

RELACIÓN ENTRE EL MECANISMO DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS Y LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE ALGUNAS ESPECIES ARBÓREAS EN UN BOSQUE DE TIERRA FIRME DE LA AMAZONIA COLOMBIANA

Holver Arango¹, Álvaro Duque¹, Dairon Cárdenas²,
Juan Sebastián Barreto³

Semillas germinando

RESUMEN

La dispersión de semillas es un proceso que influye significativamente en la dinámica y estructura de las comunidades vegetales. En el presente estudio se comparó el mecanismo de dispersión con el grado de agregación de 125 especies arbóreas de dosel ($DAP \geq 10\text{cm}$) en una parcela de 10 ha en el PNN Amacayacu, al sur de la Amazonia colombiana. Mediante un análisis de varianza y un procedimiento de comparación múltiple se probó la relación entre el mecanismo de dispersión y la distribución espacial de árboles en la Amazonia. Se encontró que las especies dispersadas por animales se distribuyen de manera menos agregada, en comparación con aquellas transportadas por el viento o que no cuentan con adaptaciones evidentes para la dispersión primaria. Estos resultados apoyan la hipótesis de que las especies con limitación en dispersión tienden a distribuirse de manera más agregada en el espacio, en comparación con aquellas que cuentan con un mecanismo de dispersión para grandes distancias. Los resultados de este estudio proveen evidencia empírica acerca de la importancia del proceso de dispersión —como rasgo

funcional— en la determinación de la estructura a largo plazo de comunidades boscosas tropicales.

Palabras Clave

Grado de agregación, limitación en dispersión, rasgo funcional

ABSTRACT

Seed dispersal has significant influence on the dynamics and structure of plant communities. In this study, we compare seed dispersal modes and conspecific aggregation of 125 tree species with a diameter at breast height (DBH) greater than 10 cm, in a 10 ha plot in Amacayacu National Park in the Colombian Amazon region. Using an Analysis of Variance (ANOVA) and multiple comparison procedure, we probe the relationship between dispersal mode and spatial distribution of trees in the Amazon region. We found that animal-dispersed species exhibit a more diffuse spatial distribution than those transported by wind

¹ Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, Calle 59A #63-20 Medellín, Colombia, Fax: +574 4309079. E-mail hfarango@unal.edu.co; ajduque@unal.edu.co

² Herbario Amazónico Colombiano (COAH), Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. E-mail dcardenas@sinchi.org.co

³ Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. E-mail jbarreto@sinchi.org.co

and those that do not have an evident adaptation to primary dispersal. These results support our hypothesis that tree species with limited seed dispersal will be more clustered in space, compared to those with a long-distance seed dispersal mechanism. Our results provide empirical evidence for the importance of seed dispersal as a functional trait in establishing the long-term community structure of tropical forests.

Key Words:

Conspecific Aggregation, Limited Seed Dispersal, Functional Trait

INTRODUCCIÓN

Los bosques de la Amazonia albergan la mayor diversidad de especies arbóreas del mundo (Ter Steege *et al.*, 2000). Explicar los patrones de distribución y los mecanismos que permiten mantener la alta diversidad de especies de árboles en el Neotrópico es uno de los retos más grandes para la ecología y ha motivado el debate de varias teorías (Condit *et al.*, 2000; Wright, 2002). Uno de los temas centrales de discusión gira en torno a los patrones de distribución espacial, que suelen ser explicados como reflejo de las condiciones ambientales y los requerimientos ecológicos de las especies (Chase & Leibold, 2003; Silvertown, 2004), o por los procesos demográficos aleatorios y la limitación en dispersión (Hubbell, 2001).

