

Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonía colombiana

Juan Fernando Acevedo-Quintero & Joan Gastón Zamora-Abrego

Grupo de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre (ECOFAUNAS), Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Medellín C.P. 050034, Antioquia; juanfer13@gmail.com, jogzamoraab@unal.edu.co

Recibido 19-II-2015. Corregido 20-VII-2015. Aceptado 25-VIII-2015.

Abstract: Role of mammals on seed dispersal and predation processes of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) in the Colombian Amazon. Mammals and palms are important elements of fauna and flora in the Neotropics, and their interactions, such as fruit consumption and seed dispersal, are one of the most important ecological relationships in these ecosystems. The main objective of this study was to identify the relative importance of mammals in the dispersal and predation of *Mauritia flexuosa* palm fruits. We installed camera-traps in front of palm fallen seeds and clusters with fruits. A catalog of species was prepared with the recorded videos and the foraging behaviors exhibited were classified and identified. In addition, two exclusion treatments with three repetitions each were used. In the semi-open treatment, a plot was fenced with metal mesh leaving four openings in order to allow access only to small and medium sized mammals, while in the open treatment, the small, medium and large sized mammals had free access. In both cases, seed removal was evaluated. We recorded a total of 19 species of mammals, nine of which fed on palm fruits and the other five were seed dispersers. We reported for the first time the consumption of *Mauritia flexuosa* fruits by *Atelocynus microtis*. The species with the highest relative importance was *Dasyprocta fuliginosa*, which showed the highest percentage of seed dispersal (63.5%) compared to the other species. *Tayassu pecari* was identified as an *in situ* consumer, eating 45.3% of seeds without dispersing them. The number of seeds consumed *in situ* in the open treatment showed significant differences regarding the semi-open treatment, suggesting greater involvement of large mammals in this process. In conclusion, the fruits of *M. flexuosa* are an important food source for the local mammal community. Additionally, the consumption of seeds under the canopy of the mother palm is proportionally greater than their dispersion. Generally, the pressure of frugivorous species over seeds may determine the reproductive strategies of plants. However, research on effective dispersion, dispersal distances and demographic impact should be conducted to determine the specific role of medium and large sized mammals in the ecology of this palm. Rev. Biol. Trop. 64 (1): 5-15. Epub 2016 March 01.

Key words: palms, frugivory, aguti, *Dasyprocta fuliginosa*, *Tayassu pecari*.

La remoción de semillas, que incluye tanto dispersión como depredación, es un proceso clave en la transición de semillas a plántulas (Janzen, 1970; Jordano, García, Godoy, & García-Castaño, 2007; Schmitz, 2008). En los bosques tropicales, la mayoría de las especies arbóreas dependen de la fauna para dispersar sus semillas (Jordano, 2000; Jordano, Galetti, Pizo, & Silva, 2006). Entre un 50 % y 90 % de todas las especies leñosas de estas comunidades, son dispersadas por animales vertebrados

(Fleming, Breitwisch, & Whitesides, 1987; Jordano, 2000; Jordano et al., 2006). La dispersión efectiva depende de la distancia a la que son depositadas las semillas, en relación con la planta progenitora, ya que son menos afectadas por efectos denso-dependientes negativos (Howe & Miriti, 2004; Schupp, Jordano, & Gómez, 2010), así como por la habilidad de los animales de depositar las semillas en sitios favorables para su germinación y posterior establecimiento (Harper, 1977; Muller-Landau, Wright,

Calderon, Hubbell, & Foster 2002; Schupp et al., 2010). Asimismo, muchos animales son potenciales depredadores de las semillas que transportan (Restrepo, 2002; Grenha, Macedo, Pires, & Monteiro, 2010), por lo que frecuentemente es difícil diferenciar la gradiente de alta calidad (eficiencia en la dispersión) a baja calidad (depredación) de dispersión (Zona & Henderson, 1989; Andreazzi, Pires, & Fernandez, 2009). En cualquier caso, tanto la dispersión como la depredación de semillas afecta la sobrevivencia y el reclutamiento de las plantas, jugando un papel determinante en la estructuración y el mantenimiento de la diversidad de los bosques (Howe, 1990; Brewer & Rejmánek, 1999; DeMattia, Rathcke, Curran, Aguilar, & Vargas, 2006).

En el neotrópico, las palmeras (Arecaceae) son consideradas uno de los recursos alimenticios más importantes porque presentan una alta producción de frutos, que son clave para la alimentación de numerosas especies animales (Zona & Henderson, 1989; Zona, 2006; Andreazzi et al., 2009). Los bosques de *Mauritia* constituyen un tipo de formación vegetal dominada por la palma *Mauritia flexuosa* L.f., la cual generalmente se desarrolla en zonas inundables pobremente drenadas (Muller, 1970; Sioli, 1975; Urrego, Galeano, Sanchez, & Peñuela, 2013). Estos bosques, casi monotípicos, tienen una abundante producción de frutos y son importantes recursos alimenticios para muchas especies de mamíferos (Bodmer, 1991; Bodmer, Eisenberg, & Redford, 1997; Aquino, 2005), como los ungulados *Tayassu pecari* y *Pecari tajacu* (Kiltie, 1981; Bodmer, 1991), los primates *Ateles*, *Cebus* y *Lagothrix* (Cintra & Horna, 1997; Aquino & Bodmer, 2004), y especies de roedores como *Cuniculus paca* y *Dasyprocta* spp. (Smythe, 1989; Forget, 1991; Galetti, Paschoal, & Pedroni, 1992; Forget, Munoz, & Leigh, 1994; Brewer, 2001; Silva & Tabarelli, 2001).

