
Máster Universitario en
Biodiversidad en Áreas Tropicales y su Conservación

**COMPARACIÓN DE LA REGENERACIÓN DEL BOSQUE EN
DOS LOCALIDADES CON DIFERENTE ABUNDANCIA DE
PRIMATES EN EL NOROCCIDENTE DEL ECUADOR**

Trabajo de Fin de Máster presentado por:

Bayron R. Calle Rendón

Para optar al título de Máster

Tutores:

Mika Peck, Ph.D.

Sara Bennett, Ph.D.

Curso académico 2012 – 2013

A mis padres Rafael y Carmenza



Hace algunos años comenzamos un viaje a la selva que aún no ha terminado, y este sendero parece infinito ante la majestuosidad de los grandes que componen el enorme manto verde, ¿qué más nos espera?

Bayron R. Calle-Rendón
Fotografía: Angélica Martínez

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo hace parte del proyecto de tesis de doctorado “Conservación del mono araña de la costa (*Ateles fusciceps fusciceps*) ante actividades antropogénicas y cambio ambiental en el noroeste del Ecuador, enfoque teórico-práctico de un modelo basado en agentes” de la estudiante Citlalli Morelos (University of Sussex, UK) el cual ha sido financiado por The Holly Hill Charitable Trust y el Sr. Scott Rasmussen.

Agradezco profundamente a mis tutores, el Dr. Mika Peck (University of Sussex, UK) y la Dra. Sara Bennett (Fundación Maikuchiga, Colombia) por sus valiosos comentarios, ayuda en las diferentes fases de desarrollo de éste trabajo y por brindarme su entera confianza; también agradezco a Citlalli Morelos por su inmenso apoyo, amistad y confianza.

Agradezco al Proyecto Washu, sus organizaciones auspiciantes y a los parabiólogos, tesistas y voluntarios que participaron en los censos de primates, especialmente al estudiante de maestría Felipe Alfonso (Universidad Internacional Menéndez Pelayo, España) por la facilitación de esos datos. Deseo agradecerle también a la estudiante de maestría Denise Spaan (Oxford Brookes University, UK) por su colaboración con los datos de conectividad en una de las localidades donde se desarrolló este estudio y por su acompañamiento durante el trabajo de campo.

Agradezco a la Fundación Cambugán en la ciudad de Quito por la administración de los fondos del proyecto, al Herbario Nacional del Ecuador (QCNE) y a la estudiante Alexandra Toapanta (Universidad Central del Ecuador) por la identificación del material botánico, y al Refugio de Vida Silvestre El Pambilar, a sus guarda parques y en especial a la ingeniera Rosario Tene por el permiso otorgado para tomar datos en esa área.

Agradezco también a los habitantes de la Cooperativa Tesoro Escondido, especialmente a su presidente el Sr. Javier Cedeño, a la familia Paredes por su hospitalidad y a los jóvenes Yonathan Loor y Galo Conde por su activa asistencia y colaboración en el trabajo de campo.

Finalmente, agradezco a Angélica Martínez por su acompañamiento, amor y paciencia. Gracias por animarme en todo momento, gracias por hacerme entender que la ciencia es más que números, y gracias por “enredarme” en el mundo de los monos, a ella debo el inmenso cariño que tengo por los primates no humanos.

La buena pa' todos

RESUMEN

Objetivo Comparar la regeneración del bosque en dos localidades donde se presume que la abundancia de primates es diferente. Predicciones: (1) la abundancia de primates será diferente; (2) la densidad y riqueza de plántulas serán mayores donde hay mayor abundancia de primates; y (3) donde hay menor abundancia de primates habrá mayor densidad y riqueza de plántulas de especies dispersadas por aves, murciélagos y sistemas abióticos.

Localización Dos localidades (TE y EP) al noroccidente del Ecuador en el *hotspot* Chocó biogeográfico.

Métodos En cada localidad se caracterizó el dosel usando la metodología muestreo por punto-cuadrante. Se hicieron censos de primates en transectos lineales. Se muestrearon brinzales y latizales en parcelas de 1 m² clasificando las especies en tres síndromes de dispersión: primates, otros bióticos y abióticos. Con una U de Mann-Whitney se comparó entre localidades la abundancia de primates y características de la regeneración (densidad, riqueza síndrome de dispersión) y con una prueba de Kruskal-Wallis se hicieron comparaciones en cada localidad, después se hicieron comparaciones múltiples con la prueba Newman-Keuls. Se construyeron curvas de acumulación de especies de plantas con el índice *Chao1*.

Resultados Los bosques de ambas localidades fueron parcialmente similares. Hubo mayor abundancia de primates en TE. En EP las abundancias por especie fueron similares pero en TE dominó el mono araña. La riqueza y densidad de plántulas fueron mayores en TE y la curva de acumulación de especies se estabilizó en EP pero en TE no. Predominaron plántulas dispersadas por otros bióticos en ambas localidades pero en TE hubo más especies y densidad de plantas dispersadas por primates.

Conclusiones principales La abundancia de primates fue menor en EP presuntamente por un proceso histórico de cacería, en consecuencia la riqueza y densidad de plántulas resultaron menores, incluso de aquellas especies dispersadas por primates. Los primates, especialmente los frugívoros, son importantes para el mantenimiento de la diversidad del bosque, por ello deberían enfocarse los esfuerzos de conservación en especies como el mono araña de cabeza café que cumple un rol ecológico importante como la dispersión de semillas.

Palabras clave

Alouatta palliata, *Ateles fusciceps fusciceps*, *Cebus capucinus*, Chocó biogeográfico, conservación, dispersión de semillas, *hotspot*, regeneración del bosque.

INTRODUCCIÓN

A nivel mundial se han catalogado como importantes puntos para la conservación de la biodiversidad o *hotspots* diversos ecosistemas terrestres, estos lugares se caracterizan por presentar un elevado número de especies (la mayoría endémicas) en áreas relativamente pequeñas y además experimentan altas tasas de pérdida del hábitat, por tal motivo se ha recomendado concentrar los esfuerzos y recursos económicos en la conservación de dichos ecosistemas (Myers, 1988, 1990; Myers *et al.*, 2000).

Muchos bosques húmedos tropicales se han catalogado como *hotspots* (Myers, 1988, 1990; Mittermeier *et al.*, 1998; Olson & Dinerstein, 1998, 2002; Myers *et al.*, 2000) pues se ha argumentado que ellos en su conjunto probablemente albergan más de la mitad de las especies del mundo (Olson & Dinerstein, 1998, 2002). Por su parte, la alteración y pérdida de estos ecosistemas han venido incrementando en las últimas décadas debido principalmente a la tala legal e ilegal, incendios de gran magnitud, deforestación a gran escala, cambios atmosféricos y del clima global e incluso, a la pérdida de su fauna asociada (Corlett & Primack, 2008), razones de peso suficientes para implementar acciones que promuevan y aseguren su conservación.

Diversas teorías han intentado explicar la diversidad de los bosques húmedos tropicales, entre ellas la asociada al proceso de dispersión de semillas (Carson *et al.*, 2008; Dalling & John, 2008; Muller-Landau, 2008; Schnitzer *et al.*, 2008; Zimmerman *et al.*, 2008). Este proceso ha demostrado ser uno de los mecanismos de mantenimiento de la diversidad de plantas en muchos bosques (Nuñez-Iturri & Howe, 2007; Barrera *et al.*, 2008; Nuñez-Iturri *et al.*, 2008; Terborgh *et al.*, 2008; Stevenson, 2011). En ellos, los animales se alimentan de los frutos de un árbol determinado y luego defecan las semillas lejos de él.

De acuerdo con el modelo de Janzen y Connell (Janzen, 1970; Connell, 1971), en ausencia de agentes dispersores las semillas no pueden alcanzar sitios lejos de los árboles parentales. Esto ocasiona que germinen bajo las copas de los progenitores y las plántulas sean más propensas al ataque de patógenos y herbívoros, situación que trae consigo un incremento de la mortalidad, y por ende, una disminución en la tasa de reclutamiento de las plántulas. Este proceso de denso dependencia negativa conlleva a una disminución de la riqueza de especies

(Stevenson, 2011) o bien puede alterar el patrón de reclutamiento de las plántulas (Wright *et al.*, 2007) con fuertes implicaciones para la conservación del bosque.

Diversos estudios han catalogado a algunas especies de primates del viejo (Wrangham *et al.*, 1994; McConkey *et al.*, 2002) y nuevo mundo (Knogge *et al.*, 1998; Stevenson, 2000; Andresen, 2002; Wehncke *et al.*, 2003; Link & Di Fiore, 2006) como dispersoras de semillas. Los primates representan entre el 25% y 40% de la biomasa de animales frugívoros en los bosques tropicales (Chapman, 1995) y muchos de ellos están bajo alguna categoría de amenaza por lo que priman acciones urgentes para su conservación (Mittermeier *et al.*, 2012). Por su parte, algunos primates grandes del nuevo mundo de la familia Atelidae (especialmente de los géneros *Ateles* y *Lagothrix*) presentan rangos de movimiento amplios, son altamente frugívoros y tragan enteras las semillas grandes de los frutos que consumen (Defler & Defler, 1996; Stevenson, 2000; Link & Di Fiore, 2006). En este sentido, la disminución de las poblaciones de estos primates tendría implicaciones desfavorables para la regeneración de plántulas del bosque, lo que podría conllevar a una disminución de su densidad y riqueza y además, podría desfavorecer el reclutamiento de plantas con semillas grandes e impulsar el reclutamiento de plantas con semillas pequeñas dispersadas por otros agentes diferentes como murciélagos, aves, viento, etc. (Nuñez-Iturri & Howe, 2007; Nuñez-Iturri *et al.*, 2008; Terborgh *et al.*, 2008; Effiom *et al.*, 2013).