En el intento por explicar la dinámica de las comunidades vegetales altamente diversas, algunos investigadores han usado un enfoque basado en los rasgos funcionales de las especies (Kraft *et al.*, 2008), definidos como cualquier atributo de la planta relevante para el funcionamiento del ecosistema. En otros términos, aquellos rasgos que puedan influir significativamente en el reclutamiento, establecimiento y sobrevivencia de las poblaciones naturales (Díaz & Cabido, 2001; Reich *et al.*, 2003). El concepto de rasgos funcionales propone, entonces, que las especies pueden ser agrupadas de acuerdo con respuestas comunes al ambiente y/o efectos comunes sobre los procesos ecosistémicos (Lavorel & Garnier, 2002), simplificando así el análisis de comunidades vegetales complejas (Westoby & Wright, 2006).

La dispersión de semillas es un proceso que influye significativamente en la dinámica y estructura de las comunidades vegetales (Levine & Murrell, 2003). Pese a que entre la dispersión de las semillas y el establecimiento de un individuo adulto existe una gran incertidumbre debido a los diferentes procesos que pueden tener lugar (dispersión secundaria, predación de semillas, herbivoría, entre otros), es claro que la limitación en dispersión genera agregación de individuos de la misma especie (Condit *et al.*, 2000, Nathan & Muller-Landau, 2000; Plotkin *et al.*, 2002), lo cual influye en la tasa de desplazamiento competitivo y en los patrones de disponibilidad de recursos, y es reconocido como un mecanismo que promueve la diversidad (Chave *et al.*, 2002). De modo que algunos estudios han atribuido el grado de agregación de los individuos adultos, que es bastante significativo en la mayoría de especies de trópico (Condit *et al.*, 2000), a la limitación en dispersión (Bleher & Bohning-Gaese, 2001; Seidler & Plotkin, 2006).

El presente estudio tiene como objetivo aportar evidencia empírica acerca de la influencia de los diferentes mecanismos de dispersión —como rasgo funcional— en la distribución espacial de algunas especies de la Amazonia colombiana. Partiendo de la hipótesis de que las especies con limitación en dispersión tienden a distribuirse de manera más agregada, en comparación con aquellas que cuentan con un mecanismo de dispersión para distancias grandes, se comparará el grado de agregación de 125 especies clasificadas en cuatro mecanismos de dispersión primaria.

MÉTODOS

Área de Estudio

El presente estudio se realizó en un bosque de tierra firme, ubicado al sur del Parque Nacional Natural Amacayacu (PNNA) en la Amazonia colombiana, entre las coordenadas geográficas 03°02' y 03°47' Sur y 69°54' y 70°25'Oeste (Figura 1). La zona de vida, según la clasificación de Holdridge (1979), es bosque húmedo tropical: Bh-T. En el área se presentan elevaciones entre 80 y 200 msnm, una temperatura promedio de 26°C, una humedad relativa promedio anual de 86% y un régimen de lluvias unimodal-bies-