La palma *Mauritia flexuosa* es una especie sensible al proceso de remoción de semillas (Urrego, 1987; Holm, Millar, & Cropper, 2008), ya que por encima del crecimiento y la fecundidad, la supervivencia y el reclutamiento

de las plántulas ha sido el proceso demográfico más significativo para el crecimiento de la población a largo plazo (Holm et al., 2008). Los mamíferos frugívoros de este tipo de comunidad, diseminan y favorecen el reclutamiento de las nuevas plántulas, alejando las semillas de los parentales (Ponce, 2002), desempeñando un importante papel en la supervivencia de las mismas (Reid, 1989; Bustamante, 2009). En este mismo sentido, el principal objetivo de este trabajo fue identificar los mamíferos que participan como dispersores o consumidores de las semillas de *M. flexuosa*, en un bosque de *Mauritia* ubicado en el Trapecio Amazónico colombiano. Específicamente nos concentramos en responder las siguientes preguntas: *i*) ¿cuántas y cuáles son las especies de mamíferos que están involucradas en el proceso de remoción de semillas de esta palma?; *ii*) ¿en qué proporción estas especies de mamíferos están dispersando o consumiendo *in situ* dichas semillas?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El estudio se desarrolló de febrero a noviembre 2012 en un bosque de *Mauritia* localizado a 3.5 km de la estación biológica “El Zafire” de la Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonía, ubicada sobre la cuenca media del Río Calderón en el Trapecio Amazónico colombiano (3°56'48" N - 69°53'11" W). La precipitación promedio anual es de 3000 mm, con una época lluviosa entre diciembre y mayo, con un pico máximo en abril, y una época seca entre julio y noviembre, siendo agosto el mes más seco. La humedad relativa promedio es de 86.0 %, con una temperatura promedio anual de 26.0°C, con valores mínimos de 15.0°C y máximos de 36.0°C (Jiménez, Moreno, Peñuela, Patino, & Lloyd, 2009; Toro-Vanegas, 2014).

Diseño experimental-fototrampeo: Con el fin de identificar las especies de mamíferos involucradas en el proceso de remoción de semillas, se utilizaron 10 cámaras-trampa (2011 Bushnell® Trophy Cam), ubicadas a

nivel del suelo (50 cm de altura) y en el dosel (15 m de altura aprox.), entre febrero y noviembre 2012. Las cámaras fueron rotadas teniendo en cuenta la disponibilidad de frutos caídos y en el caso de las estaciones de dosel, con base en la presencia de racimos con frutos bien desarrollados. En total fueron colocadas 12 estaciones en el sotobosque y tres estaciones en el dosel.

Todas las cámaras-trampa se programaron para registrar videos de 40 s, con intervalos entre cada activación de 20 s. De cada video se tomaron los siguientes datos: fecha, hora, ubicación, especie y comportamiento de forrajeo. Con base en la hora de registro, se clasificó el hábito de las especies entre diurnos (5:00 h a 18:00 h) y nocturnos (18:00 h a 5:00 h). Para el cálculo de las tasas de visita se empleó una modificación de los criterios propuestos por Monroy-Vilchis, Zarco-González, Rodríguez-Soto, Soria-Díaz, y Urios (2011), en que los videos de una sola especie en la misma cámara-trampa fueron tratados como visitas independientes de la siguiente manera: *i*) videos consecutivos de diferentes individuos; *ii*) videos consecutivos de individuos de la misma especie separados por más de 1 h. Este criterio se usó cuando no era claro si una serie de videos correspondían al mismo individuo, de modo que los videos tomados dentro del mismo periodo de 1 h se consideraron como una sola visita; y *iii*) videos no consecutivos de individuos de la misma especie. En el caso de las especies gregarias, en los videos en los que se observó más de un individuo, el número de visitas independientes considerado fue igual al número de individuos observados. El esfuerzo total de muestreo se calculó como la suma de los días-trampa que cada cámara-trampa permaneció activa.

Tratamientos de exclusión: Se cuantificó la participación de los mamíferos terrestres en los procesos de dispersión y consumo *in situ* de frutos, mediante la utilización de dos tratamientos de exclusión (abierto y semi-abierto) con tres repeticiones. Las unidades experimentales estuvieron constituidas por parcelas de 0.5

× 0.5 m con frutos caídos de *Mauritia flexuosa*. El tratamiento abierto permitió el libre acceso de mamíferos pequeños, medianos y grandes. El tratamiento semi-abierto consistió en cercar con una malla metálica cada unidad experimental (1.0 cm de luz y 50.0 cm de altura), dejando en la base de la malla cuatro aberturas de 10.0 × 10.0 cm. Este tratamiento permitió evaluar el efecto de los mamíferos pequeños y medianos (< 5.0 kg) excluyendo a las especies grandes (> 5.0 kg). Con el fin de determinar el número total de frutos dispersados o consumidos *in situ*, las unidades experimentales estuvieron activas durante 24 días y se utilizaron 100 frutos en cada repetición (600 frutos en total), los cuales fueron contados y revisados diariamente en la mañana (7:00-8:00 am). Además se evaluó visualmente el daño mecánico ocasionado por los animales y se determinó la viabilidad de la semilla teniendo en cuenta si el endospermo fue fracturado.

Para el análisis de los datos de fototrampéo, se clasificó los comportamientos de forrajeo obtenidos en cuatro diferentes categorías: a) **consumo**, cuando se evidenció manipulación y consumo de frutos, que fueron abandonados en el mismo lugar; b) **dispersión**, cuando se registró manipulación y traslado directo de frutos de un lugar a otro, o cuando el animal salió del campo de grabación transportando el fruto en su boca. En este punto, asumimos que el traslado del fruto implica de igual forma el traslado de la semilla; c) **búsqueda**, cuando el comportamiento del animal se restringió a permanecer frente a la cámara, removiendo hojarasca u olfateando los frutos; y d) **sin actividad**, cuando el animal pasó frente a la cámara sin detenerse o permaneció frente a la misma sin realizar ningún tipo de actividad. Asimismo, el análisis detallado de los videos permitió determinar el número de frutos consumidos y dispersados por cada especie.