Algunos estudios se han concentrado en evaluar el efecto de los primates y otros mamíferos sobre la dinámica de plántulas del bosque. Terborgh *et al.* (2008) por ejemplo, encontraron que la densidad de plántulas y la proporción de ellas con modos de dispersión biótica, eran mayores en sitios con mayor densidad de mamíferos. Por otra parte, los trabajos de Nuñez-Iturri & Howe (2007) y Nuñez-Iturri *et al.* (2008), encontraron en bosques de la Amazonía peruana que la riqueza y la densidad de plántulas con semillas grandes eran más altas en sitios con mayor abundancia de primates grandes (familia Atelidae) y medianos (familia Cebidae). De manera similar, más recientemente Effiom *et al.* (2013) demostraron que en bosques del sudeste de Nigeria, hábitat del gorila occidental del río Cross (*Gorilla gorilla diehli*), una especie críticamente amenazada, la abundancia de primates influenciaba la densidad de plántulas del bosque.

Actualmente no hay trabajos publicados que analicen el efecto de la densidad o abundancia de primates sobre la riqueza, densidad y el patrón de reclutamiento de plántulas en bosques

húmedos del noroccidente del Ecuador, dicha zona hace parte de la región del Chocó biogeográfico, considerada como un *hotspot* mundial (Myers *et al.*, 2000). Allí habitan tres especies de primates: el mono araña de cabeza café (*Ateles fusciceps fusciceps*), el mono aullador negro (*Alouatta palliata*) y el mono capuchino (*Cebus capucinus*) (Tirira, 2008); la primera especie, considerada como críticamente amenazada (CR) y las dos restantes bajo la categoría de vulnerable (VU) (Tirira, 2001). Adicionalmente, en el noroccidente del Ecuador convergen procesos sociales, políticos, económicos y culturales que están acelerando la pérdida del bosque y diezmando las poblaciones animales en diferentes localidades campesinas e indígenas, como el alto índice de pobreza en los habitantes rurales, la cacería insostenible, la explotación comercial de madera, el establecimiento de grandes áreas con cultivos de palma aceitera y la falta de políticas gubernamentales para reconocer el valor ecológico de las zonas por fuera de las áreas protegidas (Southgate & Whitaker, 1992; Sierra & Stallings, 1998; Justicia, 2007).

Es probable que la conservación de los bosques de esta zona dependa del mantenimiento de poblaciones robustas de primates. En tal sentido, esta investigación tiene como objetivo analizar y comparar la regeneración del bosque en dos localidades del noroccidente del Ecuador donde se presume que la abundancia de primates es diferente. Se plantea como hipótesis que la regeneración del bosque reflejará la diferencia en la abundancia de primates a escala local. De esta manera, las predicciones de este trabajo son: (1) la abundancia de primates será significativamente diferente entre localidades; (2) la densidad y riqueza de plántulas serán mayores en el sitio con mayor abundancia de primates debido a la alteración del proceso de dispersión de semillas y (3) la localidad con menor abundancia de primates tendrá mayor densidad y riqueza de plántulas de aquellas especies dispersadas por otros agentes como aves, murciélagos y sistemas abióticos.

Finalmente, este trabajo será el primero en analizar los patrones de regeneración del bosque en sitios con diferente abundancia de primates en el noroccidente del Ecuador. Se espera que los resultados de este estudio aporten una base empírica, para priorizar la conservación de los primates como aspecto estratégico de la conservación del bosque en este importante *hotspot*, hábitat del mono araña de cabeza café, uno de los 25 primates más amenazados del mundo (Mittermeier *et al.*, 2012).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la provincia de Esmeraldas al noroccidente del Ecuador. La zona corresponde a un bosque húmedo tropical en la cuenca del río Cayapas, con elevaciones entre los 200 m y 800 m s.n.m. y pendientes del 10% al 100%. La distribución de la precipitación es unimodal, presentándose la menor concentración entre los meses de julio y agosto (Moscoso & Peck, 2012), con valores que van desde los 3000 mm a 5000 mm anuales (Ministerio del Ambiente, 2011) (Fig. 1).

La zona de estudio se dividió en dos localidades distantes entre sí 8.8 Km, separadas por el río Chontaduro: Tesoro Escondido (TE: 00°32'30.8" N, 79°08'41.7" W) y Refugio de Vida Silvestre El Pambilar (EP: 00°36'58.1" N, 79°10'10.4" W). TE corresponde a una cooperativa campesina de 3000 ha de extensión en la que habitan colonos hace por lo menos cuarenta años, su sustento económico deriva principalmente del cultivo de cacao y en ocasiones hay deforestaciones a pequeña escala debido a la expansión de sus cultivos (Moscoso & Peck, 2012). EP entre tanto, corresponde a una reciente área protegida estatal de 3123.2 ha de extensión, ésta estaba en poder de una compañía maderera hace menos de cinco años pero no se iniciaron las labores de explotación, a su alrededor viven indígenas Chachi quienes subsisten de la pesca, caza, recolección de frutos del bosque, cultivos de cacao y extracción de madera (Ministerio del Ambiente, 2011).

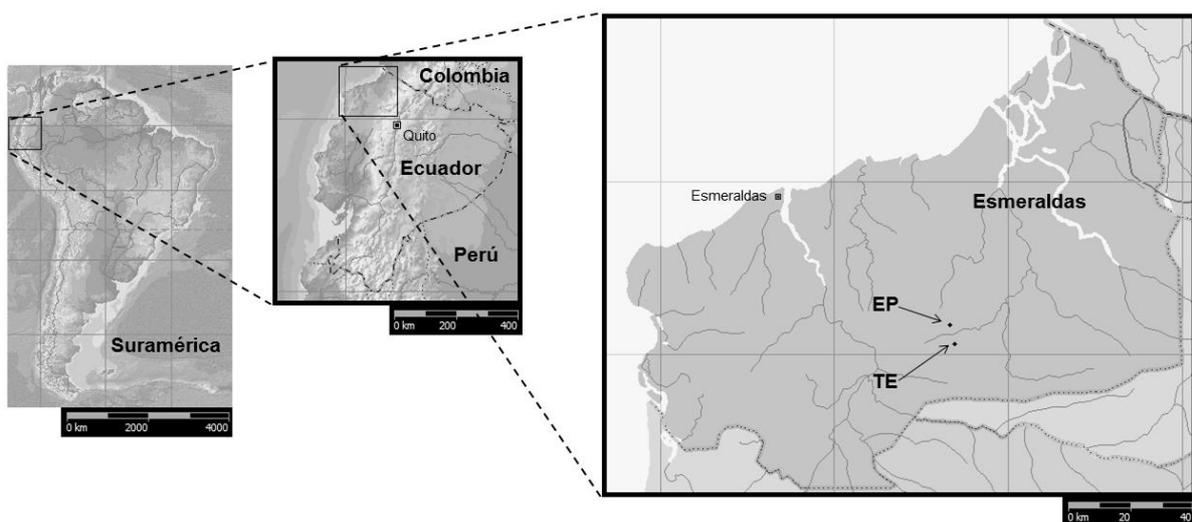


Figura 1 Área de estudio en la provincia de Esmeraldas al noroccidente del Ecuador, Suramérica. TE: localidad Tesoro Escondido (00°32'30.8" N, 79°08'41.7" W). EP: localidad El Pambilar (00°36'58.1" N, 79°10'10.4" W).

Estructura del bosque

Se asumió que ambas localidades presentaban condiciones climáticas y edáficas equivalentes debido a su cercanía y a los valores similares de altura sobre el nivel del mar tomados en 30 puntos al azar (424 ± 83 m s.n.m. en TE y 359 ± 37 m s.n.m. en EP); no obstante, para indagar si el bosque en ambas localidades presentaba características estructurales similares se realizó un muestreo de la vegetación con árboles de dosel, pues los patrones actuales de éstos pueden reflejar las condiciones ecológicas del pasado y no las actuales como sí lo hace la regeneración (Stevenson, 2011).

En julio del año 2013 en cada localidad, se seleccionaron 20 puntos de muestreo cada 200 m a lo largo del transecto de censo de primates (ver la sección Censo de primates). De acuerdo con la metodología muestreo por punto-cuadrante para caracterización de la vegetación (Ganzhorn *et al.*, 2011), en cada punto de muestreo se fijaron los cuatro puntos cardinales usando una brújula y se tomaron como referencia para delimitar cuatro cuadrantes: noroeste, noreste, sureste y suroeste. En cada cuadrante se midió la distancia del punto de muestreo al árbol más cercano con $DAP \geq 10$ cm. Árboles de ese diámetro se han utilizado para expresar las características de la vegetación de dosel en bosques húmedos tropicales (Casas, 2010; Calle-Rendón *et al.*, 2011).

Se calculó la densidad de árboles por hectárea como $N = 10,000/\bar{d}^2$, donde 10,000 es una constante que indica que 1 ha es igual a 10,000 m² y \bar{d} es el promedio de las distancias medidas a los árboles en cada cuadrante, por su parte \bar{d}^2 indica el área promedio en la que ocurre uno de los árboles medidos (Ganzhorn *et al.*, 2011), de esta manera, si un árbol ocurre en un área \bar{d}^2 entonces los cuatro árboles de cada punto de muestreo ocurrirán en cuatro veces \bar{d}^2 , así, se calculó el área basal por hectárea como $G = (10,000 \beta)/(4 \bar{d}^2)$, siendo β la suma de las áreas basales de los cuatro árboles en el punto de muestreo. Una misma persona estimó las alturas de los árboles en ambas localidades y se usó la altura del árbol mayor de cada punto de muestreo para calcular la altura promedio de cada localidad.

Finalmente, se calculó el porcentaje de cerramiento del dosel. Para ello se dibujó sobre una lámina de plástico transparente una cuadrícula dividida en cuadrados de 1 cm \times 1 cm y se ubicó en el extremo desfondado de una botella. En cada punto de muestreo se ubicó de manera vertical la botella con la cuadrícula hacía arriba y por el otro extremo se observaba

hacia el dosel para contar los cuadrados ocupados por vegetación y cielo (modificado de Jennings *et al.*, 1999).

