

El papel funcional de la interacción planta-mamífero en el mantenimiento de la diversidad tropical

Diana Ramírez-Mejía^{1*} y Eduardo Mendoza¹

¹Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia. Antigua Carretera a Pátzcuaro # 8701, Col. Ex-Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, Michoacán, México 58190.

Resumen

La fauna de mamíferos es un elemento particularmente distintivo y carismático de la biodiversidad tropical que está siendo sometido a una amenaza sin precedentes por la cacería y la pérdida de su hábitat. Este fenómeno denominado defaunación impacta de manera directa la biodiversidad tropical al extirpar poblaciones de animales, reducir su variabilidad genética y en el extremo llevar a la extinción completa de especies. A los efectos directos de la defaunación se suman los efectos indirectos producto de la “extinción” de las interacciones bióticas en las que la fauna está involucrada. En el caso de los mamíferos herbívoros la defaunación tiene el potencial de desatar cascadas tróficas que pueden afectar la composición del sotobosque. En este artículo: a) ilustramos el potencial que la defaunación de mamíferos herbívoros tiene para impactar en el desempeño de las plantas a través de la herbivoría, la dispersión y la depredación de semillas, b) examinamos la evidencia que indica la existencia de un potencial de que los efectos a nivel de poblaciones de plantas escalen a nivel de la comunidad vegetal del sotobosque y c) discutimos las repercusiones más amplias de la defaunación de herbívoros sobre el mantenimiento de la biodiversidad tropical.

Palabras clave: *Herbivoría, defaunación, dispersión de semillas, bosques tropicales, depredación de semillas.*

Abstract

Mammals represent a particularly distinctive and charismatic element of tropical biodiversity. Yet, populations of these animals are greatly endangered by hunting and habitat loss. This phenomenon (i.e., defaunation) has direct impacts on tropical biodiversity by removing animal populations, reducing genetic variability and ultimately driving species towards extinction. In addition to these direct effects defaunation has the potential to bring about indirect effects due to the “extinction” of the biotic interactions in which mammals are involved in. For example, defaunation of herbivore mammals has the potential to disrupt trophic cascades by altering seedling establishment patterns. However, the extent to which defaunation of herbivore mammals can impact floristic diversity remains as an open question. In this paper we: a) show the potential of defaunation of mammalian herbivores to impact plant population dynamics through the alteration of herbivory, seed dispersal and seed predation regimes; b) examine the evidence showing how defaunation effects at the plant population-level have the potential to affect the structure and diversity of the forest understory and c) discuss the implications of mammalian herbivore defaunation for the maintenance of tropical biodiversity.

Keywords: *Herbivory, defaunation, seed dispersal, tropical forests, seed predation.*

Introducción

Los bosques tropicales o selvas son reconocidos por poseer una diversidad de especies mayor de la que se puede encontrar en cualquier otro ecosistema terrestre (Connell, 1978; Gentry, 1988). Dentro de esta gran biodiversidad destaca, por involucrar especies muy carismáticas, la fauna de mamíferos. Como resultado de procesos evolutivos que han moldeado sus atributos de historia de vida existe entre esta fauna una gama muy amplia de hábitos y tamaños corporales (Robinson y Redford, 1986). Por ejemplo, en un bosque tropical bien conservado es posible encontrar especies de mamíferos no-voladores pertenecientes a gremios alimentarios tan diversos como: carnívoros, herbívoros, insectívoros y omnívoros. Estas especies pueden habitar galerías subterráneas, cuerpos de agua, el sotobosque y el dosel. Aun restringiéndose a gremios específicos tales como el de los mamíferos que se alimentan de material vegetal (herbívoros *sensu lato*) es posible encontrar variaciones de 3 órdenes de magnitud en atributos tales como la masa corporal (Robinson y Redford, 1986). En un bosque típico del Neotrópico es común

encontrar pequeños roedores consumidores de follaje y semillas que no sobrepasan los 100 g compartiendo el mismo hábitat con especies como el tapir (*Tapirus* spp), ávido consumidor de follaje y frutos, que fácilmente puede rebasar los 300 kg (Figura 1). Esta gran variación en la talla corporal se puede interpretar, entre otras cosas, como una respuesta evolutiva para favorecer la coexistencia y la eficiencia en la explotación de los recursos (Petren, 2001).