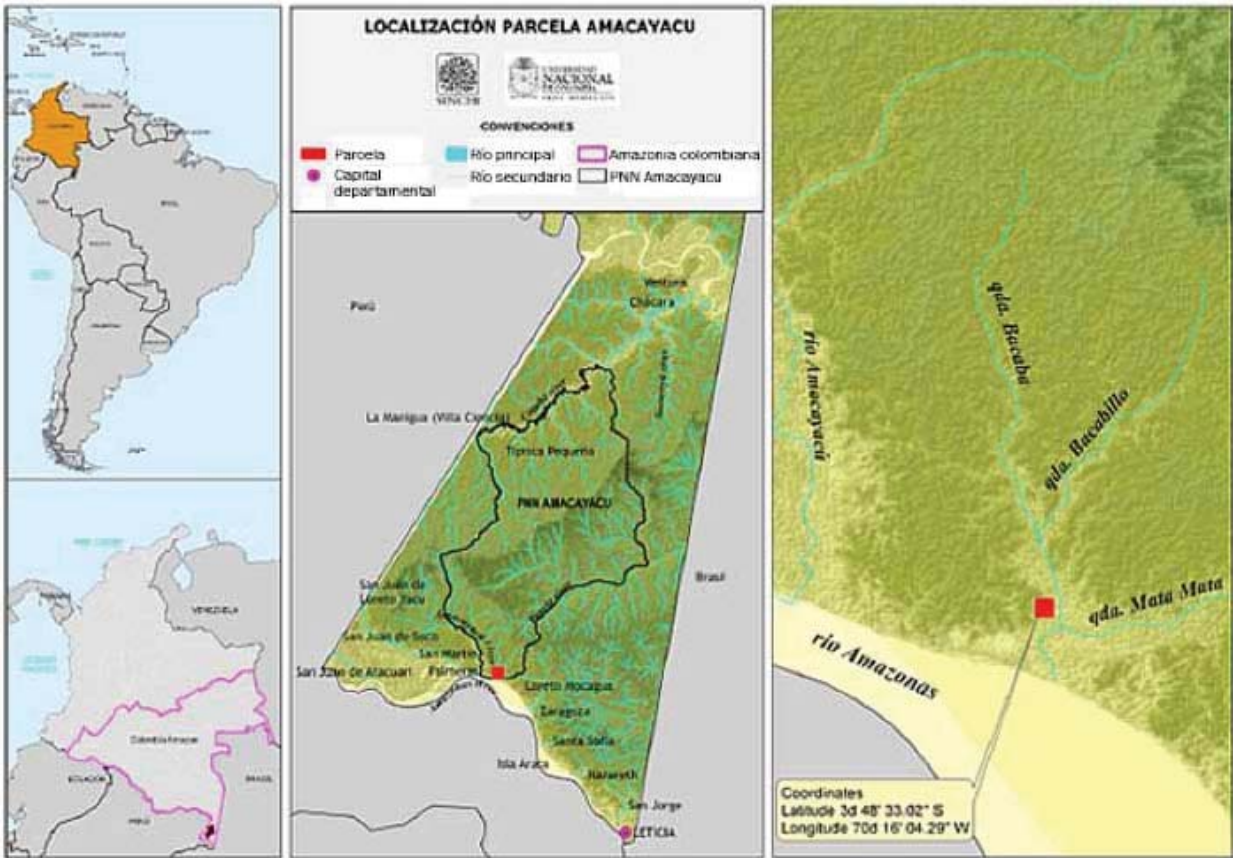


FIGURA 1. UBICACIÓN DE LA PARCELA PERMANENTE DE 10-HA EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL AMACAYACU.

tacional, con un período de concentración de lluvias entre octubre y mayo y un período de menor precipitación entre junio y septiembre, para una precipitación media multianual de 3.216 mm. El sitio de estudio se encuentra sobre planos sedimentarios del Terciario (Formación Pebas), caracterizados por una topografía colinada y moderadamente disectada. En los suelos del área predominan las texturas que van desde arcillosas, franco-arcillosas hasta franco-arcillo-limosas (Rudas y Prieto, 1998).

Datos

Las 10 hectáreas de bosque seleccionadas para el estudio se ubican dentro de la Parcela Permanente Amacayacu, establecida para el estudio y monitoreo de la vegetación de tierra firme y que hace parte de la red global de parcelas del CTFS (Center for Tropical Forest Science). Todos los árboles con DAP (diámetro a 1,30 m de altura) mayor o igual a 10 cm fueron marcados,

mapeados, medidos y colectados. Posteriormente, los ejemplares botánicos fueron llevados al Herbario Amazónico Colombiano (COAH) para su identificación. Se seleccionó un total de 125 especies, que corresponden a aquellas que fueron identificadas por lo menos a nivel de género y que cuentan con una abundancia mayor o igual a 10 individuos dentro de la parcela.