Censo de primates

Desde junio del año 2012, estudiantes universitarios (University of Sussex, UK; Universidad San Francisco de Quito, Ecuador; Universidad Internacional Menéndez Pelayo, España; Universidad Nacional de Piura, Perú y Oxford Brookes University, UK) y parabiólogos (campesinos residentes en las inmediaciones de la localidad TE que fueron capacitados) han venido realizando censos diurnos en la región. Para ello han usado transectos lineales de 4 Km de longitud marcados cada 25 m según la metodología propuesta por Peres (1999), pero en este estudio sólo se utilizaron los datos de los recorridos realizados entre febrero y mayo del año 2013, ya que correspondía al único periodo en el que se realizaron censos en la localidad EP.

El observador realizaba los censos (no siempre en días consecutivos) a partir de las 08.00 h recorriendo el transecto a una velocidad constante de 1 Km h^{-1} , una vez terminado el recorrido, el observador esperaba una hora en el final del transecto para que el bosque se restableciera y después realizaba un nuevo censo haciendo el recorrido de regreso, de ésta manera, el recorrido diario por transecto fue de 8 Km. Cuando un grupo de animales (que podía ser incluso un primate solitario) era detectado, se contaba el número de individuos y se medía la distancia perpendicular al centro del grupo. No se consideraron en la evaluación de los datos los registros auditivos ni los censos en días de lluvia intensa. La distancia total recorrida en el transecto de TE fue de 208 km y en EP de 88 Km, correspondientes a 26 y 11 días respectivamente pero distribuidos a lo largo de todos los cuatro meses de censo.

Muestreo de plántulas

Entre finales de marzo y principios de abril del año 2013 se establecieron 30 parcelas al azar de $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$ a lo largo de cada transecto de censo en ambas localidades; no se consideraron sitios al azar los claros del bosque debido a que la luz podría incidir en la densidad de plántulas. Las parcelas se extendieron hasta 60 m a cada lado del transecto por lo que se tuvo un área de influencia de $480,000 \text{ m}^2$ para cada localidad (Nuñez-Iturri *et al.*, 2008). Dentro de las parcelas se contaron y colectaron todas las plantas (excluyendo herbáceas y lianas) correspondientes a brinzales ($\text{DAP} < 1 \text{ cm}$ y altura $< 1.5 \text{ m}$) y latizales ($1 \text{ cm} \leq \text{DAP} \leq 5 \text{ cm}$ y altura $\geq 1.5 \text{ m}$) (modificado de Melo & Vargas, 2002) y se identificaron hasta especie en el

Herbario Nacional del Ecuador (QCNE). Con información de literatura y el conocimiento de las personas locales en el área de estudio se clasificó cada especie de acuerdo a tres modos de dispersión: (1) plantas con semillas dispersadas por primates (frutos con semillas ≥ 15 mm de longitud), excluyendo semillas de esta misma longitud que eran dispersadas principalmente por aves o murciélagos; (2) plantas con frutos que presentaban semillas < 15 mm de longitud dispersadas por primates y otros agentes bióticos como murciélagos, aves, etc. (otros bióticos); y (3) semillas dispersadas por viento o autocoria (abióticos) (Nuñez-Iturri *et al.*, 2008).

Análisis de datos

Para ver si los bosques de ambas localidades presentaban características estructurales diferentes se comparó con la prueba U de Mann-Whitney la densidad, el área basal y el cerramiento de dosel, y con una prueba de *t* la altura pues esta variable se asemejó a una distribución normal según la prueba de Shapiro-Wilk ($W = 0.94$, $P = 0.07$).

Se calculó la abundancia de primates de la comunidad y de cada especie (grupos e individuos por día) y se comparó entre ambas localidades con el estadístico no paramétrico U de Mann-Whitney. Adicionalmente se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para comparar la abundancia entre las tres especies en una misma localidad, posterior a esto se realizó una prueba de comparaciones múltiples de Newman-Keuls para comparar la diferencia entre parejas de especies de primates.

Se analizó la diferencia de la regeneración del bosque entre localidades usando los datos de riqueza de especies y el número de plántulas por parcela y se comparó con una U de Mann-Whitney. Paralelamente, de cada localidad se usaron los datos de abundancia por especie de cada parcela y con el estimador no paramétrico *Chao1* (Chao, 1984) se estimó el número de especies en cada localidad usando el software ESTIMATES 9.1.0 (Colwell, 2013). Este estimador se calculó como $Chao1 = Sp_{obs} + (a^2/2b)$, donde Sp_{obs} es la riqueza de especies observada, *a* es el número de *singletons* (especies con un individuo) y *b* el número de *doubletons* (especies con dos individuos), durante su cálculo se usaron 100 aleatorizaciones. Después se graficaron los valores del estimador por cada unidad de muestreo en cada localidad y se observó si las curvas se estabilizaban en valores diferentes, lo cual indicaría diferencias en el número de especies total de cada localidad.

Finalmente, dentro de cada síndrome de dispersión se verificó si había diferencia de la riqueza y la densidad de plántulas entre ambas localidades usando una U de Mann-Whitney, después se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para comparar la riqueza y densidad de plántulas de los tres síndromes de dispersión en cada localidad, posterior a esto, se realizó una prueba de comparaciones múltiples de Newman-Keuls para corroborar si había diferencia entre parejas de síndromes de dispersión. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el software STATISTICA 8.0 (StatSoft. Inc., Tulsa, USA).

RESULTADOS

Estructura del dosel

En EP los valores promedios de área basal por hectárea, densidad de árboles por hectárea, altura del bosque y cerramiento del dosel fueron 20.1%, 35.2%, 4.4% y 4.2% menores respecto a los valores promedios registrados en TE (Tabla 1), no obstante, el área basal, el cerramiento del dosel y la altura no fueron estadísticamente diferentes entre localidades ($Z = 1.92$, $P = 0.054$; $Z = 0.89$, $P = 0.37$ y $t = 0.48$, $P = 0.63$ respectivamente) pero la densidad de árboles sí lo fue ($Z = 2.40$, $P = 0.01$).

Tabla 1 Estructura del dosel del bosque en dos localidades del noroccidente del Ecuador. G : área basal por hectárea; N : densidad de árboles por hectárea; H : altura; Θ : cerramiento del dosel; TE: Tesoro Escondido; EP: El Pambilar.

Variable	Localidad	Media	Mínimo	Máximo	Desv est	CV
G (m ² ha ⁻¹)	TE	217.9	51.5	667.4	171.2	78.5
	EP	174.0	29.5	910.7	214.5	123.2
N (ind ha ⁻¹)	TE	971.4	381.8	2544.3	553.8	57.0
	EP	629.1	282.2	1366.6	303.3	48.2
H (m)	TE	25.7	16	38	7.17	27.9
	EP	24.6	13	38	7.24	27.4
Θ (%)	TE	91.3	15.7	100.0	20.5	22.5
	EP	87.3	13.9	100.0	28.2	32.3

Censo de primates

Para la comunidad de primates, el promedio de grupos diarios fue de 3.07 ± 1.29 en TE y 0.7 ± 1.19 en EP, entre tanto, el promedio de individuos diarios fue de 9.4 ± 5.1 en TE y 3.2 ± 6.9 en EP. La prueba U de Mann-Whitney mostró que hubo diferencias significativas de la abundancia de la comunidad de primates entre localidades, tanto para el encuentro con grupos ($Z = 3.82$, $P = 0.0001$), como para el número de individuos ($Z = 3.15$, $P = 0.0015$).

En TE se registró la mayor abundancia de grupos de monos araña y monos aulladores, con un promedio de encuentros de 2.15 ± 1.08 y 0.76 ± 0.76 grupos al día respectivamente, mientras que grupos de monos capuchinos fueron los menos comunes con encuentros diarios de 0.15 ± 0.54 grupos, valor incluso inferior al registrado para esa misma especie en EP (0.27 ± 0.64), localidad en la que también el encuentro con grupos de monos aulladores fue de 0.36

± 0.5 grupos por día y donde además se registraron los valores de encuentro más bajos de todos con un promedio de 0.09 ± 0.3 grupos diarios de monos araña (Fig. 2A).

Por otra parte, la abundancia diaria de individuos por especie en TE tuvo un comportamiento similar a la abundancia de grupos en esta misma localidad, con valores promedios de 6.4 ± 6.8 para monos araña, 2.6 ± 3.2 para monos aulladores y 0.26 ± 1.04 para monos capuchinos, mientras que en EP el patrón fue inverso, concentrándose la mayor abundancia de individuos en los monos capuchinos (2.09 ± 5.06), seguido de monos aulladores (1.09 ± 2.02) y monos araña (0.09 ± 0.3) (Fig. 2B).