Con los datos obtenidos se construyó un catálogo de las especies que visitan las zonas de caída de frutos o de racimos de *M. flexuosa*. También se determinó el papel (dispersión, consumo, o neutro) que los mamíferos exhibieron frente a los frutos. Para cada especie se

calculó la tasa de visita como el porcentaje de registros con respecto al total de registros de todas las demás especies. De igual forma, se calculó la frecuencia de cada una de las categorías de comportamiento de forrajeo. Con esta información se pudo determinar la proporción de la participación de cada una de las especies en los procesos de remoción de semillas.

En los tratamientos de exclusión, con el fin de evaluar el efecto del tipo de tratamiento en el número de semillas dispersadas y el número de semillas consumidas *in situ*, se empleó un modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa y función de enlace logarítmica. Este modelo es apropiado para datos de conteo donde la varianza es considerablemente mayor que la media (sobre dispersión) (Zuur, Ieno, & Smith, 2007; Logan, 2010). La variable respuesta fue el número de semillas y los factores fueron el tipo de tratamiento (abierto y semi-abierto) y el destino de las semillas (dispersadas o consumidas). Los análisis fueron realizados con el software R versión 3.1.1 (R Core Team, 2014), utilizando el paquete MASS (Venables & Ripley, 2002).

RESULTADOS

Con un esfuerzo total de muestreo de 530 días/trampa, de las estaciones en el sotobosque y en el dosel (226 y 304 días/trampa, respectivamente), se obtuvieron 322 registros de 19 especies de mamíferos. Nueve especies se alimentaron de los frutos de *M. flexuosa*, mientras que cinco de ellas removieron los frutos de un lugar a otro. Las especies restantes solo exhibieron algún tipo de comportamiento de búsqueda, o no se registró ningún tipo de comportamiento de forrajeo para ellas (Cuadro 1). En los 322 videos analizados fueron registrados 438 eventos de conducta, donde los comportamientos relacionados con el consumo *in situ* de los frutos fueron los más frecuentes (34.2 %), seguido por las posturas sin actividad frente a los frutos (30.3 %), y finalmente los comportamientos de búsqueda (23.5 %) y dispersión (11.8 %).

Con respecto al proceso de dispersión de semillas, el agutí negro (*Dasyprocta fuliginosa*) dispersa el 63.5 %, seguido por la paca (*Cuniculus paca*) con el 23.0 %. El mayor consumidor de frutos fue el pecarí de labio blanco (*Tayassu pecari*), que comió el 45.3 % de los frutos *in situ*, seguido por el agutí negro y la paca, que consumieron el 34.6 % y 6.6 %, respectivamente. Las demás especies mostraron valores inferiores al 10.0 % en ambas categorías (Cuadro 1). La proporción entre el consumo y la dispersión por parte de todas las especies registradas fue de 3:1.

En los tratamientos de exclusión se obtuvo que para el tratamiento abierto, el 35.6 % de las semillas fueron consumidas, mientras que el 6.22 % fueron dispersadas. En el tratamiento semi-abierto, tanto el consumo como la dispersión de las semillas alcanzó el 12.3 %. Se encontraron diferencias entre el destino de las semillas, siendo significativamente mayor el número de semillas consumidas *in situ* ($p=0.0041$). La interacción entre los factores de tratamiento y el destino fue significativa, indicando que las diferencias entre el número de semillas consumidas *in situ* y el número de semillas dispersadas depende del tipo de tratamiento (Cuadro 2).

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo muestran que casi el 50.0 % de las especies registradas están directamente involucradas con el consumo de los frutos de la palma *M. flexuosa*. De estas especies, los roedores de talla media fueron los que alcanzaron la mayor diversidad (tres especies), seguido por los primates (dos especies) y por último los pecaríes (una especie). Estos resultados concuerdan con otros estudios del neotrópico, donde se muestra que las palmas son consideradas especies clave para la alimentación de varias especies de fauna, en particular los mamíferos que dispersan y depredan sus semillas (Terborgh, 1986; Peres, 2000; Andreazzi et al., 2009). De las 550 especies de palmas reportadas para esta región (Govaerts & Dransfield, 2005), al menos 126 son la fuente

CUADRO 1
Especies que visitan las zonas de caída de frutos y racimos de *Mauritia flexuosa*

TABLE 1
Species visiting areas with fallen seeds and clusters of *Mauritia flexuosa*

| Orden/Especie | Tasa de visita (% y n) | Consumo (% y n) | Dispersión (% y n) | Papel | Hábito |
|------------------------------|---------------------------|--------------------|-----------------------|----------------------|--------|
| Artiodactyla | | | | | |
| <i>Mazama americana</i> | 1.18 (2) | - | - | Neutro | D/N |
| <i>Pecari tajacu</i> | 1.18 (2) | - | - | Neutro | D |
| <i>Tayassu pecari</i> | 6.47 (11) | 45.33 (68) | - | Consumidor | D |
| Carnivora | | | | | |
| <i>Atelocynus microtis</i> | 2.94 (5) | 2.00 (3) | 1.92 (1) | Consumidor/Dispersor | D |
| <i>Leopardus pardalis</i> | 0.59 (1) | - | - | Neutro | N |
| <i>Nasua nasua</i> | 0.59 (1) | - | - | Neutro | D |
| <i>Potos flavus</i> | 2.94 (5) | - | - | Neutro | N |
| Cingulata | | | | | |
| <i>Dasybus novemcinctus</i> | 12.94 (22) | 4.00 (6) | 3.85 (2) | Consumidor/Dispersor | N |
| Didelphimorphia | | | | | |
| <i>Didelphis marsupialis</i> | 4.12 (7) | 4.67 (7) | 7.69 (4) | Consumidor/Dispersor | N |
| Perissodactyla | | | | | |
| <i>Tapirus terrestris</i> | 1.18 (2) | - | - | Neutro | N |
| Primates | | | | | |
| <i>Aotus vociferans</i> | 1.76 (3) | 0.67 (1) | - | Consumidor | N |
| <i>Cebus albifrons</i> | 1.18 (2) | - | - | Neutro | D |
| <i>Pithecia monachus</i> | 1.18 (2) | - | - | Neutro | D |
| <i>Saimiri sciureus</i> | 2.94 (5) | 1.33 (2) | - | Consumidor | D |
| Rodentia | | | | | |
| <i>Coendou melanurus</i> | 5.88 (10) | - | - | Neutro | N |
| <i>Cuniculus paca</i> | 14.71 (25) | 6.67 (10) | 23.08 (12) | Consumidor/Dispersor | N |
| <i>Dasyprocta fuliginosa</i> | 35.29 (60) | 34.67 (52) | 63.46 (33) | Consumidor/Dispersor | D |
| <i>Mesomys hispidus</i> | 1.76 (3) | - | - | Neutro | N |
| <i>Proechimys sp.</i> | 1.18 (2) | 0.67 (1) | - | Consumidor | N |
| Total | 100 (170) | 100 (150) | 100 (52) | | |