El fenómeno de la defaunación tropical y sus consecuencias ecológicas

Las poblaciones de mamíferos que habitan las selvas están sujetas a presiones muy fuertes que ponen en riesgo su viabilidad. Dos son los principales factores que las amenazan: la cacería y la pérdida de su hábitat. Aproximadamente seis millones de hectáreas de bosques tropicales son deforestadas cada año a nivel mundial (lo que equivale al área de un país como Costa Rica) principalmente para transformarlas a sistemas muy simplificados como los potreros para ganado (Achard *et al.*, 2002). Esta

*Autor de correspondencia: Diana Ramírez-Mejía, e-mail: diana.masher@gmail.com

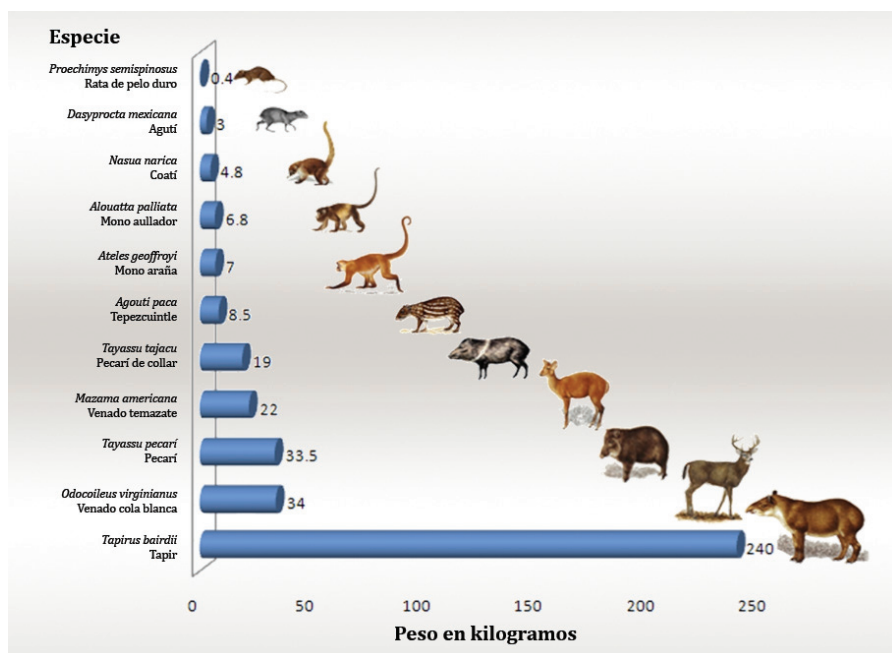


Figura 1. Ámbito de variación en la masa corporal de las especies de mamíferos herbívoros que habitan en las selvas Neotropicales.

deforestación reduce el área de hábitat disponible para la fauna y crea fuertes barreras para su desplazamiento. Una reducción en tamaño y un aumento en su aislamiento hace a las poblaciones más susceptibles a sufrir los efectos de eventos estocásticos demográficos y ambientales (Lande, 1988).

Por otra parte, la cacería puede alcanzar magnitudes sumamente altas. Por ejemplo, en la Amazonía brasileña se ha calculado que entre 6.4 y 15.8 millones de mamíferos son eliminados cada año tan solo por la cacería de subsistencia (i.e., cacería para satisfacer necesidades locales). Un cálculo similar pero en este caso para la cuenca del río Congo arroja una cifra que alcanza los 579 millones de mamíferos (Fa *et al.*, 2002). Los efectos de la pérdida de hábitat y la cacería no son independientes, la destrucción del hábitat abre el acceso a nuevas áreas para los cazadores y la cacería tiene un impacto mayor en poblaciones de mamíferos que ya han sido diezimadas por la pérdida del hábitat (Peres, 2001; Dirzo, 2001; Wright, 2003).