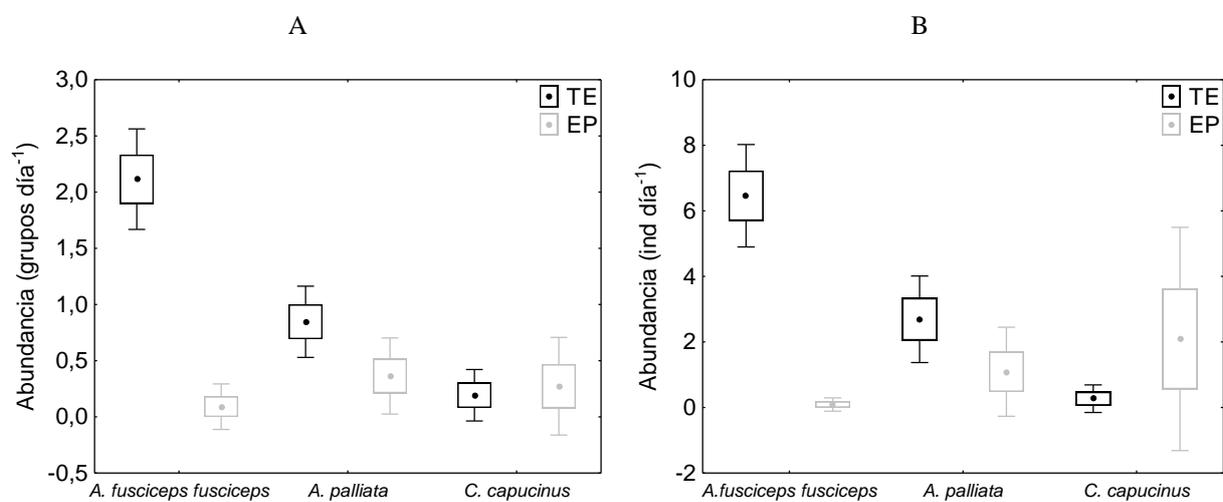


Figura 2 Abundancia diaria de grupos (A) y de individuos (B) de tres especies de primates en dos localidades del noroccidente del Ecuador. Los puntos sólidos representan la media, los rectángulos la desviación estándar y las líneas el intervalo de confianza al 95%. TE: Tesoro Escondido; EP: El Pambilar.

La comparación de las abundancias por especie entre localidades mostró que solo existieron diferencias significativas con el mono araña ($Z = 4.45$, $P < 0.0001$ para abundancia de grupos y $Z = 4.53$, $P < 0.0001$ para abundancia de individuos), mientras que no hubo diferencia con los monos aulladores ($Z = 1.34$, $P = 0.17$ para abundancia de grupos y $Z = 1.34$, $P = 0.17$ para abundancia de individuos) y monos capuchinos ($Z = -0.46$, $P = 0.64$ para abundancia de grupos y $Z = -0.56$, $P = 0.57$ para abundancia de individuos).

Por otra parte, la prueba de Kruskal-Wallis que comparó la abundancia entre especies de primates en una misma localidad reveló que hubo diferencias significativas de la abundancia de grupos ($H = 39.66$, $P < 0.0001$) e individuos ($H = 41.2$, $P < 0.0001$) en TE pero en EP no ($H = 2.24$, $P = 0.32$ para grupos y $H = 2.24$, $P = 0.32$ para individuos). De acuerdo con estos

resultados, el posterior análisis con la prueba de Newman-Keuls para la localidad TE encontró que hubo diferencias significativas entre las abundancias de todas las especies de primates, tanto de grupos como de individuos.

Regeneración del bosque y síndromes de dispersión

Se colectaron 68 especies de plántulas en TE y 32 en EP, siendo las más abundantes *Chrysochlamys membranacea* (Clusiaceae), *Pourouma minor* (Cecropiaceae) y *Pseudolmedia rigida* (Moraceae) en la primera localidad y *Tetragastris varians* (Burseraceae) y *Ossaea sp.* (Melastomataceae) en la segunda (ver lista completa en Apéndice S1), de esta manera, el número promedio de especies por metro cuadrado fue de 3 ± 1.46 en TE y 1.6 ± 1.47 en EP (Fig. 3A). Por otra parte, el número de plántulas fue 113 y 56 en TE y EP respectivamente, lo cual configuró una densidad de plántulas por metro cuadrado de 3.8 ± 1.9 en TE y 1.9 ± 2.15 en EP (Fig. 3B). De acuerdo con estos resultados, el análisis de la regeneración mostró que entre las dos localidades hubo diferencias significativas tanto de la riqueza de especies ($Z = 3.72$, $P = 0.0001$) como de la densidad de plántulas ($Z = 4.05$, $P < 0.0001$).

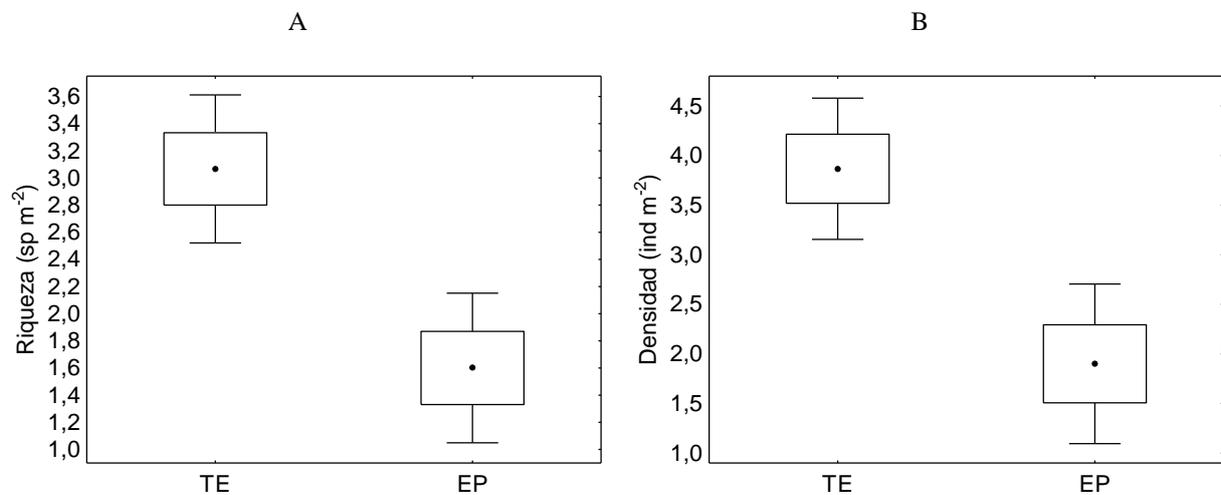


Figura 3 Riqueza de especies (A) y densidad de plántulas (B) en dos localidades del noroccidente del Ecuador. Los puntos sólidos representan la media, los rectángulos la desviación estándar y las líneas el intervalo de confianza al 95%. TE: Tesoro Escondido; EP: El Pambilar.

Entre tanto, las curvas de acumulación de especies con el índice no paramétrico *Chao1* indicaron que en TE no se estabilizó la curva y el número acumulado de especies fue dos veces mayor que el de EP donde sí se estabilizó la curva. Para este análisis, los valores de dicho índice con treinta parcelas fueron 163.33 ± 41.37 y 71.61 ± 24.22 en TE y EP respectivamente (Fig. 4).

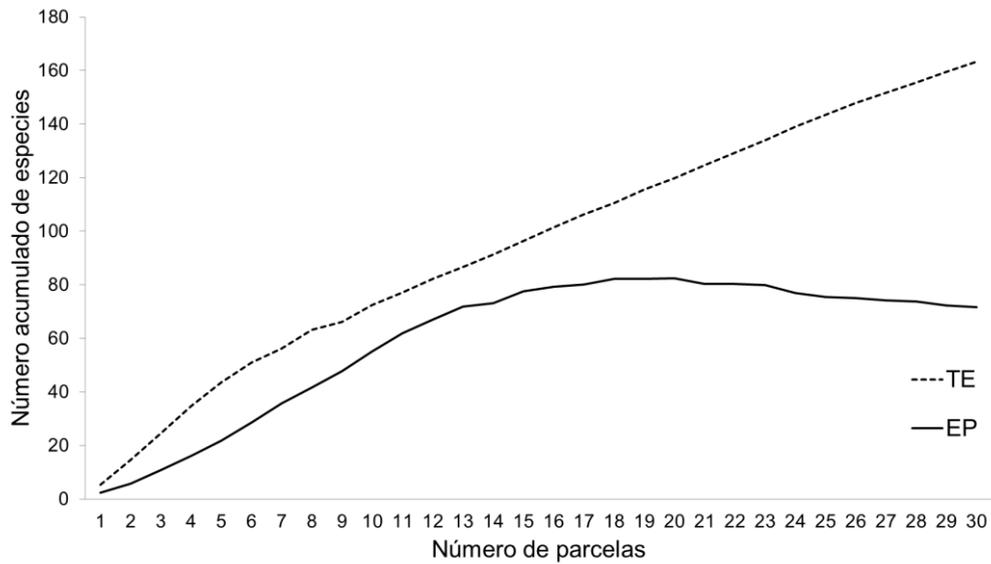


Figura. 4 Curva de acumulación de especies estimada con el índice no paramétrico *Chao1* basado en la abundancia de especies de plántulas en 30 parcelas de 1 m × 1 m en dos localidades del noroccidente del Ecuador. TE: Tesoro Escondido; EP: El Pambilar.

Por otra parte, para los tres síndromes de dispersión, la riqueza y la densidad de plántulas fueron mayores en TE y menores en EP; adicionalmente, tanto para la riqueza como para la densidad de plántulas de ambas localidades, hubo mayor representación de especies dispersadas por aves, murciélagos y otros agentes bióticos, seguido de especies dispersadas estrictamente por primates y después especies con dispersión abiótica (Fig. 5).