Asignación del mecanismo de dispersión

Se asignó a cada especie un mecanismo de dispersión primaria, con base en las características morfológicas de sus diásporas (frutos y semillas) y con el apoyo de información obtenida de los siguientes autores: Roosmalen (1985), Stevenson *et al* (2000) y Vásquez (1997). Se definieron cuatro mecanismos de dispersión así: mamalocoria, a los frutos con arilo comestible, aromático y pálido que estimula el transporte de

semillas durante o luego de su consumo por mamíferos; anemocoria, a aquellos frutos que presentaron semillas pequeñas, aladas o plumosas que reducen la velocidad de caída y se sirven del viento para moverse lateralmente; ornitocoria, a los frutos con aroma escaso, una o pocas semillas dentro de un arilo comestible y de colores brillantes, consumidos por aves; y autocoria, asignado a frutos sin ninguna adaptación evidente para la dispersión (Cornlissen *et al.*, 2003).

Estimación del grado de agregación

Se calculó para cada una de las 125 especies el índice estandarizado de agregación Omega (Ω_x), propuesto por Condit *et al.*, (2000) como una medida biológicamente significativa de gregarismo. Este índice evalúa la densidad de individuos de la misma especie alrededor de cada árbol para diferentes clases de distancia. Para cada árbol se contó el número de individuos de la misma especie entre x y $x + \Delta x$ metros para todos los $x + \Delta x$ dentro de la parcela de 10 ha. También se calculó el área entre cada par de círculos concéntricos con radio x y $x + \Delta x$ (anillos). Luego, el número de individuos de

la misma especie N_x y el área A_x de cada anillo a una distancia x , fueron sumados para todos los individuos de cada especie. Mediante la ecuación $D_x = \sum N_x / \sum A_x$ se calculó la densidad de vecinos de la misma especie como una función de la distancia desde el individuo promedio. Finalmente, para obtener el índice estandarizado Ω_x y poder comparar especies con densidad poblacional diferente, se estandarizó D_x dividiéndolo por la densidad media de cada especie dentro de toda la parcela de 10 ha. Se estimó el índice Ω_x usando valores de x es igual a 5, 10, 20, 30, 40 y 50 metros de distancia desde el árbol promedio. Este procedimiento se llevó a cabo mediante el uso del software libre R.

Con el propósito de demostrar de manera visual lo que representan diferentes valores de Ω_x , se graficó la distribución espacial de cuatro especies pertenecientes a cada una de las categorías de dispersión asignadas en el presente estudio. Valores altos de Ω_x indican mayor agregación de individuos de la misma especie y valores bajos de Ω_x indican una distribución más difusa de los árboles (Figura 2).



Entre la dispersión y el establecimiento

Análisis de los Datos

Se realizó un análisis de varianza general para comprobar la existencia de diferencias estadísticamente significativas en el grado de agregación promedio de las especies, para cada mecanismo de dispersión. La hipótesis nula fue que no existen diferencias significativas en el grado de agregación promedio entre los cuatro mecanismos de dispersión definidos.

Cuando se encontraron diferencias significativas se llevó a cabo el procedimiento de comparación múltiple conocido como *Método Tukey-Kramer*, para diferenciar cuáles mecanismos de dispersión poseen un grado de agregación medio, significativamente diferente de los demás.

Se realizaron análisis de varianza para evaluar también las diferencias entre los mecanismos de dispersión según su grado de agregación a diferentes distancias ($x=5$, $x=10$, $x=20$, $x=30$, $x=40$ y $x=50$). La hipótesis esta vez fue que no existen diferencias significativas en el grado de agregación a cada distancia, entre los cuatro mecanismos de dispersión considerados.

RESULTADOS

Las 125 especies seleccionadas para este estudio representan aproximadamente el 20% del total de especies de dosel ($DAP \geq 10\text{cm}$) presentes en la parcela de 10 ha en el Parque Amacayacu. Por otro lado, las especies estudiadas abarcan un amplio rango taxonómico de 58 familias distribuidas en 85 géneros, lo cual corresponde al 78 y 33% de las familias y géneros presentes en las 10 ha, respectivamente.