Los números entre paréntesis indican el número de visitas de cada especie en la columna tasa de visita, y el número de semillas consumidas o removidas en las columnas consumo y dispersión. D: diurno; N: nocturno.

Numbers in parentheses indicate the number of visits of each species (visit rate column) or the number of seeds consumed or removed (in the consumption and removal columns). D: daytime; N: nocturnal.

principal de alimento de al menos 93 especies de mamíferos (Zona & Henderson, 1989; Zona, 2006; Andreazzi et al., 2009). De éstas, los roedores (Smythe, 1989; Forget, 1990; Galetti et al., 1992; Forget et al., 1994; Brewer, 2001; Silva & Tabarelli, 2001), los ungulados (Kiltie, 1981; Bodmer, 1991) y los primates (Cintra & Horna, 1997; Aquino & Bodmer, 2004), son los grupos con mayor número de especies

involucradas directamente con el consumo de la pulpa, y/o las semillas.

Por otro lado, especies como la zarigüeya común (*Didelphis marsupialis*), el mono fraile (*Saimiri sciureus*) y el mico nocturno (*Aotus vociferans*) fueron igualmente registradas consumiendo los frutos de la *Mauritia flexuosa*, pero en bajas proporciones. Las dietas de *D. marsupialis* y *S. sciureus*, aunque incluyen

CUADRO 2

Resultados del modelo lineal generalizado binomial negativo para el número de semillas dispersadas y consumidas entre los tratamientos de exclusión abierto y semiabierto

TABLE 2

Results of negative binomial generalized linear model for the number of seeds dispersed and consumed between open and semi-open exclusion treatments

| Coefficiente | Estimación | Error Estándar | z value | P r(> z) |
|---------------------|------------|----------------|---------|------------|
| Constante | 3.5742 | 0.3995 | 8.9460 | <0.0001 |
| Tratamiento | -1.0619 | 0.5805 | -1.8290 | 0.0673 |
| Destino | -1.7284 | 0.6021 | -2.8710 | 0.0041 |
| Destino*Tratamiento | 1.7284 | 0.8469 | 2.0410 | 0.0413 |

frutos, están compuestas en mayor proporción por invertebrados (Fleagle, Mittermeier, & Skopec, 1981; Cordero & Nicolas, 1987), por lo tanto es de esperar que su participación en la dispersión de semillas sea baja. Mientras que el esfuerzo de muestreo en el dosel pudo ser insuficiente para registrar mayor actividad de especies difíciles de registrar como *A. vociferans*, teniendo en cuenta que el fototrampeo en el dosel fue menos efectivo. Por su parte el armadillo de nueve bandas (*Dasybus novemcinctus*) podría estar cumpliendo un importante papel en el control de invertebrados depredadores de semillas, dado que al manipular los frutos, aparentemente consume las larvas que se encuentran en el mesocarpio. Aunque no se tiene certeza sobre esta función, esta especie ha sido identificada en otros estudios como un importante consumidor de larvas de coleópteros, actuando como controladores biológicos (Redford, 1985; Bruno & Cuellar, 2000). Finalmente, poco se conoce sobre la ecología del zorro de orejas cortas (*Atelocynus microtis*), una de la especies de carnívoros menos conocidas en el mundo (Leite-Pitman, Beck, & Velasco, 2003; Koester, Azevedo, Vogliotti, & Duarte, 2008; Ayure & Gonzáles-Maya, 2014), y aunque su participación en el proceso de remoción de semillas de esta palma es limitada, los datos registrados sobre el consumo de los frutos son un importante aporte al conocimiento de la historia natural de ambas especies.

El agutí negro (*Dasyprocta fuliginosa*) y la paca (*Cuniculus paca*), consumen y remueven

los frutos de *M. flexuosa* convirtiéndose en potenciales dispersores de sus semillas. Ambas especies han sido reportadas como consumidores frecuentes de los frutos de muchas especies de palmas en el neotrópico (Smythe, 1978; Smythe, 1989, Mendieta-Aguilar, Pacheco, & Roldán, 2015). En el caso del agutí negro, su efectividad como especie dispersora se ve acentuada por el comportamiento de enterrar las semillas en épocas de abundancia de alimento, muchas de las cuales son olvidadas aumentando así la probabilidad de germinación de las mismas (Smythe, 1978; Dubost, 1988; Howe, 1989). Además, en este estudio se pudo corroborar que el número total de semillas dispersadas por esta especie es proporcionalmente mayor a las consumidas *in situ*. Por su parte, Silviu y Frago (2003) encontraron que el agutí brasileño (*Dasyprocta leporina*) es un eficiente dispersor de cortas distancias, el cual contribuye a la distribución agregada de varias especies de árboles de semillas grandes en la Amazonía. Este patrón también fue reportado para otras especies de agutíes como *Myoprocta exilis* y *D. leporina* en la Guyana Francesa (Forget, 1990), *D. leporina* (Peres & Baidier 1997) y *Dasyprocta prymnolopha* (Silva & Tabarelli, 2001) en Brasil, y *D. punctata* (Mendieta-Aguilar et al., 2015) en Bolivia donde la dispersión puede estar restringida a 5 m alrededor la planta madre. Aunque en este estudio no se determinó la distancia de dispersión por parte del agutí negro, se puede presentar una situación similar que podría tener