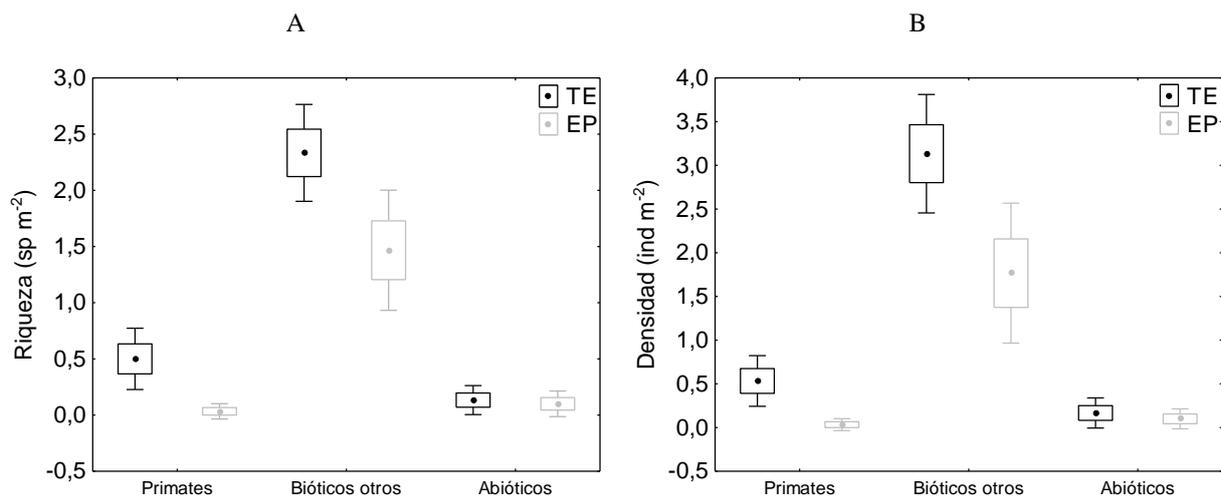


Figura 5 Riqueza de especies (A) y densidad de plántulas (B) de acuerdo a tres síndromes de dispersión en dos localidades del noroccidente del Ecuador. Los puntos sólidos representan la media, los rectángulos la desviación estándar y las líneas el intervalo de confianza al 95%. TE: Tesoro Escondido; EP: El Pambilar.

La comparación de la riqueza y densidad de plántulas con un síndrome de dispersión determinado mostró algunas diferencias entre localidades. Por ejemplo, hubo diferencias significativas tanto de la riqueza ($Z = 2.45$, $P = 0.014$) y la densidad ($Z = 2.46$, $P = 0.013$) de plántulas dispersadas estrictamente por primates, de manera similar, hubo diferencias de la riqueza ($Z = 3.08$, $P = 0.002$) y la densidad ($Z = 3.42$, $P = 0.0006$) de especies dispersadas por otros bióticos pero no hubo diferencias significativas de la riqueza y densidad de especies dispersadas por agentes abióticos ($Z = 0.22$, $P = 0.82$ para riqueza y $Z = 0.24$, $P = 0.80$ para densidad).

Por otra parte, la prueba de Kruskal-Wallis que comparó los síndromes de dispersión en una misma localidad reveló que hubo diferencias significativas de la riqueza ($H = 53.77$, $P < 0.0001$ para TE y $H = 48.06$, $P < 0.0001$ para EP) y de la densidad de plántulas ($H = 53.33$, $P < 0.0001$ para TE y $H = 48.27$, $P < 0.0001$ para EP), no obstante, el subsecuente análisis con la prueba de Newman-Keuls encontró para ambas localidades que la única pareja donde no hubo diferencia significativa de la riqueza y densidad plántulas era del grupo dispersado por primates contra el grupo dispersado por agentes abióticos.

DISCUSIÓN

Estructura del bosque

Este estudio muestra que la estructura del dosel en el bosque de TE fue más compleja que la de EP, toda vez que los valores de las variables estructurales fueron mayores en la primera localidad y menores en la segunda. No obstante, la comparación de dichas variables entre localidades mostró que no hubo diferencias entre el área basal por hectárea, la altura del bosque y el cerramiento del dosel, lo cual evidencia que los bosques de dichas localidades son al menos similares en tales aspectos.

Aunque hubo diferencia entre la densidad de árboles grandes, se ha encontrado que primates de los géneros *Ateles*, *Alouatta* y *Cebus* pueden usar otros bosques húmedos tropicales con densidades similares o incluso menores a la encontrada en EP. Por ejemplo *Alouatta palliata* y *Cebus capucinus* habitan en la isla de Barro Colorado en Panamá (Leighton & Leighton, 1982; Wehncke *et al.*, 2003), allí el bosque se caracteriza por tener de 371 a 383 árboles por hectárea (DeWalt & Chave, 2004); *Alouatta palliata* también habita en la Estación Biológica la Selva en Costa Rica (Stoner, 1996) donde se ha reportado que la densidad del bosque es de 426 a 515 árboles por hectárea (DeWalt & Chave, 2004); *Ateles geoffroyi* y *Alouatta palliata* habitan en fragmentos de bosque en Los Tuxtlas en México (Estrada & Coates-Estrada, 1996), allí el bosque se caracteriza por presentar densidades de 737 a 834 árboles por hectárea (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2005) y *Ateles belzebuth*, *Alouatta seniculus* y *Cebus albifrons* habitan en Yasuní, Amazonía ecuatoriana (Pozo & Youlatos, 2005), donde la densidad del bosque es aproximadamente de 701 árboles por hectárea (Valencia *et al.*, 2004). Esos valores de densidad son similares a los reportados aquí para ambas localidades, de esta manera la diferencia en el número de árboles por hectárea no representaría ningún problema para que comunidades de primates puedan establecerse en EP, además, Peck *et al.* (2011) sugirieron un modelo de distribución con una amplia área como potencial hábitat del mono araña en el noroccidente del Ecuador y las dos localidades de este estudio están contenidas en su zona de distribución.

Finalmente, se podría decir que los bosques de ambas localidades fueron parcialmente similares en su estructura, además estudios han demostrado que una de las características más influyentes en el hábitat de primates neotropicales grandes es la altura del bosque (Mendes, 1997; Pozo, 2009), variable que presentó el valor de probabilidad más alto de todos ($P = 0.63$)

por lo que los bosques de TE y EP estarían lejos de ser disímiles en tal aspecto. También se ha usado la disponibilidad y el tipo de frutos como variable para contrastar la semejanza entre hábitats de primates (Effiom *et al.*, 2013) y aunque ello no se realizó en este trabajo sí se pudo constatar durante el trabajo de campo que los patrones de fructificación del bosque ocurrieron simultáneamente en ambas localidades.

Abundancia de primates

Este estudio muestra claramente que a nivel de comunidad sí hubo diferencia entre las abundancias de primates de ambas localidades lo cual concuerda con la primera predicción de este trabajo. No obstante, a nivel poblacional la diferencia estuvo dada sólo por las poblaciones de mono araña y aunque para las otras dos especies de primates no existió tal diferencia, es evidente que el mono aullador fue más abundante en TE y que el mono capuchino lo fue en EP.

Aunque no se pueden establecer las causas subyacentes de estas diferencias, sí hay suficiente evidencia del proceso histórico de cacería que comunidades de indígenas Chachi habían venido desarrollando en EP y sus alrededores, antes de su declaratoria como área protegida en el año 2010 (C. Morelos, com. per.); ellos tienen como especies blanco de cacería las tres especies de primates presentes en la región además del oso perezoso (*Choloepus hoffmanni*), roedores grandes (*Cuniculus paca* y *Dasyprocta punctata*), pecaríes (*Pecari tajacu* y *Tayassu pecari*), venado (*Mazama americana*) y una especie de marsupial (*Didelphis marsupialis*) (Rainforest Alliance, 2010). Por otra parte, se ha argumentado que donde los primates son cazados fuertemente, otros dispersores de semillas como tapires, pecaríes y roedores también comienzan a hacer parte del juego de animales explotados (Peres & Palacios, 2007). Así, aunque este trabajo no evaluó la abundancia de fauna diferente de primates, se presume que poblaciones de otros mamíferos y aves grandes han sido fuertemente diezmadas por la cacería en EP. No obstante, posteriores trabajos deberían incluir la cuantificación de la cantidad de carne de monte extraída, como en el trabajo de Parathian & Maldonado (2010) desarrollado en comunidades indígenas de la Amazonía colombiana.

Se ha documentado que la cacería altera el tamaño de muchas poblaciones animales, trayendo como consecuencia la disminución del número de individuos (Carrillo *et al.*, 2000) y la alteración en la estructura de la comunidad, lo cual resulta en un cambio del patrón de dominancia al interior de ella (Barrera *et al.*, 2008; Peres & Dolman, 2000). Esto último

podría dar paso al proceso de compensación en densidad, fenómeno en el que a nivel de comunidad la disminución de la abundancia de una especie es sucedida por el incremento en la densidad de otra especie competitiva (MacArthur *et al.*, 1972). Pues bien, en términos de abundancia de individuos es claro que en EP el mono capuchino dominaba en la comunidad entera de primates y que el mono aullador representó el 52% y el araña el 4.3% respecto a la abundancia del capuchino, no obstante, no se puede asegurar que en EP haya un proceso de compensación en densidad dado que la prueba de Kruskal-Wallis reveló que no había diferencia significativa entre la abundancia de especies. Por su parte, una manera más confiable para indicar un proceso de compensación habría usado como variables la biomasa o densidad de cada especie pero esos datos no se analizaron en este estudio (Peres & Dolman, 2005; Barrera *et al.*, 2008).

Barrera *et al.* (2008) por ejemplo, encontraron en bosques de la Amazonía colombiana que los primates pequeños y medianos (incluido el género *Cebus*) dominaban en biomasa y densidad sobre los primates grandes (incluido el género *Alouatta*) cerca de una comunidad indígena donde había cacería. Este trabajo por el contrario muestra que aunque en EP ha habido un proceso de cacería, el primate mediano ha mantenido su población relativamente estable comparada con la de TE y que el principal primate blanco de cacería ha sido posiblemente el mono araña, pues como comentaron Nasi *et al.* (2011), en general en Latinoamérica muchos grupos humanos han preferido especies altamente frugívoras (por ejemplo el mono araña) porque su carne se ha descrito como de sabor dulce, además, según indígenas chachi el mono araña es el más fácil de cazar puesto que los capuchinos son muy rápidos y los aulladores son muy resistentes (C. Morelos, com. per.).

Finalmente, ante la posible supresión de las poblaciones de primates y otros mamíferos en EP, surge el dilema ante la difícil tarea que implica la conservación de la biodiversidad, particularmente en la zona de estudio dada sus características sociales. Si bien en esos bosques los primates no humanos han sido eliminados por poblaciones de primates humanos, habría que ser conscientes de las implicaciones que tendría para las poblaciones animales permitir la cacería (especialmente para el mono araña de cabeza café), pero también habría que reflexionar sobre las implicaciones económicas y culturales que tendría prohibirla, pues en aquel lugar se asientan poblaciones humanas que probablemente no tienen más medios de subsistencia que aquellos que les provee el bosque.