La mayoría de las diásporas cuenta con una adaptación evidente para la dispersión; solo el 17,6% no presentó

ningún rasgo relevante para su dispersión primaria, en cuyo caso se asignó al mecanismo denominado autocoria. El 72% de las diásporas estudiadas en la parcela Amacayacu son dispersadas por animales, 41% por mamíferos y 31% por aves. Aún así, el 10,4% de las especies posee estructuras que les permite ser dispersadas por el viento (Tabla 1).

Las especies mamalocoras presentaron el menor valor de Ω_x promedio, es decir, el menor grado de agregación espacial de individuos de la misma especie, seguidas por las especies ornitocoras y autocoras; finalmente, las especies anemocoras exhibieron el valor más alto de Ω_x promedio. Cabe anotar que el 80% de las especies analizadas, poseen un $\Omega_x > 1$, es decir, que se consideran agregadas en el espacio (Figura 3).

Mediante el análisis de varianza llevado a cabo se probó que existen diferencias estadísticamente significativas en el grado de agregación promedio de los cuatro mecanismos de dispersión considerados ($F=6,54$, $P=0,004$, Valor Crítico de $F= 2,68$); esto con un nivel de confianza de 95%. Luego, con el fin de detectar cuales mecanismos de dispersión son estadísticamente diferentes entre sí, se realizó la prueba de comparación múltiple de *Tukey-Kramer*. De esta manera, se encontró que los cuatro mecanismos de dispersión conforman dos grupos homogéneos, cuyas medias no difieren de manera significativa, con un nivel de confianza de 95%. Así pues, las especies mamalocoria y ornitocoria presentan un grado de agregación promedio significativamente igual entre sí y menor al de aquellas dispersadas por el viento y la gravedad (anemocoria y autocoria).

Los resultados obtenidos de la comparación entre el grado de agregación promedio de los cuatro mecanis-

TABLA I. COMPOSICIÓN TAXONÓMICA DE LOS CUATRO MECANISMOS DE DISPERSIÓN SELECCIONADOS.

Mecanismo de Dispersión	Número de Especies	Número de Géneros	Número de Familias	Número de Individuos
Anemocoria	13	11	7	319
Autocoria	22	13	12	1026
Mamalocoria	51	32	19	1857
Ornitocoria	39	29	20	1386
TOTAL	125	85	58	4588