El reconocimiento de que áreas de lúce cuya vegetación luce, en primer instancia, en buen estado de conservación pueden estar muy afectadas en términos de su fauna motivó el desarrollo del concepto del “bosque vacío” (“Empty forest”) (Redford, 1992). Este concepto enfatiza la necesidad de mantener la fauna dentro del ecosistema para preservar no sólo sus elementos distintivos sino también los procesos ecológicos que los mantienen. De manera más reciente se ha puesto de manifiesto que el impacto tanto de la pérdida de hábitat como de la cacería es particularmente fuerte entre la fauna de mamíferos de talla corporal grande (Cullen *et al.*, 2000; Jerolimski y Peres, 2003; Roldán y Simonetti, 2001). Estos animales son en general más apreciados como piezas de caza y presentan atributos de historia de vida que los hacen más susceptibles al impacto humano, como son: el requerimiento de amplias áreas de hábitat para mantener poblaciones viables y sus bajas tasas reproductivas (Bodmer *et al.*, 1997). En consecuencia se reconoce que el proceso de defaunación (i.e., pérdida de la fauna por causas humanas sensu Dirzo y Miranda, 1991) es

diferencial, es decir, resulta en la pérdida de las especies más sensibles (comúnmente las de mayor talla) pero permite la subsistencia de las especies más tolerantes (e.g., especies de menor talla, altas tasas reproductivas, hábitos generalistas) (Asquith *et al.*, 1997; Mendoza y Dirzo, 2007). En reconocimiento de esta situación se ha acuñado el término de bosque semivacío (“Half-empty forest”) (Redford y Feinsinger, 2001).

La defaunación resulta en una marcada reducción de la diversidad al afectar la variabilidad genética, extirpar poblaciones enteras y en el extremo llevar a la extinción de especies (Dirzo y Miranda, 1991; Terborgh y Wright, 1994). Sin embargo, el impacto de la defaunación no se detiene en el efecto negativo que tiene sobre la diversidad de las comunidades de mamíferos. Dado el importante rol funcional que los mamíferos desempeñan en los ecosistemas que habitan su abrupta extirpación puede desencadenar cascadas tróficas cuyos efectos descendentes tienen el potencial de afectar la organización general del ecosistema (Terborgh, 1992; Phillips, 1997; Dirzo, 2001).

Impacto de los mamíferos herbívoros en la supervivencia de plantas del sotobosque

El consumo de follaje por los mamíferos puede afectar varios atributos de las plantas tales como su química defensiva y nutricional, sus patrones de crecimiento, su abundancia y en última instancia su supervivencia (Dirzo 2001). Howe (1990) realizó una serie de experimentos para comparar la importancia relativa de la herbivoría por mamíferos y la disponibilidad lumínica en la supervivencia de juveniles del árbol tropical *Virola surinamensis*, una especie común en la isla de Barro Colorado, Panamá. Un conjunto de juveniles de esta especie fueron crecidos bajo condiciones controladas para luego ser transplantados al campo en tres ambientes lumínicos: a) claros del dosel en el bosque, b) bordes de los claros y c) bosque cerrado. Los juveniles que se plantaron en cada ambiente lumínico fueron sometidos a los siguientes tratamientos: a) protección contra los mamíferos

herbívoros mediante la colocación de una malla metálica, b) defoliación artificial simulando el daño por mamíferos herbívoros y c) libre acceso a los mamíferos herbívoros. Al cabo de dos años la supervivencia de *V. surinamensis* fue 2.3 veces mayor en las plantas protegidas contra los herbívoros y que crecieron en los claros que en las plantas protegidas pero creciendo bajo dosel cerrado. En contraste, entre las plantas creciendo en claros la protección contra los herbívoros aumentó en 7 veces la supervivencia de las plantas de *V. surinamensis*. La extrapolación de los datos experimentales de este estudio sugiere que la herbivoría por mamíferos tiene el potencial para matar al 48% de los juveniles de *V. surinamensis* en dos años y contribuir a la muerte de un 32% adicional a través de la interacción de los efectos de la herbivoría con los de la sequía. Wright (2003) comparó los resultados de tres estudios independientes (incluido el ya referido) en donde se midió simultáneamente el impacto de condiciones contrastantes de herbivoría por mamíferos (plantas protegidas vs. plantas expuestas) y de disponibilidad de luz (plantas creciendo en claros vs. plantas creciendo bajo dosel cerrado). En esta comparación se encontró que mientras un aumento en la disponibilidad lumínica resulta en un efecto positivo marginalmente significativo en la supervivencia de las plantas, la protección contra los herbívoros produce un impacto positivo altamente significativo. Estos resultados muestran el potencial de la defaunación de herbívoros para alterar los patrones de supervivencia de plantas del sotobosque de la selva.