grandes implicaciones para *M. flexuosa*. Por su parte, el éxito de germinación de las semillas de esta palma parece depender en gran medida del micrositio en el cual son depositadas, ya que está restringida a zonas inundables pobremente drenadas (Sioli, 1975; Urrego et al., 2013). Por tanto, si los dispersores alejan los frutos lo suficiente de la palma madre, pero a su vez depositan las semillas intactas en un lugar cercano dentro de la zona de bajos inundables, es probable que se garantice con mejor éxito la germinación y establecimiento de las nuevas plántulas.

Por su parte el pecarí de labio blanco (*Tayassu pecari*) aparece con una importante participación en el consumo *in situ* de los frutos, llegando a ser proporcionalmente mayor al de cualquier otra especie consumidora. Según los datos obtenidos mediante fototrampeo en todos los casos los frutos consumidos fueron parcialmente destruidos y depositados bajo la copa de los parentales. Este comportamiento puede llevar a un aumento significativo de la mortalidad de las semillas causada por patógenos, depredadores y herbívoros que concentran su actividad en la cercanía de los árboles semilleros (Janzen, 1970; Fragoso, 1997). Por ejemplo, la depredación por invertebrados generalmente depende de la densidad, ya que la concentración de pulpas o mesocarpios en estado de descomposición tiende a atraer una mayor cantidad de coleópteros especialistas (Coleoptera: Pachymerini). Las larvas de estos insectos parasitan los frutos de aproximadamente 20 especies de palmas en el neotrópico (Nilsson & Johnson, 1993; Delobel, Couturie, Khan, & Nilsson, 1995; Johnson, Zona, & Nilsson, 1995) aumentando las tasas de depredación de las semillas por efectos directos sobre los embriones (Janzen, 1971; Silvius & Fragoso, 2002; Galetti, Donatti, Pires, Guimarães, & Jordano, 2006). Los tratamientos de exclusión corroboran cuantitativamente el papel que cumplen los mamíferos terrestres en los procesos de consumo y dispersión de semillas. En el tratamiento abierto, al cual tuvieron acceso todas las especies, se presentó tanto dispersión como consumo *in situ* de semillas.

Sin embargo, existen diferencias significativas en éste último proceso. En el tratamiento semiabierto, en el cual se excluye a las especies de mayor tamaño (> 5.0 kg.), ambos procesos se presentaron en igual proporción. Este patrón indica que el consumo *in situ* que se dio en el tratamiento abierto y que puede favorecer la depredación de las semillas por efectos denso dependientes, está dado principalmente por las especies grandes como el pecarí de labio blanco.

En general, la proporción del consumo *in situ* de los frutos que favorece la mortalidad de las semillas por efectos denso-dependientes, es mayor que la dispersión. Este patrón puede tener implicaciones en la autoecología de la *M. flexuosa*, ya que la presión ejercida por los frugívoros a las especies productoras de frutos carnosos puede determinar sus estrategias reproductivas (Hampe, 2008). En el caso de esta palma se han observado diferencias en la producción de frutos en periodos consecutivos (Isaza, Galeano, & Bernal, 2013; Khorsand Rosa, 2013; Toro-Vanegas, 2014), que han sido en parte atribuidas a una estrategia de la especie para evitar la depredación de sus frutos en años consecutivos (Vélez, 1992; Toro-Vanegas, 2014). Es decir, la presión ejercida por los frugívoros aunado a la depredación de semillas por parte de invertebrados, pudo haber estimulado una gran producción de frutos en un periodo de tiempo determinado. Por ejemplo, el agutí negro hace un uso más intensivo del recurso según su disponibilidad como estrategia de forrajeo (Emsens et al., 2013), mientras que el pecarí de labio blanco lo aprovecha de manera masiva forrajeando en grandes manadas (Beck, 2006). Esta observación es apoyada por la hipótesis de saciación del depredador y del período óptimo de cosecha de frutos (Hampe, 2008). Probar dicha hipótesis en el contexto de *M. flexuosa*, implica cuantificar con exactitud la proporción de la dispersión por otros agentes diferentes a los mamíferos, como los peces (Goulding, 1989) e incluso por el agua (Ponce, 2002), ya que en las especies vegetales que habitan los bosques de *Mauritia* posiblemente existe una dualidad de medios

de dispersión. En estos ecosistemas, un alto porcentaje de semillas de diferentes especies, incluida *M. flexuosa*, tienen la capacidad de flotar, garantizando la colonización de otros hábitats mediante dos o más agentes dispersantes (Ramírez & Brito, 1988).

En conclusión, los resultados obtenidos ubican a *M. flexuosa* como un importante recurso alimenticio para muchas especies de mamíferos. Además, aportan evidencia empírica sobre la importancia de las interacciones entre esta palma y la fauna consumidora de sus frutos, abriendo la perspectiva a nuevas investigaciones sobre dispersión efectiva, distancias de dispersión y efectos demográficos, que lleven a determinar con mayor exactitud la función específica de los mamíferos medianos y grandes sobre la ecología de esta palma.