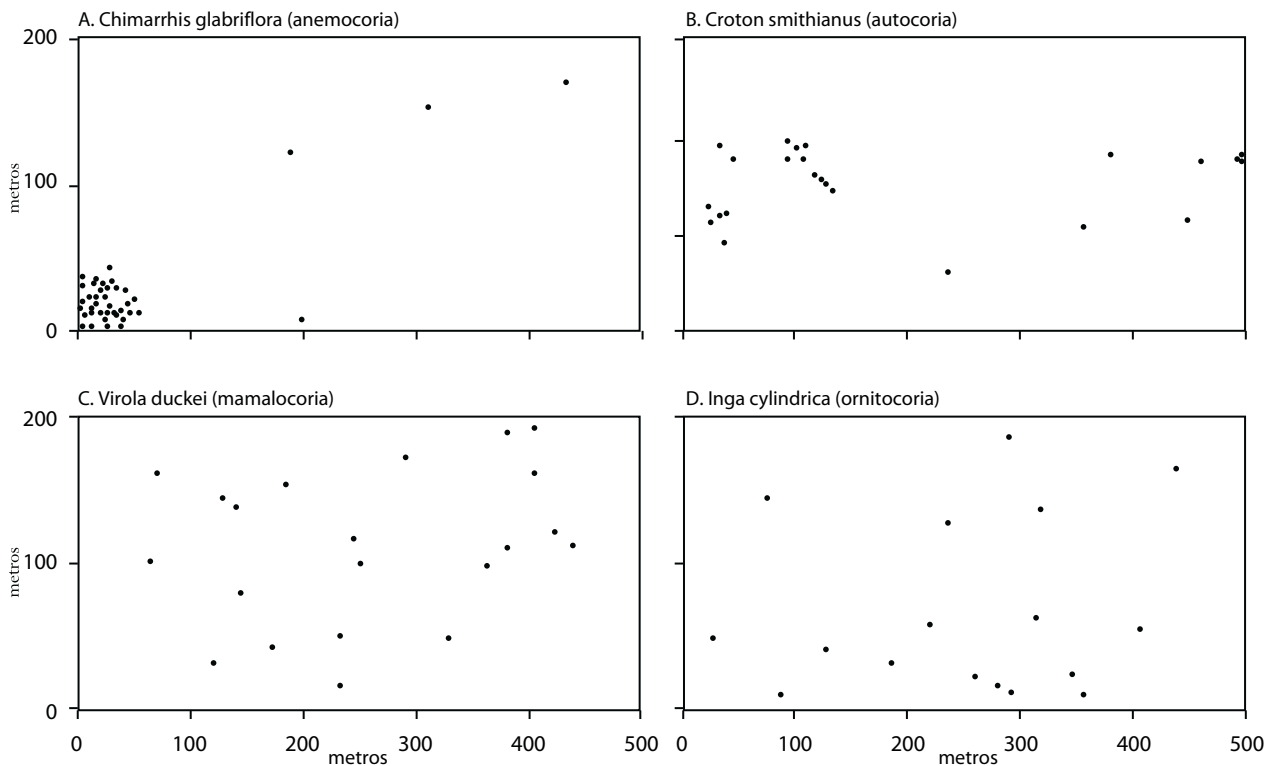


FIGURA 2. EJEMPLOS DE LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE CUATRO ESPECIES ARBÓREAS EN UNA PARCELA DE 10 HA EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL AMACAYACU. A. CHIMARRHIS GLABRIFLORA (ANEMOCORIA, $\Omega X=24,7$, $N=56$); B. CROTON SMITHIANUS (AUTOCORIA, $\Omega X=9,4$, $N=28$); C. VIROLA DUCKEI (MAMALOCORIA, $\Omega X=0,64$, $N=21$) Y D. INGA CYLINDRICA (ORNITOCORIA, $\Omega X=0,42$, $N=18$)