Impacto de la dispersión de semillas por mamíferos terrestres en el establecimiento de plántulas

La dispersión de semillas es un proceso crítico para el mantenimiento de la diversidad de árboles tropicales ya que permite escapar a las semillas y a las plántulas de la alta mortalidad causada por los patógenos, depredadores de semillas y herbívoros que concentran su actividad en la cercanía de los árboles semilleros (Janzen, 1970; Connell, 1971). La importancia que tienen los mamíferos como agentes de dispersión es ilustrada por el caso del agutí (*Dasyprocta* spp) (Hallwachs, 1986; Smythe, 1989; Jansen *et al.* 2002). Este roedor tropical de talla grande (~ 3-5 kg) es un importante consumidor de las semillas y frutos que se depositan en el piso de la selva. Durante los períodos de abundancia los agutíes entierran superficialmente las semillas de las especies de plantas que consumen (generalmente de tamaño grande) para contar con una reserva para los períodos de escasez de alimento (Smythe 1986, Forget *et al.* 2002). Durante este proceso las semillas removidas son depositadas generalmente a distancias cercanas a los 10 m sin embargo, en ocasiones estas pueden exceder los 200 m (Peres y Baider 1997; Jansen *et al.* 2002). Esta manipulación por parte de los agutíes puede resultar ventajosa para las semillas que no son recuperadas ya que el desplazamiento y posterior enterramiento reducen la probabilidad de sufrir el ataque de depredadores y patógenos (Jansen *et al.* 2002). Smythe (1986) analizó experimentalmente el impacto que la manipulación por parte de *Dasyprocta* tiene en la supervivencia de semillas de la palma *Astrocaryum standleyanum* en Panamá. Las semillas de esta palma constituyen una fuente de alimento muy importante para los agutíes y otros vertebrados. A medida

que las semillas de esta palma se producen se van depositando debajo de los árboles semilleros quedando expuestas al ataque de escarabajos brúquidos. Estos insectos pueden provocar una mortalidad del 98% en las semillas expuestas en el suelo (Smythe 1986). Para evaluar en qué medida la manipulación por parte de los agutíes puede favorecer el escape de las semillas al ataque de los brúquidos, Smythe (1986) comparó el destino de semillas de *A. standleyanum* colocadas sobre el piso de la selva con el de semillas enterradas superficialmente simulando la manipulación por los agutíes. Al cabo de dos meses, las semillas enterradas tuvieron una supervivencia 35% mayor que las semillas colocadas en la superficie del suelo y al cabo de un año su germinación fue un 25.7% mayor. En este caso particular las semillas se benefician de manera adicional ya que los agutíes remueven sistemáticamente el mesocarpo de las semillas antes de enterrarlas eliminando durante este proceso los huevos y larvas de brúquidos unidos a la pulpa (Smythe 1986). Por otra parte, Asquith *et al.* (1999) sacando provecho de un conjunto de islas formadas artificialmente durante la creación del lago Guri en Venezuela evaluaron el impacto que la presencia de *Dasyprocta fuliginosa* tiene para el establecimiento de plántulas del árbol *Hymenaea courbaril*. Estos autores encontraron que las semillas de *H. courbaril* producen plántulas solamente en las islas donde los agutíes están presentes. Esta evidencia pone de manifiesto la dependencia que algunas especies de plantas tienen en los servicios de dispersión provistos por la fauna de mamíferos.

