.
- NARVÁEZ, A., F.W. STAUFFER, and J. GERTSCH. 2000. Contribución al estudio de la etnobotánica de las palmas del estado Amazonas, Venezuela. *Scientia Guianae* 10: 20–37.
- MORISITA, M. 1962. Id-index, a measure of dispersion of individuals. *Researches in Population Ecology* 4: 1-7.
- MYERS, J.H. 1978. Selecting a measure of dispersion. *Environmental Entomology* 7: 619-621. *In* KREBS, C.J. 1998. *Ecological Methodology*, second edition. Addison-Welsey, California.
- PACHECO, L.F., and J.A. SIMONETTI. 2000. Genetic structure of a mimosoid tree deprived of its seed disperser, the spider monkey. *Conservation Biology* 14: 1766-1775.
- PERES, C.A. 2000. Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation Biology* 14: 240-253.
- PERES, C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15: 1490-1505.

- PERES, C.A., and E. PALACIOS. 2007. Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: Implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica* 39: 304-315.
- REDFORD, K.H. 1992. The empty forest. *Bioscience* 42: 412-422.
- REDFORD, K.H., and J. G. ROBINSON. 1987. The game of choice: patterns of indian and colonist hunting in the neotropics. *American Anthropologist* 89: 650-667.
- ROLDAN, A.I., and J.A. SIMONETTI. 2001. Plant mammal interactions in tropical Bolivian forests with different hunting pressures. *Conservation Biology* 15: 617-623.
- SÁNCHEZ, G., D. NELLY, and F. RODRÍGUEZ. 2002. Clasificación de cobertura vegetal del Parque Nacional Yasuní y el Territorio Huaorani. *EcoCiencia*, Quito.
- SCHUPP, E.W. 1992. The Janzen-Connell Model for Tropical Tree Diversity: Population Implications and the Importance of Spatial Scale. *The American Naturalist* 140: 526-530.
- SIMONETTI, J.A., M. MORAES, R.O. BUSTAMANTE, and A.A. GREZ. 2001. Regeneración de bosques tropicales fragmentados del Beni, Bolivia. *In* B. Mostacedo & T.S. Fredericksen (Eds.). *Regeneración natural y silvicultura en los bosques tropicales de Bolivia*, pp. 139-153. Bolfor, Santa Cruz.
- SMYTHE, N. 1978. The natural history of the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*) *Smithsonian Contribution to Zoology* 274 1-52.
- SMYTHE, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum* evidence for dependence for upon its seed dispersers. *Biotropica* 21 50-56.
- SOKAL, R.R., and F.J. ROHLF. 1995 *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Company, New York, USA.
- TERBORGH, J., G. NUNEZ-ITURRI, N.C.A. PITMAN, F.H.C. VALVERDE, P. ALVAREZ, V. SWAMY, E.G. PRINGLE, and C.E.T. PAINE. 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89: 1757-1768.
- WANG, B.C., and T.B. SMITH. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 379-386
- WANG, B.C., M.T. LEONG, T.B. SMITH, and V.L. SORK. 2006. Ecological repercussions of extirpating mammals: reduced seed removal and dispersal of the Afrotropical tree, *Antrocaryon klaineianum* (Anacardiaceae). *Biotropica* 38: 792-793.

- WRIGHT, S.J., H. ZEBALLOS, I. DOMINGUEZ, M.M. GALLARDO, M.C. MORENO, and R. IBANEZ. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology* 14: 227-239.
- WRIGHT, S.J., and H.C. DUBER. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33: 583-595.
- WRIGHT, S.J., K.E. STONER, N. BECKMAN, R.T. CORLETT, R. DIRZO, H.C. MULLER-LANDAU, G. NUNEZ-ITURRI, C.A. PERES, and B.C. WANG. 2007. The plight of large animals in tropical forests and the consequences for plant regeneration. *Biotropica* 39: 289-291.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.