Adicionalmente, la dispersión de semillas de especies con frutos grandes depende principalmente de frugívoros de tallas relativamente grandes (McConkey & Drake, 2002; Peres & van Roosmalen, 2002). Las especies involucradas en el consumo y dispersión de las semillas de *M. flexuosa* como la paca (*C. paca*), el agutí negro (*D. fuliginosa*), y el pecarí de labio blanco (*T. pecari*), se caracterizan igualmente por poseer un tamaño corporal entre mediano y grande (3.0 a 40.0 kg). Estas especies son sujetas a la caza en toda la cuenca amazónica (Peres, 2000; Peres & Palacios, 2007). Por tanto, son más susceptibles a la disminución de sus poblaciones, lo que eventualmente afectaría de manera directa los procesos de remoción de semillas de esta palma. Estos efectos podrían afectar la estructuración y dinámica de estos bosques casi monotípicos (mono específicos), que constituyen grandes valores ecológicos, económicos y culturales en toda la región amazónica.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen especialmente a la Universidad Nacional de Colombia sede Amazonía y sede Medellín por la financiación del proyecto (Convocatoria Fortalecimiento de la investigación Amazónica – Universidad

Nacional de Colombia 2011 -2012), así como a María Cristina Peñuela por su apoyo logístico y a todas aquellas personas que nos apoyaron en campo, especialmente a Andrea Galeano, Víctor Capera, Ever Kuro, Miguel Arkangel, Wilder Flores, y Gladys Yucuna.

RESUMEN

Los mamíferos y las palmas son importantes elementos de la fauna y flora en el neotrópico. Por lo tanto, las interacciones entre ellos son una de las relaciones ecológicas más significativas en estos ecosistemas. Con el fin de identificar la importancia de los mamíferos que consumen los frutos de la palma *Mauritia flexuosa* y determinar su participación en la dispersión y depredación de sus semillas, se instalaron trampas cámara en frente de cúmulos de semillas caídas y de racimos con frutos. Con los videos obtenidos se preparó un catálogo de especies. Además, se clasificaron y cuantificaron los comportamientos de forrajeo exhibidos. También se utilizaron dos tratamientos de exclusión con tres repeticiones. En el tratamiento abierto se permitió el libre acceso de mamíferos pequeños, medianos y grandes, mientras que en el tratamiento *semi*-abierto se cercó la parcela con malla metálica dejando cuatro aberturas en la base para permitir el acceso y evaluar la remoción de semillas por mamíferos pequeños y medianos. Se registraron 19 especies de mamíferos, de las cuales nueve se alimentaron de los frutos de la palma y cinco de éstas fueron dispersoras de semillas. Se reporta por primera vez el consumo de los frutos de *M. flexuosa* por parte de *Atelocynus microtis*. La especie con mayor importancia relativa fue *Dasyprocta fuliginosa*, que mostró el mayor porcentaje de dispersión de semillas (63.5%) en comparación con las otras especies. *Tayassu pecari* fue identificado como consumidor *in situ*, porque consume hasta el 45.3 % de las semillas, sin dispersarlas. El número de semillas consumidas *in situ* en el tratamiento abierto mostró diferencias significativas con respecto al tratamiento *semi*-abierto, lo que sugiere una mayor participación de los mamíferos grandes en este proceso. En conclusión, los frutos de *M. flexuosa* son una fuente alimenticia importante para la comunidad de mamíferos. Además, el consumo de las semillas bajo la copa de la palma madre, el cual favorece la mortalidad de las mismas por efectos densodependientes, es proporcionalmente mayor que la dispersión. Generalmente la presión ejercida por las especies frugívoras sobre las semillas puede moldear las estrategias reproductivas de las especies de plantas. Sin embargo se deben realizar investigaciones sobre dispersión efectiva, distancias de dispersión y efectos demográficos, para determinar la función específica de los mamíferos medianos y grandes en la ecología de esta palma.

Palabras clave: palmas, frugivoría, agutí, *Dasyprocta fuliginosa*, *Tayassu pecari*.