Impacto de los mamíferos granívoros sobre la dinámica poblacional de plantas tropicales

La interacción entre mamíferos y plantas tiene diversas facetas y a la par del impacto positivo que los mamíferos tienen sobre el establecimiento de plántulas a través de la dispersión es posible también que ejerzan un fuerte impacto negativo en su rol como depredadores de semillas (Hulme y Benkman, 2002). Silman *et al.* (2003) evaluaron el impacto que las variaciones en el tamaño poblacional del jabalí de labio blanco (*Tayassu pecari*) tienen sobre la densidad de plántulas de la palma *Astrocaryum murumuru*, un árbol dominante y especie clave en los bosques tropicales del sureste de Perú. Los frutos de *A. murumuru* son un elemento muy importante en la dieta de *T. pecari*. La población de *T. pecari* en la reserva de Cocha Cashu, ubicada en el sureste de Perú, ha experimentado extinciones locales y recolonizaciones como consecuencia de las migraciones estacionales que esta especie realiza. La alternancia de extinciones y recolonizaciones era común en Cocha Cashu hasta mediados de la década de los 70's, pero en 1978 *T. pecari* desapareció de toda la región y no volvió a aparecer sino hasta 1990. Silman *et al.* (2003) aprovecharon esta situación y la posibilidad de tener acceso a registros de la abundancia de la palma *A. murumuru* previos a la desaparición de los pecaríes, después de 12 años de su ausencia y 10 años después de su reaparición. Durante la ausencia de los pecaríes, la densidad de las plántulas de *A. murumuru* fue 1.7 veces mayor a la densidad de plántulas registradas previo a su desaparición. Después del regreso de los pecaríes al área de estudio la densidad de plántulas de *A. murumuru* bajó a un nivel muy similar al observado 21 años antes cuando los pecaríes estaban también presentes. Estos resultados indican claramente el potencial que los mamíferos

granívoros tienen de influir la dinámica poblacional de las plantas de la selva. Asimismo, muestran que la ausencia de una sola especie de mamífero herbívoro puede ser suficientemente fuerte para impactar la composición del sotobosque.

Evidencia del impacto de los mamíferos herbívoros sobre la composición del sotobosque de la selva

Hasta el momento nos hemos enfocado en resaltar los impactos que los mamíferos herbívoros tienen a nivel de poblaciones de plantas. Sin embargo, existe evidencia, aunque aún escasa, de que el impacto de los herbívoros se puede reflejar en atributos de la comunidad entera de plantas en el sotobosque de la selva. En un estudio pionero Dirzo y Miranda (1991) compararon la comunidad de plántulas presentes en dos bosques tropicales de México, Montes Azules en el estado de Chiapas y Los Tuxtlas en Veracruz. Estos sitios tienen una vegetación (selva húmeda) con una composición muy similar. Sin embargo, contrastan drásticamente en el estado de conservación de su fauna de mamíferos. La fauna de Montes Azules se mantiene en un buen estado de conservación mientras que en Los Tuxtlas la mayor parte de su fauna de mamíferos de talla media y grande ha sido eliminada (Dirzo y Miranda 1991). En este estudio se encontró que la densidad de las plántulas en Los Tuxtlas es 2.33 veces mayor que la de Montes Azules, caracterizándose el primer sitio por la presencia de densos tapetes de plántulas dominados por unas pocas especies. De esta manera, la diversidad del sotobosque es 3.46 veces menor en los Tuxtlas que en Montes Azules. Este contraste en la diversidad es mayor que el detectado a nivel de la vegetación madura indicando que las diferencias observadas en esta comparación están más relacionadas con factores ecológicos que biogeográficos (Dirzo y Miranda, 1991). Por otra parte, se encontró que las diferencias en la composición del sotobosque se asociaban con contrastes en los niveles de herbivoría por mamíferos. En el sotobosque de Montes Azules se encontró que el 29% de las plántulas presentaban daño por mamíferos herbívoros mientras que en Los Tuxtlas no se registró ninguna planta dañada por estos organismos. Estos resultados sugieren que la herbivoría por mamíferos es un factor que puede promover la diversidad en el sotobosque.

Estudios más recientes que han evaluado de manera controlada (experimentalmente) el efecto de la defaunación sobre la composición del sotobosque han encontrado consistentemente que la exclusión de la fauna altera los patrones de establecimiento de plántulas y la diversidad en el sotobosque (Terborgh y Wright, 1994; Ickes *et al.* 2001; Paine y Beck 2007; **Tabla 1**).