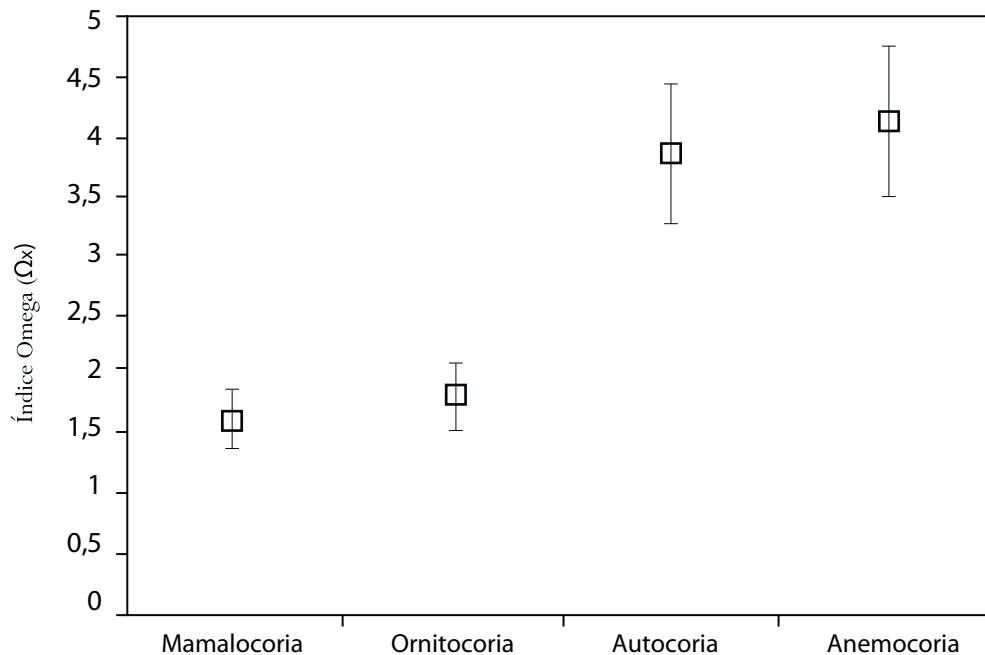


FIGURA 3. RELACIÓN ENTRE EL ÍNDICE DE AGREGACIÓN ΩX Y EL MODO DE DISPERSIÓN DE 125 ESPECIES ARBÓREAS EN UNA PARCELA DE 10-HA EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL AMACAYACU. LA FIGURA MUESTRA EL GRADO DE AGREGACIÓN (ΩX) PROMEDIO (± 1 ERROR ESTÁNDAR) POR CADA UNO DE LOS CUATRO MODOS DE DISPERSIÓN.

mos de dispersión (Figura 3), son consistentes aún al comparar los valores de Ω_x a diferentes distancias (Figura 4). Sin embargo, la Figura 4 muestra, también, que las diferencias en el grado de agregación son mayores a distancias cortas. Esta observación se probó luego de realizar un análisis de varianza para los valores de Ω_x en cada distancia x . Las diferencias estadísticamente significativas entre las especies dispersadas por animales y las que no lo son, se mantuvieron solo hasta la escala de $x=30$.

DISCUSIÓN

En la Parcela Amacayacu la gran mayoría de las especies han desarrollado estructuras que promueven la dispersión, ya sea por el viento o por animales. Estos resultados son similares a los obtenidos por Janson (1983), quien caracterizó las adaptaciones morfológicas relevantes para la dispersión de 258 especies vegetales en un bosque húmedo tropical del Perú. Es por eso, que en el presente estudio se analizó la variación en los mecanismos de dispersión sobre un amplio rango taxonómico, con el fin de buscar diferencias en su grado de agrupamiento.

Se encontró, además, que 100 de las 125 especies con más de 10 individuos dentro de la parcela presentan un patrón de distribución agregado, lo cual concuerda con el estudio realizado por Condit *et al.* (2000), en el que se analizaron los patrones de distribución espacial de 1768 especies de árboles en seis parcelas en bosque tropical, donde la gran mayoría son agregadas. Según los modelos teóricos desarrollados por Chave *et al.* (2002), la agregación de individuos de la misma especie, constituye un mecanismo que reduce significativamente la exclusión competitiva y promueve la coexistencia de un gran número de especies.

Cabe señalar que la ubicación de los mecanismos de dispersión sobre el eje del grado de agregación promedio ilustra algunos puntos importantes acerca su historia de vida (Figura 3). Las especies mamalocoras; por ejemplo, poseen semillas grandes, que son dispersadas por animales de gran tamaño que, a su vez, poseen rangos de distribución amplios y pueden transportar las semillas más lejos (Janson, 1983); lo que resulta en una distribución espacial dispersa. Por su parte, las especies anemocoras presentan el mayor grado de agregación, debido, tal vez, a la influencia del