Regeneración del bosque y síndromes de dispersión

Claramente la riqueza y densidad de plántulas resultaron más altas en la localidad con mayor abundancia de primates, lo cual es consecuente con la segunda predicción de este estudio. Esto se apoya con el resultado de las curvas de acumulación de especies las cuales mostraron que en EP se estabilizó pero en TE no, indicando que la riqueza estimada de especies de la regeneración en EP fue inferior a la de TE. Por una parte, los bosques del chocó biogeográfico se caracterizan por tener alto número de especies en áreas relativamente pequeñas, como lo reportaron Galeano *et al.* (1998) en bosques de la región del Chocó en Colombia, además, la curva de acumulación basada en el estimador *Chao1* hace los cálculos con la proporción de especies raras y en TE hubo en total 46 *singletons* contra apenas 26 en EP, por consiguiente, si se realizaran más muestreos en TE aparecerían más especies hasta que la curva de acumulación se estabilice.

El análisis estadístico desarrollado indicó que la riqueza y densidad fueron distintas entre localidades. Si bien esto no significa que dichas variables sean mayores en la localidad de mayor abundancia de primates, ni que los primates sean los directamente implicados en el aumento del número de especies, al observar los resultados de abundancia de primates y número de plántulas se podría sugerir que la presencia de primates podría explicar de cierta manera la mayor riqueza de especies en TE. No obstante, se reconoce que dicho comportamiento de la regeneración puede también obedecer a otros factores abióticos que gobiernan a pequeña escala como la topografía, factores edáficos, condiciones lumínicas, etc.

Como se había mencionado antes, se ha propuesto con base en el modelo de Janzen y Connell que la ausencia de agentes dispersores conlleva a una disminución de la riqueza de especies, o al menos de aquellas plantas jóvenes. Pese a que este trabajo no es una evaluación directa de dicho modelo como el desarrollado por Terborgh *et al.* (2008), sí se puede presumir que la ausencia de la fauna dispersora en EP ha disminuido significativamente el número de especies de plantas. Al parecer en EP lo que ha ocurrido es que el proceso de dispersión de semillas se ha alterado debido a la ausencia de animales frugívoros, en tal sentido, las semillas estarían cayendo bajo los progenitores conformando tapetes monoespecíficos en el suelo del bosque, y por ende se disminuiría el reclutamiento por el incremento de la mortalidad de plántulas. De esta manera, el sotobosque estaría siendo dominado por un menor número de especies y en pocas décadas cuando los árboles de dosel comiencen a morir, dominarán las

especies que están establecidas en el sotobosque, así se conformarán nuevos bosques de menor riqueza y diversidad.

Por otra parte, la riqueza y la densidad de plántulas dispersadas por otros agentes bióticos y por mecanismos abióticos no predominaron en la localidad con menor abundancia de primates, esto contradice la tercera predicción de este trabajo. No obstante, en TE hubo mayor número de plantas con semillas dispersadas por primates, lo cual concuerda con el estudio de Nuñez-Iturri *et al.* (2008) quienes encontraron el mismo patrón en bosques amazónicos, y con el estudio de Effiom *et al.* (2013) quienes encontraron un comportamiento similar en Nigeria. Por su parte, el trabajo realizado en la Amazonía reportó que el número de especies y de plántulas en unidades de muestreo iguales a las de este estudio (1 m × 1 m) triplicó los valores reportados aquí; esto puede explicarse con base en que en esos bosques amazónicos habitan diez especies de primates, tres de ellas grandes como *Alouatta seniculus*, *Ateles chamek* y *Lagothrix lagotricha* (éstas dos últimas altamente frugívoras además estar considerada en peligro la especie del medio), mientras que en bosques húmedos del noroccidente del Ecuador sólo hay dos especies grandes de la cual sólo una es altamente frugívora. De manera similar, en Nigeria el número de plántulas dispersadas por primates grandes fue mayor en un sitio sin cacería, allí habían poblaciones relativamente altas del gorila occidental del río Cross (*Gorilla gorilla diehli*), una especie críticamente amenazada, y de chimpancés (*Pan troglodytes*) y mandriles (*Mandrillus leucophaeus*), dos especies catalogadas en peligro.

Si se hiciera referencia a que el comportamiento de la regeneración obedece estrictamente al grupo de frugívoros dispersores presentes en los bosques de este estudio, probablemente los primates serían los mayores contribuyentes a dicho proceso, pues en esos bosques algunos otros dispersores grandes tales como pecaríes, venados y roedores generalmente destruyen o no tragan las semillas (Sork, 1987; Bodmer, 1991; Forget *et al.*, 1994; Beck-King *et al.*, 1999). No obstante, también es posible que se deba a aves grandes como tucanes y guacamayas. De este supuesto surge entonces el inconveniente de asignar síndromes de dispersión basados solamente en el tamaño de las semillas, pues si bien hay frutos con semillas de más de 15 mm de longitud, éstas podrían no hacer parte de la dieta de los primates debido a su toxicidad (por ejemplo *Andira inermis*), bajo aporte energético, presentar un epicarpio fuerte o tener autocoria (por ejemplo del género *Eschweilera*), o bien podrían ser semillas dispersadas por aves y murciélagos (por ejemplo del género *Tetragastris*).

A pesar del inconveniente que genera la selección de un criterio para decidir cuáles especies son dispersadas por primates, el tamaño de las semillas permite hacer comparaciones entre estudios. Nuñez-Iturri *et al.* (2008) por ejemplo, mostraron que cuando se reducía la abundancia de primates grandes y medianos había una pérdida del 46% de las especies, o el equivalente a una especie por metro cuadrado de plantas dispersadas por primates (plantas con semillas ≥ 15 mm y altura ≤ 1 m). Por el contrario, en los bosques del noroccidente del Ecuador, la pérdida fue del 92% o dos especies por metro cuadrado (plantas con semillas ≥ 15 mm y altura ≤ 5 m). No obstante, hay que considerar la diferencia en alturas como criterio para la selección de las muestras de los dos estudios.

De acuerdo con la anterior pérdida de especies en EP y con el mantenimiento estable de la abundancia del mono capuchino, se podría pensar en que dicho primate compense la pérdida de especies de plantas, pero la probabilidad de que esta especie desempeñe un papel como dispersor eficiente de semillas para recuperar la riqueza de plantas del sotobosque es baja, pues si bien consume semillas de más de 15 mm de longitud y su rango de movimiento es amplio, ésta se caracteriza por ser principalmente omnívora (Defler, 2010). De esta manera se puede sustentar la importancia que tienen especialmente los primates frugívoros como sustentadores de la diversidad del bosque.

También se encontraron diferencias entre el número de plántulas con semillas dispersadas por otros bióticos, siendo mayor el número de plantas en TE. Es posible que las plantas que hagan parte de ese grupo en EP sean dispersadas principalmente por aves ya que en EP dos de las especies más abundantes fueron una Burseraceae del género *Tetragatis* y una Melastomataceae del género *Ossaea*, las cuales son dispersadas principalmente por aves. Se ha demostrado que en bosques húmedos tropicales las aves ingieren muchas menos semillas en comparación con los primates frugívoros. Por ejemplo, el atélido *Lagothrix lagotricha* manipuló cerca del 35% de las semillas de plantas presentes en un bosque de la Amazonía colombiana mientras que toda la comunidad de aves manipuló ese mismo porcentaje (Stevenson, 2007).

Por otra parte, en EP no se incrementó la densidad de plántulas con dispersión abiótica, es decir, en ambas localidades pareciera que las plantas con ese síndrome se dispersaron a una misma tasa. Esto puede deberse a que en el análisis no se incluyeron lianas ni plantas herbáceas que posiblemente pueden incrementar el grupo de plantas con este tipo de

dispersión. Por su parte, las hierbas pueden representar del 10.3% al 24.5% del total de plantas vasculares presentes en 0.1 ha en bosques del Chocó biogeográfico (Galeano *et al.*, 1998). Además, es probable que ante la falta en número de plantas dispersadas por primates y otros bióticos en EP, el espacio en el suelo del bosque lo estén ocupando herbáceas y lianas, éstas últimas beneficiadas por el menor cerramiento del dosel lo que ocasiona más entrada de luz hasta el sotobosque y puede disparar el crecimiento de estas plantas que generalmente son bastante heliófilas (Schnitzer & Bongers, 2002).

Se han dado indicios sobre cómo la interrupción de procesos ecológicos como las interacciones planta animal asociada a la frugivoría y posterior dispersión de semillas, disminuirá el número de especies de plantas, una de las características que precisamente ha catalogado al Chocó biogeográfico como un importante punto para la conservación. En tal sentido, mantener poblaciones intactas de fauna silvestre, con especial énfasis en primates, dada su vulnerabilidad, amplio rango de movimiento e incluso carisma, asegurará el mantenimiento de la diversidad de plantas en esos bosques. Por una parte, esos primates dispersan semillas de plantas que son usadas por las comunidades humanas que viven en la zona de estudio, tanto para el uso de madera (por ejemplo *Virola elongata* y *Otoba novogranatensis*), la elaboración de medicinas tradicionales (como *Mollinedia ovata*) o para el consumo de frutos (como *Pouteria glomerata*); y por otra parte, si los primates mantienen la diversidad del bosque deberían ser considerados como objetos de conservación en muchas áreas protegidas de los trópicos, incluso en el Refugio de Vida Silvestre El Pambilar, especialmente cuando en su área la riqueza de especies del sotobosque es baja y hay escasos grupos de la especie críticamente amenazada *A. fusciceps fusciceps*. En tal sentido, mayores esfuerzos y recursos económicos para la conservación deberían enfocarse en las especies que cumplen roles ecológicos importantes y no exclusivamente en los hábitats.