Discusión y conclusión

La evidencia presentada muestra como la defaunación afecta los patrones de establecimiento de plántulas en el sotobosque de la selva. Si bien la escasa información disponible indica que este impacto se puede traducir en cambios en la composición y diversidad florística del sotobosque, nuestro conocimiento es aún muy limitado acerca de los mecanismos que subyacen a estos cambios. Asimismo, no se sabe por qué se observan diferencias en el resultado de la defaunación en estudios realizados en distintas regiones del trópico. Es probable que parte de la explicación a

este hecho tenga que ver con las características particulares de la fauna que es capaz de sobrellevar los impactos de la defaunación en diferentes regiones. Se ha postulado que la interacción entre el tamaño de la semilla y el tamaño corporal de los mamíferos que escapan a la defaunación es un factor importante para explicar los patrones de dispersión y depredación de semillas en ambientes defaunados (Mendoza y Dirzo 2007; Wright *et al.*, 2007). Sin embargo, se ha puesto poca atención a la gran variación que puede existir entre comunidades de mamíferos presentes en distintos sitios de selva aún cuando estos pertenezcan a una misma región. Por ejemplo, en distintos sitios dentro del Neotrópico se pueden encontrar especies de roedores que contrastan drásticamente en su masa corporal (*Proechimys semispinosus*, ~400 g; *Heteromys desmarestianus*, ~80 g) pero que desempeñan igual un papel muy importante como depredadores de semillas. Es de esperarse que tales contrastes en masa corporal se reflejen en diferencias en el ámbito de tamaños de semillas que cada especie de roedor puede consumir. De esta manera, en sitios donde estas especies fueran los principales depredadores de semillas (como consecuencia de la extinción de mamíferos de mayor talla) distintas especies de semillas (con distintos tamaños) serían más depredadas. Este ejemplo pone en evidencia la compleja red de interacciones en las cuales los efectos de la defaunación ocurren (**Figura 2**). Definir el impacto específico que los mamíferos herbívoros pueden tener en la composición de sotobosque requiere entonces de un esfuerzo coordinado en el cual se lleven a cabo estudios de largo plazo y con una metodología similar en distintas regiones del trópico.

Por otra parte, una línea de investigación que permanece prácticamente inexplorada es cómo otros componentes del ecosistema responden a los cambios en la vegetación derivados de la defaunación de herbívoros. Como excepciones, Wright y Duber (2001) evaluaron la capacidad de los escarabajos brúquidos para compensar por la ausencia de mamíferos depredadores de semillas. Estos autores encontraron que los brúquidos sólo

Tabla 1. Efectos de la defaunación de mamíferos herbívoros y simulación experimental en la densidad y diversidad de la vegetación del sotobosque. Los signos (+/-) indican el sentido del efecto. ND indica que la información no está disponible.

Fuente	Tipo de estudio	Efecto de la defaunación en la comunidad de plantas del sotobosque		Duración del Experimento
		Densidad	Diversidad	
Dirzo y Miranda (1991)	Experimento natural	(+)	(-)	~20 años
Ickes <i>et al.</i> (2001)	Experimento con exclusiones	(+)	(+)	2 años
Paine y Beck (2007)	Experimento con exclusiones	(+)	(-)	1 año 5 meses
Terborgh y Wright (1994)	Experimento con exclusiones	(+)	ND	2 años