REFERENCIAS

- Andreazzi, C. S., Pires, A. S. & Fernandez, F. (2009). Mamíferos e palmeiras neotropicais: interações em paisagens fragmentadas. *Oecologia Brasiliensis*, 13(4), 554-574.
- Aquino, R. (2005). Alimentación de mamíferos de caza en los «aguajales» de la Reserva Nacional de Pacaya-Samiria (Iquitos, Perú). *Revista peruana de biología*, 12(3), 417-425.
- Aquino, R. & Bodmer, R. E. (2004). Plantas útiles en la alimentación de Primates en la cuenca del Río Samiria, Amazonia Peruana. *Neotropical Primates*, 12, 1-6.
- Ayure, S. & González-Maya, J. (2014). Registro notable del Perro de Orejas Cortas *Atelocynus microtis* (Carnívora: Canidae) en el trapecio amazónico, Colombia. *Notas Mastozoológicas*, 1(1), 6-7.
- Beck, H. (2006). A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the neotropics. *Journal of Mammalogy*, 87, 519-530.
- Bodmer, R. E. (1991). Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica*, 23, 165-174.
- Bodmer, R. E., Eisenberg, J. F., & Redford, K. H. (1997). Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology*, 11(2), 460-466.
- Brewer, S. W. & Rejmánek, M. (1999). Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science*, 10, 165-174.
- Brewer, S.W. (2001). Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos* 92, 245-255.
- Bruno, N. & Cuéllar, E. (2000). Hábitos alimenticios de cinco armadillos en el Chaco boliviano. En E. Cabrera, C. Mercolli, & R. Resquín (Eds.), *Manejo de Fauna Silvestre en Amazonia y Latinoamérica* (pp. 401-411). Asunción: CITES, Fundación Moisés Bertoni, Universidad de Florida.
- Bustamante, R. (2009). Dispersión de semillas y demografía de las plantas en un contexto de variabilidad ambiental: el rol de los frugívoros sobre el reclutamiento de *Cryptocarya alba* (Lauraceae) en el matorral de Chile central. En R. Medel, & R. Zamora (Eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (pp. 233-245). Santiago de Chile: Editorial Universitaria.
- Cintra, R., & Horna, W. (1997). Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 257-277.
- Cordero, G. A., & Nicolas, R. A. (1987). Feeding habits of the oposum (*Didelphis marsupialis*) in northern Venezuela. *Fieldiana Zoology*, 39,125-131.
- DeMattia, E. A., Rathcke, B. J., Curran, L. M., Aguilar, R., & Vargas, O. (2006). Effects of small rodent and large mammal exclusion on seedling recruitment in Costa Rica. *Biotropica*, 38, 196-202.
- Delobel, A., Couturier, G., Khan, F., & Nilsson, J. A. (1995) Trophic relationships between palms and bruchids (Coleoptera: Bruchidae: Pachymerini) in Peruvian Amazonia. *Amazoniana*, 8, 209-219.
- 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(1), 107-123.
- Emsens, W. J., Suselbeek, L., Hirsch, B. T., Kays, R., Winkelhagen, A. J. S., & Jansen, P. A. (2013). Effects of Food Availability on Space and Refuge Use by a Neotropical Scatterhoarding Rodent. *Biotropica*, 45(1), 88-93.
- Fleming, T. H., Breitwisch, R., & Whitesides, G. (1987) Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 91-109.
- Fleagle, J. G., Mittermeier, R. A., & Skopec, A. L. (1981). Differential habitat use by *Cebus apella* and *Saimiri sciureus* in central Surinam. *Primates*, 22(3), 361-367.
- Forget, P. M. (1990). Seed dispersal of *Vouacapoua umericuna* (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 459-468.
- Forget, P. M., Munoz, E., & Leigh, E. G. (1994). Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, 26, 420-426.
- Fragoso, J. M. V. (1997). Tapir-generated seed shadows: scaledependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology*, 85, 519-529.
- Galetti, M., Paschoal, M., & Pedroni, P. (1992). Predation on palm nuts (*Syagrus rommanzoffiana*) by squirrels (*Sciurus ingrami*) in southeast Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 8, 121-123.
- Galetti, M., Donatti, C., Pires, A., Guimarães, P., & Jordano, P. (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.
- Govaerts, J., & Dransfield, J. (2005). World checklist of palms. London: The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens.
- Goulding, M. (1989). Amazon: The flooded forest. London: BBC Books.
- Grenha, V., Macedo, M. V., Pires, A. S., & Monteiro, R. F. (2010). The role of *Cerradomys subflavus* (Rodentia, Cricetidae) as seed predator and disperser of the palm

- Allagoptera arenaria*. *Mastozoología Neotropical*, 17(1), 61-68.
- Hampe, A. (2008). Fruit tracking, frugivore satiation, and their consequences for seed dispersal. *Oecologia*, 156, 137-145.
- Harper, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. London: Academic Press.
- Holm, J. A., Millar, C. J., & Cropper, J. R. (2008). Population dynamics of the dioecious amazonian palm *Mauritia flexuosa*: simulation analysis of sustainable harvesting. *Biotropica*, 40(5), 550-558.
- Howe, H. F. (1989). Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia*, 79, 417-426.
- Howe, H. F. (1990). Seed dispersal by birds and mammals: Implications for seedling demography. En K. S. Bawa, & Handley, M. (Eds.), *Reproductive Ecology of tropical forest plants* (pp. 191-218). Paris: UNESCO and Parthenon Publishing Group.
- Howe, H. F. & Miriti, M. N. (2004). When seed dispersal matters. *Bioscience*, 54, 651-660.
- Isaza, C., Galeano, G., & Bernal, R. (2013). Manejo actual de *Mauritia flexuosa* para la producción de frutos en el sur de la Amazonía colombiana. En C. A. Lasso, A. Rial, & V. González-Boscán (Eds.), *Morichales y canangunchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia – Venezuela* (pp. 243-273). Bogotá: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*, 104, 501-528.
- Janzen, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review Ecology and Systematic*, 2, 465-492.
- Jiménez, E. M., Moreno, F. H., Peñuela, M. C., Patino, S., & Lloyd, J. (2009). Fine root dynamics for forests on contrasting soils in the Colombian Amazon. *Biogeosciences*, 6, 2809-2827.
- Johnson, C. D., Zona, S., & Nilsson, J. A. (1995). Bruchid beetles and palm seeds: recorded relationships. *Principes*, 39, 25-35.
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. En M. Fenner (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 125-166). Wallingford: CABI.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J. A., & García-Castaño, J. L. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 3278-3282.
- Jordano, P., Galetti, M., Pizo, M. A., & Silva, W. E. (2006). Ligando frugivoria e dispersão de sementes à biologia da conservação. En C. F. Duarte, H. G. Bergallo, M. A. DosSantos & A. E. Va (Eds.), *Biologia da conservação: essências* (pp. 411-436). São Paulo: Rima.
- Khorsand Rosa, R. S. (2013). *Influence of Habitat on the Reproductive Ecology of the Amazonian Palm, Mauritia flexuosa, in Roraima, Brazil*. (Tesis doctoral) Disponible en FIU Electronic Theses and Dissertations. (Paper 842). Florida International University, Florida.
- Koester, A. D., Azevedo, C., Vogliotti, A. & Duarte, J. M. B. (2008). Ocorrência de *Atelocynus microtis* (Sclater, 1882) na Floresta Nacional do Jamari, estado de Rondônia. *Biota Neotropica*, 8(4), 231-234.
- Kiltie, R. A. (1981). Distribution of palm fruits on a rain forest floor: Why white-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica*, 13, 141-145.
- Leite-Pitman, R. L., Beck, H., & Velazco, P. M. (2003). Mamíferos terrestres y arbóreos de la selva baja de la Amazonía Peruana; entre los ríos Manu y Alto Purús. Lima: Biodiversidad, Conservación y Manejo. Lima: Center for Tropical Conservation, Nicholas school of the environment, Duke University.
- Logan, M. (2010). *Biostatistical design and analysis using R: a practical guide*. Oxford: John Wiley & Sons.
- Mcconkey, K. R., & Rake, D. R. (2002). Extinct pigeons and declining bat populations: are large seeds still being dispersed in the tropical Pacific? En D. J. Levey, W. R. Silva, & M. Galetti (Eds.), *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (pp. 381-395). Wallingford: CABI Publishing.
- Mendieta-Aguilar, G., Pacheco, L. F., & Roldán, A. I. (2015). Dispersión de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) por frugívoros terrestres en Laguna Azul, Beni, Bolivia. *Acta Amazónica*, 45 (1), 45-56.
- Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M., Rodríguez-Soto, C., Soria-Díaz, L., & Urios, V. (2011). Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 373-383.
- Muller, J. (1970). Palynological evidents on early differentiations of angiosperms. *Biological Review*, 45, 417-450.
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Calderon, O., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. (2002). Assessing recruitment limitation: Concepts, methods and case-studies from a tropical forest. En D. J. Levey, W. R., Silva, & M. Galetti (Eds), *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation* (pp. 34-54). Wallingford: CABI Publishing.
- Nilsson, J. A. & Johnson, C. D. (1993) A taxonomic revision of the palm bruchids (Pachymerini) and a description of the world genera of Pachymerinae (Coleoptera: Bruchidae). *Memoirs of the American Entomological Society*, 41, 1-104.