Finalmente, éste trabajo no pretende extrapolar los resultados a todo el *hotspot* del Chocó biogeográfico, en parte, debido a la falta de más unidades de muestreo en el censo de primates, pero lo mostrado aquí puede establecer una línea base para trabajos futuros que deseen evaluar la importancia de conservar a los primates en los bosques de esa región, mas cuando este estudio sugiere que la regeneración del bosque parece ser el reflejo de la abundancia de primates.

REFERENCIAS

- Andresen, E. (2002) Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. *Biotropica*, **34**, 261–272.
- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S. & Cuende-Fanton, C. (2005) Ocupación de parches de selva por monos aulladores *Alouatta palliata mexicana* en tres paisajes con diferente grado de fragmentación en Los Tuxtlas, México. *Universidad y Ciencia*, **2**, 23–34.
- Barrera, V.A., Zambrano, J. & Stevenson, P.R. (2008) Diversity of regenerating plants and seed dispersal in two canopy trees from Colombian Amazon forests with different hunting pressure. *Revista de Biología Tropical*, **56**, 1531–1542.
- Beck-King, H., von Helversen, O. & Beck-King, R. (1999) Home range, population density, and food resources of *Agouti paca* (Rodentia: Agoutidae) in Costa Rica: a study using alternative methods. *Biotropica*, **31**, 675–685.
- Bodmer, R.E. (1991) Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica*, **23**, 255–261.
- Calle-Rendón, B.R., Moreno, F. & Cárdenas-López, D. (2011) Relación entre suelos y estructura del bosque en la Amazonía colombiana. *Revista de Biología Tropical*, **59**, 1307–1322.
- Carrillo, E., Won, G. & Cuarón, A.D. (2000) Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology*, **14**, 1580–1591.
- Carson, W.P., Anderson, J.T., Leigh Jr, E.G. & Schnitzer, S.A. (2008) Challenges associated with testing and falsifying the janzen–connell hypothesis: a review and critique. *Tropical forest community ecology* (ed. por W.P. Carson y S.A. Schnitzer), pp. 210–241. Wiley-Blackwell, Oxford.

- Casas, L.F. (2010) *Heterogeneidad estructural de un bosque de tierra firme de la Amazonia colombiana y su relación con algunas variables ambientales*. Tesis M.Sc., Universidad Nacional de Colombia, Medellín.
- Chao, A. (1984) Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, **11**, 265–270.
- Chapman, C.A. (1995) Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology*, **4**, 74–82.
- Colwell, R.K. (2013) *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, version 9.0*. University of Connecticut, Storrs. (<http://purl.oclc.org/estimates>).
- Connell, J.H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations* (ed. por P.J. den Boer y G.R. Gradwell), pp. 298–312. Pudoc, Wageningen.
- Corlett, R.T. & Primack, R.B. (2008) Tropical rainforest conservation: a global perspective. *Tropical forest community ecology* (ed. por W.P. Carson y S.A. Schnitzer), pp. 442–457. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Dalling, J.W. & John, R. (2008) Seed limitation and the coexistence of pioneer tree species. *Tropical forest community ecology* (ed. por W.P. Carson y S.A. Schnitzer), pp. 242–253. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Defler, T.R. (2010) *Historia Natural de los primates colombianos*. Universidad Nacional de Colombia y Conservación Internacional, Bogotá.
- Defler, T.R. & Defler, S.B. (1996) Diet of a group of *Lagothrix lagothricha lagothricha* in southeastern Colombia. *International Journal of Primatology*, **17**, 161–190.
- DeWalt, S.J. & Chave, J. (2004) Structure and biomass of four lowland neotropical forests. *Biotropica*, **36**, 7–19.

- Effiom, E.O., Nuñez-Iturri, G., Smith, H.G., Ottosson, U. & Olsson, O. (2013) Bushmeat hunting changes regeneration of African rainforests. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **280**, 2013026.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1996) Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology*, **17**, 759–783.
- Forget, P.M., Muñoz, E. & Leigh Jr, E.G. (1994) Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, **26**, 420–426.
- Galeano, G., Suárez, S., Balslev, H. (1998) Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the pacific coast of Colombia. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 1563–1575.
- Ganzhorn, J.U., Rakotonjanary, S.J. & Ratovonamana, Y.R. (2011) Habitat description and phenology. *Field and laboratory methods in primatology: a practical guide* (ed. por J.M. Setchell y D.J. Curtis), pp. 51–68. Cambridge University Press, Cambridge.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501–528.
- Jennings, S.B., Brown, N.D. & Sheil, D. (1999) Assessing forest canopies and understory illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry*, **72**, 59–73.
- Justicia, R.M. (2007) *Ecuador's Choco Andean corridor: a landscape approach for conservation and sustainable development*. Tesis Ph.D., University of Georgia, Athens.
- Knogge, C., Heymann, E.W. & Tirado, E.R. (1998) Seed dispersal of *Asplundia peruviana* (Cyclanthaceae) by the primate *Saguinus fuscicollis*. *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 99–102.

- Leighton, M. & Leighton, D.R. (1982) The relationship of size of feeding aggregate to size of food patch: howler monkeys (*Alouatta palliata*) feeding in *Trichilia cipo* fruit trees on Barro Colorado Island. *Biotropica*, **14**, 81–90.
- Link, A. & Di Fiore, A. (2006) Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology*, **22**, 235–246.
- McArthur, R.H., Diamond, J.M. & Karr, J.R. (1972) Density compensation in island faunas. *Ecology*, **53**, 330–342.
- McConkey, K.R., Aldy, F., Ario, A., & Chivers, D.J. (2002) Selection of fruit by gibbons (*Hylobates muelleri* × *agilis*) in the rain forests of Central Borneo. *International Journal of Primatology*, **23**, 123–145.
- Melo, O.A. & Vargas, R. (2002) *Evaluación ecológica y silvicultural de ecosistemas boscosos*. Universidad del Tolima, CRQ, Carder, Corpocaldas y Cortolima, Ibagué.
- Mendes, A. (1997) Habitat partitioning among primates in Maracá Island, Roraima, northern Brazilian Amazonia. *International Journal of Primatology*, **18**, 131–157.
- Ministerio del Ambiente (2011) *Plan de Manejo del Refugio de Vida Silvestre El Pambilar*. Ministerio del Ambiente, Quito.
- Mittermeier, R.A., Myers, N., Thomsen, J.B., da Fonseca, G.A.B. & Olivieri, S. (1998) Biodiversity hotspots and major tropical wilderness areas: approaches to setting conservation priorities. *Conservation Biology*, **12**, 516–520.
- Mittermeier, R.A., Schwitzer, C., Rylands, A.B., Taylor, L.A., Chiozza, F., Williamson, E.A. & Wallis, J. (2012) *Primates in peril: the world's 25 most endangered primates 2012–2014*. IUCN/SSC Primate Specialist Group (PSG), International Primatological Society (IPS), Conservation International (CI) y Bristol Conservation and Science Foundation, Bristol.

- Moscoso, P. & Peck, M., (2012) *A conservation strategy for the critically endangered brown-headed spider monkey (Ateles fusciceps) (Primates, Atelidae) in the Coop Tesoro (NW Ecuador)*. Reporte sin publicar preparado para Primenet (Febrero, 2012).
- Muller-Landau, H.C. (2008) Colonization-related trade-offs in tropical forests and their role in the maintenance of plant species diversity. *Tropical forest community ecology* (ed. por W.P. Carson y S.A. Schnitzer), pp. 182–194. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Myers, N. (1988) Threatened biotas: "hotspots" in tropical forests. *Environmentalist*, **8**, 187–208.
- Myers, N. (1990) The biodiversity challenge: expanded hot-spots analysis. *Environmentalist*, **10**, 243–256.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–858.
- Nasi, R., Taber, A. & Vliet, N.V. (2011) Empty forests, empty stomachs? bushmeat and livelihoods in the Congo and Amazon basins. *International Forestry Review*, **13**, 355–368.
- Núñez-Iturri, G. & Howe, H.F. (2007) Bushmeat and the fate of trees with seeds dispersed by large primates in a lowland rain forest in western Amazonia. *Biotropica*, **39**, 348–354.
- Núñez-Iturri, G., Olsson, O. & Howe, H.F. (2008) Hunting reduces recruitment of primate-dispersed trees in Amazonian Peru. *Biological Conservation*, **141**, 1536–1546.
- Olson, D.M. & Dinerstein, E. (1998) The global 200: a representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology*, **12**, 502–515.
- Olson, D.M. & Dinerstein, E. (2002) The global 200: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **89**, 199–224.

- Parathian, H.E. & Maldonado, A.M. (2010) Human–nonhuman primate interactions amongst Tikuna people: perceptions and local initiatives for resource management in Amacayacu in the Colombian Amazon. *American Journal of Primatology*, **71**, 1–11.
- Peck, M., Thorn, J., Mariscal, A., Baird, A., Tirira, D. & Kniveton, D. (2011) Focusing conservation efforts for the critically endangered brown-headed spider monkey (*Ateles fusciceps*) using remote sensing, modeling, and playback survey methods. *International Journal of Primatology*, **32**, 134–148.
- Peres, C.A. (1999) General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical Primates*, **7**, 11–16.
- Peres, C.A. & Dolman, P.M. (2000) Density compensation in neotropical primate communities: evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity. *Oecologia*, **122**, 175–189
- 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.
- Pozo, W.E. (2009) Uso preferencial de hábitat en primates atélidos en el Parque Nacional Yasuní, Ecuador. *Serie Zoológica*, **5**, 25–34.
- Pozo, W.E. & Youlatos, D. (2005) Estudio sinecológico de nueve especies de primates del Parque Nacional Yasuní, Ecuador. *Revista Politécnica, Biología*, **26**, 86–107.
- Rainforest Alliance (2010) *Plan de Ordenamiento Ambiental del Centro Chachi Capulí*. Reporte preparado para USAID (Agosto, 2010).
- Schnitzer, S.A. & Bongers, F. (2002) The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 223–230.