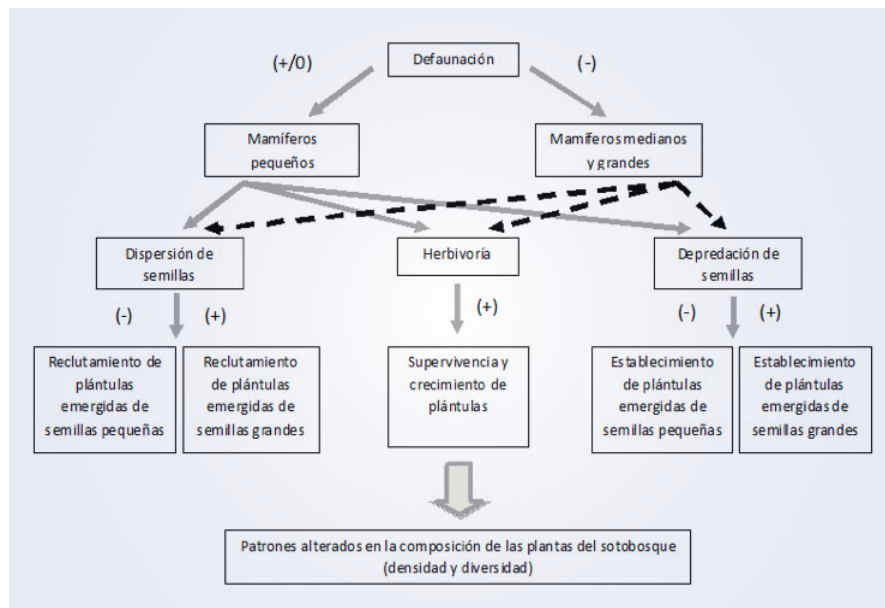


Figura 2. Alteración de las interacciones planta-mamífero (depredación y dispersión de semillas y herbivoría) como resultado de la defaunación y su impacto último sobre la diversidad florística del sotobosque. Las líneas punteadas indican las interacciones que se pierden con la eliminación de los mamíferos medianos y grandes. Los signos (+; -; 0) indican la dirección del efecto (positivo; negativo; neutro).

fueron responsables de una fracción en la mortalidad causada por mamíferos en las semillas de la palma *Attalea butyracea*. Por otra parte, Dirzo (2001) examinó la respuesta de herbívoros invertebrados a la creación de parches artificiales de plántulas que simulaban los que se presentan en sitios defaunados de sus mamíferos herbívoros. En este estudio se encontró que después de un aumento inicial en la abundancia de herbívoros invertebrados, en respuesta a una mayor disponibilidad de follaje, la abundancia de los mismos y por lo tanto la magnitud de la herbivoría que causaron se redujo a los niveles observados normalmente. Este tipo de estudios son imprescindibles para entender el potencial que la defaunación de mamíferos herbívoros tiene para afectar el funcionamiento ecológico de la selva. Sin embargo, aún con la ausencia de esos estudios resulta evidente la gran necesidad de dirigir esfuerzos para conservar la integridad de las comunidades de mamíferos que habitan los ecosistemas tropicales y así asegurar la preservación tanto de la fauna como de los procesos ecológicos que favorecen la regeneración y mantenimiento de la selva.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Miguel Martínez Ramos, jefe del laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Tropicales del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, por darnos su completo apoyo durante el proceso de escritura de este artículo. D. Ramírez-Mejía fue apoyada por una beca del programa UC MEXUS-CONACyT (284031) y E. Mendoza por una beca posdoctoral de CONACyT.

Referencias

Achard F, Eva HD, Stibin HJ, Mayaux P, Gallego J, Richards T, Malingreau JP. 2002. Determination of Deforestation Rates of the World's Humid Tropical Forests. *Science*, 297: 999-1002.

Asquith NM, Wright SJ, Clauss MJ. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests? *Evidence from Panama. Ecology*, 78: 941-946.

Asquith NM, Terborgh J, Arnold AE, Riveros CM. 1999. The fruits

the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology*, 15: 229-235.

Bodmer RE, Eisenberg JF, Redford KH. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conservation Biology*, 11: 460-466.

Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In PJ den Boer, GR Gradwell (eds), *Dynamics of Populations. Centre for Agricultural Publishing and Documentation*, pp. 298-313. Wageningen.

Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1309.

Cullen L, Bodmer RE, Padua CV. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biological Conservation*, 95: 49-56.

Dirzo R, Miranda A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. In PW Price, TM Lewinsohn, GW Fernandes, WW Benson (eds), *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*, pp. 273-287. Wiley y Sons, New York, New York.

Dirzo R. 2001. Plant-mammal interactions: Lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation. In MC Press, NJ Huntly, S Levin (eds), *Ecology: Achievement and challenge*, pp. 319-335. Blackwell Science, Oxford, UK.

Fa JE, Peres C, Meeuwig J. 2002. Bushmeat exploitation in tropical forests: an intercontinental comparison. *Conservation Biology*, 16: 232-237.