- Restrepo, C. (2002). Frugivoría. En M. Guariguata & G. Kattan (Eds.), *Ecología y conservación de bosques neotropicales* (pp. 531- 545). Costa Rica: EULAC - GTZ.
- Peres, C. A. (2000). Effects of subsistence hunting on vertebrate community structure in Amazonian forests. *Conservation Biology*, 14, 240-253.
- Peres, C. A., & Palacios, E. (2007). Basin-wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: implications for animal-mediated seed dispersal. *Biotropica*, 39, 304-315.
- Peres, C. A., & Van Roosmalen, M. (2002). Primate frugivory in two species-rich Neotropical forests: implications for the demography of large-seeded plants in overhunted areas. En D. J. Levey, W. R. Silva, & M. Galetti (Eds). *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation* (pp. 407-421). Wallingford: CABI Publishing.
- Peres, C., & Baider, C. (1997). Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 595-616.
- Ponce, M. (2002). Patrón de caída de frutos en *Mauritia flexuosa* L. f. y fauna involucrada en los procesos de remoción de semillas. *Acta Botánica Venezolana*, 25(2), 119-142.
- R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- Ramirez, N. & Brito, Y. (1988). Síndromes de dispersión de una comunidad de pantanos de palmeras (morichal) en los Altos Llanos centrales venezolanos. *Revista Chilena de Historia Natural*, 61, 53-60.
- Redford, K. H. (1985). Food habits of armadillos (Xenarthra: Dasypodidae). En G.G. Montgomery (Ed.). *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermitinguas* (pp. 429-437). Washington: Smithsonian Institution Press.
- Reid, N. (1989). Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology*, 70(1), 137-145.
- Schmitz, O. J., Grabowski, J. H., Peckarsky, B. L., Preisser, E. L., Trussell, G. C., & Vonesh, J. R. (2008). From individuals to ecosystems: toward an integration of evolutionary and ecosystem ecology. *Ecology* 89(9), 2436-2445. DOI: 10.1890/07-1030.1
- Schupp, E. W., Jordano, P., & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188, 333-353. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03402.x.
- Silva, G. S., & Tabarelli, M. (2001). Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic Forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica*, 22, 259-268.
- Silvius, K. M., & Fragoso, J. M. V. (2002). Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm seed predation by bruchid beetles in the northern Amazon. *Journal of Ecology*, 90, 1024-1032.
- Silvius, K. M., & Fragoso, J. M. V. (2003). Red-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) Home Range Use in an Amazonian Forest: Implications for the Aggregated Distribution of Forest Trees. *Biotropica*, 3(1), 74-83.
- Smythe, N. (1978). The natural history of the central American agouti. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 257, 1-52.
- Smythe, N. (1989). Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica*, 21, 50-56.
- Sioli, H. (1975). River Ecology. *Whitton Ecology Studies*, 2, 461-468.
- Toro-Vanegas, E. (2014). Fenología y producción de frutos de *Mauritia flexuosa* L. F. en cananguchales del sur de la amazonia colombiana (Tesis inédita de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín, Medellín, Colombia.
- Terborgh, J. (1986). Keystone plant resources in the neotropical forest. En M. E. Soulé (Ed.), *Conservation Biology, the science of scarcity and diversity* (pp. 320-344). Sunderland: Sinauer.
- Urrego, L. (1987). Estudio preliminar de la fenología de la canangucha (*Mauritia flexuosa* L. f.). *Colombia amazonica*, 2(2), 57-81.
- Urrego, L., Galeano, A., Sanchez, M., & Peñuela, C. (2013). Paleoecología, ecología y etnobotánica de los cananguchales de la Amazonía colombiana. En C. A. Lasso, A. Rial, & V. González-Boscán (Eds.), *Morichales y cananguchales de la Orinoquia y Amazonia: Colombia - Venezuela* (pp. 212-242). Bogotá: Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Vélez, G. A. (1992). Estudio fenológico de diecinueve frutales silvestres utilizados por las comunidades indígenas de la región de Aracuaera, Amazonia Colombiana. *Colombia Amazónica*, 6(1), 135-186.
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. New York: Springer.
- Zona, S., & Henderson, A. (1989). A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana*, 11, 6-21.
- Zona, S. 2006. Additions to a review of animal-mediated seed dispersal of palms. <http://www.virtualherbarium.org/palms/psdispersal.html>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Smith, G. M. (2007). *Analysing ecological data*. New York: Springer.