- Schnitzer, S.A., Mascaro, J. & Carson, W.P. (2008) Treefall gaps and the maintenance of plant species diversity in tropical forests. *Tropical forest community ecology* (ed. por W.P. Carson y S.A. Schnitzer), pp. 196–209. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Sierra, R. & Stallings, J. (1998) The dynamics and social organization of tropical deforestation in northwest Ecuador, 1983–1995. *Human Ecology*, **26**, 135–161.
- Sork, V.L. (1987) Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. *Ecology*, **68**, 1341–1350.
- Southgate, D. & Whitaker, M. (1992) Promoting resource degradation in Latin America: tropical deforestation, soil erosion, and coastal ecosystem disturbance in Ecuador. *Economic Development and Cultural Change*, **40**, 787–807.
- Stevenson, P.R. (2000) Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia: dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *American Journal of Primatology*, **50**, 275–289.
- Stevenson, P.R. (2007) Estimates of the number of seeds dispersed by a population of primates in a lowland forest in western Amazonia. *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (ed. por A.J. Dennis, E.W. Schupp, R.J. Green y D.W. Westcott), pp. 340–362. CABI Publishing, Wallingford.
- Stevenson, P.R. (2011) The abundance of large ateline monkeys is positively associated with the diversity of plants regenerating in neotropical forests. *Biotropica*, **43**, 512–519.
- Stoner, K.E. (1996) Habitat selection and seasonal patterns of activity and foraging of mantled howling monkeys (*Alouatta palliata*) in northeastern Costa Rica. *International Journal of Primatology*, **17**, 1–30.
- Terborgh, J., Nuñez-Iturri, G., Pitman, N.C.A., Cornejo, F.H., Alvarez, P., Swamy, V., Pringle, E.G. & Timothy, C.E. (2008) Tree recruitment in an empty forest. *Ecology*, **89**, 1757–1768.

- Tirira, D. (2001) *Libro Rojo de los Mamíferos del Ecuador*. Simbioe, EcoCiencia, Ministerio del Ambiente y UICN, Quito.
- Tirira, D. (2008) *Mamíferos de los bosques húmedos del noroccidente de Ecuador*. Murciélago blanco, Quito.
- Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E. & Balslev, H. (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, **92**, 214–229.
- Wehncke, E.V., Hubbell, S.P., Foster, R.B. & Dalling, W. (2003) Seed dispersal patterns produced by white-faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *Journal of Ecology*, **91**, 677–685.
- Wrangham, R.W., Chapman, C.A., & Chapman, L.J. (1994) Seed dispersal by forest chimpanzees in Uganda. *Journal of Tropical Ecology*, **10**, 355–368.
- Wright, J.S., Hernandez, A., & Condit, R. (2007) The bushmeat harvest alters seedling banks by favoring lianas, large seeds and seeds dispersed by bats, birds, and wind. *Biotropica*, **39**, 363–371.
- Zimmerman, J.K., Thompson, J. & Brokaw, N. (2008) Large tropical forest dynamics plots: testing explanations for the maintenance of species diversity. *Tropical forest community ecology* (ed. por W.P. Carson y S.A. Schnitzer), pp. 98–117. Wiley-Blackwell, Oxford.

Apéndice S1 Especies de plántulas y síndrome de dispersión en dos localidades del noroccidente del Ecuador. TE: Tesoro Escondido; EP: El Pambilar.

Familia	Especie	Localidad		Síndrome
		TE	EP	
Achariaceae	<i>Carpotroche sp.</i>	X		2
Achariaceae	<i>Mayna sp.</i>		X	2
Annonaceae	<i>Oxandra acuminata</i>		X	2
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana sananho</i>	X		2
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana sp.</i>	X		2
Burseraceae	<i>Dacryodes cupularis</i>	X	X	2
Burseraceae	<i>Tetragastris varians</i>	X	X	2
Capparaceae	<i>Capparidastrum sp.</i>	X		1
Cecropiaceae	<i>Pouroma minor</i>	X	X	2
Celastraceae	<i>Maytenus sp.</i>	X		2
Chrysobalanaceae	<i>Couepia chrysocalyx</i>	X		1
Chrysobalanaceae	<i>Couepia sp.</i>	X		1
Chrysobalanaceae	<i>Licania macrocarpa</i>	X		1
Clusiaceae	<i>Chrysochlamys dependens</i>	X	X	2
Clusiaceae	<i>Chrysochlamys membranacea</i>	X	X	2
Clusiaceae	<i>Garcinia sp1.</i>	X		1
Clusiaceae	<i>Tovomita weddelliana</i>		X	2
Euphorbiaceae	<i>Richeria tomentosa</i>	X		2
Euphorbiaceae	<i>Sapium marmieri</i>	X		2
Fabaceae	<i>Andira inermis</i>	X		2
Fabaceae	<i>Bauhinia esmeraldasensis</i>		X	2
Fabaceae	<i>Inga sp1.</i>	X		2
Fabaceae	<i>Inga sp2.</i>		X	2
Fabaceae	<i>Inga sp3.</i>	X		2
Fabaceae	<i>Inga sp4.</i>		X	2
Fabaceae	<i>Inga sp5.</i>	X		2
Fabaceae	<i>Macrolobium colombianum</i>	X		3
Fabaceae	<i>Senna dariensis</i>	X		3
Fabaceae	<i>Swartzia haughtii</i>		X	2
Fabaceae	<i>Zygia longifolia</i>	X		3
Lauraceae	<i>Beilschmiedia alloiophylla</i>	X		1
Lauraceae	<i>Ocotea cernua</i>	X		2
Lauraceae	<i>Ocotea sp.</i>	X		2
Lauraceae	<i>Pleurothyrium glabritepalum</i>		X	2
Lecythidaceae	<i>Eschweilera rimbachii</i>		X	3
Lecythidaceae	<i>Grias neuberthii</i>	X		3

Apéndice S1 Continuación.

Malpighiaceae	<i>Bunchosia sp</i>	X		2
Malvaceae	<i>Huberodendron patinoi</i>		X	3
Malvaceae	<i>Matisia bracteolosa</i>	X		1
Malvaceae	<i>Quararibea wittii</i>	X	X	1
Malvaceae	<i>Sterculia sp.</i>		X	3
Melastomataceae	<i>Leandra sp.</i>	X		2
Melastomataceae	<i>Miconia cazaletii</i>		X	2
Melastomataceae	<i>Miconia sp1.</i>	X		2
Melastomataceae	<i>Miconia sp2.</i>	X		2
Melastomataceae	<i>Mouriri tessmannii</i>	X		2
Melastomataceae	<i>Ossaea bracteata</i>		X	2
Melastomataceae	<i>Ossaea laxivenula</i>	X		2
Melastomataceae	<i>Ossaea sp.</i>		X	2
Meliaceae	<i>Trichilia sp.</i>	X		2
Monimiaceae	<i>Mollinedia ovata</i>	X		2
Monimiaceae	<i>Mollinedia sp.</i>	X		2
Moraceae	<i>Naucleopsis capirensis</i>	X		1
Moraceae	<i>Naucleopsis ulei</i>	X		1
Moraceae	<i>Perebea xanthochyma</i>	X		2
Moraceae	<i>Pseudolmedia macrophylla</i>		X	2
Moraceae	<i>Pseudolmedia rigida</i>	X		2
Moraceae	<i>Sorocea jaramilloi</i>	X		1
Moraceae	<i>Sorocea pubivena</i>	X		2
Moraceae	<i>Sorocea sarcocarpa</i>	X		2
Myristicaceae	<i>Otoba novogranatensis</i>	X		2
Myristicaceae	<i>Virola elongata</i>	X	X	2
Myrsinaceae	<i>Ardisia croatii</i>		X	2
Nyctagnaceae	<i>Neea sp1.</i>	X		2
Nyctagnaceae	<i>Neea sp2.</i>	X		2
Nyctagnaceae	<i>Neea sp3.</i>	X		2
Nyctagnaceae	<i>Neea spruceana</i>	X		2
Ochnaceae	<i>Ouratea sp.</i>	X	X	2
Ochnaceae	<i>Ouratea weberbaueri</i>	X	X	2
Olacaceae	<i>Heisteria acuminata</i>	X		2
Piperaceae	<i>Piper maranyonense</i>	X		2
Piperaceae	<i>Piper sp.</i>		X	2
Polygonaceae	<i>Coccoloba lehmannii</i>	X		2
Rubiaceae	<i>Duroia hirsuta</i>	X		2
Rubiaceae	<i>Faramea fragrans</i>	X		2

Apéndice S1 Continuación.

Rubiaceae	<i>Faramea parvibractea</i>	X		2
Rubiaceae	<i>Notopleura spiciformis</i>	X		2
Rubiaceae	<i>Psychotria caerulea</i>	X		2
Rubiaceae	<i>Psychotria elata</i>	X		2
Salicaceae	<i>Casearia arborea</i>		X	2
Salicaceae	<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	X	X	2
Salicaceae	<i>Tetrathylacium macrophyllum</i>		X	2
Sapindaceae	<i>Allophylus dodsonii</i>	X	X	2
Sapindaceae	<i>Allophylus sp.</i>	X		2
Sapindaceae	<i>Cupania sp.</i>	X		2
Sapotaceae	<i>Pouteria glomerata</i>	X		1
Staphyleaceae	<i>Huertia glandulosa</i>		X	2
Stemonuraceae	<i>Discophora guianensis</i>		X	2
Ulmaceae	<i>Ampelocera edentula</i>	X		1

Síndrome: (1) primates; (2) otros bióticos; (3) abióticos.