Forget PM, Hammond DS, Milleron T, Thomas R. 2002. Seasonality of fruiting and food hoarding by rodents in neotropical forests: Consequences for seed dispersal and seedling recruitment. In D Levey, W Silva, M Galetti (eds.), *Frugivory and Seed Dispersal*, pp. 241-253. CABI Publishing, Wallingford, UK.

Gentry AH. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals*

- of the *Missouri Botanical Garden*, 75: 1-34.
- Hallwachs W.** 1986. Agouties *Dasyprocta punctata* the inheritors of guapinol *Hymenaea courbaril* (Leguminosae). In A Estrada, TH Flemming (eds.), *Frugivores and seed dispersal*, pp. 2085-2305. Dr. W. Junk.
- Hume PE, Benkman CW.** 2002. Granivory. In CM Herrera, O Pellmyr (eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, pp. 132-154. TJ International Ltd., Padstow, Cornwall.
- Howe HF.** 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: effects of herbivory and canopy closure. *Ecology*, 6: 259-280.
- Ickes K, Dewalt SJ, Appanah S.** 2001. Effects of native pigs (*Sus scrofa*) on woody understorey vegetation in a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 191-206.
- Jansen PA, Bartholomeus M, Bongers F, Elzinga JA, Den Ouden J, Van Wieren SE.** 2002. The role of seed size in dispersal by a scatterhoarding rodent. In DJ Levey, WR Silva, M Galetti (eds.), *Seed dispersal and frugivory ecology, evolution and conservation*, pp. 209-226. CAB Int., Wallingford.
- Jansen PA, Hemerik L, Bongers F.** 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a Neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs*, 74: 569-589.
- Janzen DH.** 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104:501-528.
- Jerzolimski A, Peres CA.** 2003. Bringing home the biggest bacon: A cross-site analysis of the structure of hunter-kill profiles in Neotropical forests. *Biological Conservation*, 111: 415-425.
- Lande R.** 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science*, 241: 1455-1460.
- Mendoza E, Dirzo R.** 2007. Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. *Oikos*, 116: 1841-1852.
- Paine T, Beck H.** 2007. Seed predation by neotropical rain forest mammals increases diversity in seedling recruitment. *Ecology*, 88: 3076-3087.
- Peres C, Baider C.** 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 595-616.
- Peres CA.** 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology*, 15: 1490-1505.
- Petren K.** 2001. Concept of habitat and niche. En: Levin, S. A. (eds.), *Encyclopedia of biodiversity*, pp. 303-315. Academic Press, California, USA.
- Phillips OL.** 1997. The changing ecology of tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 6: 291-311.
- Robinson JG, Redford KH.** 1986. Body size, diet, and population density of neotropical forest mammals. *The American Naturalist*, 128: 665-680.
- Redford KH.** 1992. The empty forest. *Bioscience*, 42: 412-422.
- Redford KH, Fiensinger P.** 2001. The half-empty forest: sustainable use and the ecology of interactions. In JD Reynolds, GM Mace, KH Redford, JG Robinson (eds.), *Conservation of exploited species*, pp. 370-399. Cambridge: Cambridge University Press.
- Roldán AI, Simonetti JA.** 2001. Plant-mammal interactions in tropical Bolivian forests with different hunting pressures. *Conservation Biology*, 15: 617-623.
- Silman MR, Terborgh JW, Kiltie RA.** 2003. Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed-predator. *Ecology*, 84: 431-438.
- Smythe N.** 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17: 169-188.
- Smythe N.** 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica*, 21: 50-56.
- Terborgh J.** 1992. Maintenance of diversity in tropical forests. *Biotropica*, 24: 283-292.
- Terborgh J, Wright SJ.** 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two Neotropical forests. *Ecology*, 75: 1829-1833.
- Wright SJ, Duber HC.** 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 SJ.** 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6: 73-86.
- Wright SJ, Hernandez A, Condit R.** 2007. The bush meat harvest alters seedling banks by favoring lianas, large seeds, and seeds dispersed by bats, birds, and wind. *Biotropica*, 39: 363-371.