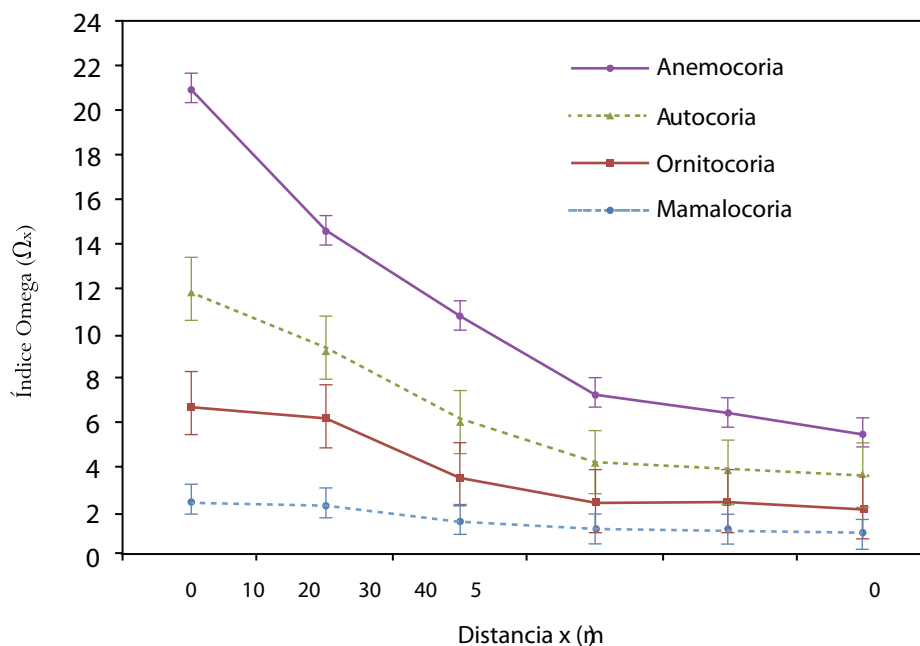


FIGURA 4. ÍNDICE DE AGREGACIÓN Ω_x EVALUADO EN UN RANGO DE DISTANCIAS (x) PARA 125 ESPECIES ARBÓREAS PERTENECIENTES A CUATRO MECANISMOS DE DISPERSIÓN. DENTRO DE CADA MECANISMO DE DISPERSIÓN LA FIGURA MUESTRA EL VALOR PROMEDIO DE Ω_x (\pm 1 ERROR ESTÁNDAR).

dosel cerrado, que reduce la velocidad del viento y la distancia a la que se desplazan sus pequeñas semillas. Mediciones directas en campo sobre la dispersión por viento, muestran que la mayoría de las especies con esta adaptación se dispersan a una distancia no mayor de 10 m (Ferner & Thompson, 2005). Por otro lado, varios estudios han sugerido que las semillas de especies anemocoras llegan en mayor proporción a los claros que al bosque adyacente, debido a turbulencias de pequeña escala (Dalling *et al.*, 2002), lo que podría causar agregación dentro de estos sitios.

Los resultados de este estudio difieren de los obtenidos por Hubbell (1979), quien al comparar 30 especies de árboles en la providencia de Guanacaste en Costa Rica encontró que las especies mamalocoras se distribuían de manera más agregada que las anemocoras. Sin embargo, esta discrepancia podría explicarse por las diferencias metodológicas; en primer lugar, Hubbell utilizó una medida de agregación diferente que describe el gregarismo a escala local, en contraste con el índice Ω_x que es una medida general de agrupamiento independiente de la escala; y, en segundo lugar, el estudio realizado por Hubbell se llevó a cabo en un bosque seco tropical, en el cual las características del dosel y la influencia del viento son diferentes a las del Parque Amacayacu.

Las comparaciones realizadas entre los cuatro mecanismos de dispersión considerados muestran que las especies que cuentan con mayor potencial para ser transportadas a largas distancias (mamalocoria y ornitocoria) se distribuyen de manera menos agregada que aquellas dispersadas por el viento y la gravedad (anemocoria y autocoria). Estos resultados apoyan la hipótesis planteada para este trabajo, que, como se mencionó anteriormente, establece que las especies con limitación en dispersión se distribuyen de manera más agregada, en comparación con aquellas que cuentan con un mecanismo de dispersión para largas distancias. Así pues, estos resultados coinciden con los obtenidos por Seidler & Plotkin (2006) en dos bosques tropicales, uno en Malasia y el otro en la isla de Barro Colorado en Panamá. Ellos encontraron que las especies que cuentan con vectores de dispersión animal se distribuyen de manera más difusa que aquellas transportadas por el viento, la gravedad o por explosión.

De acuerdo con los resultados del grado de agregación a diferentes distancias (Figura 4), es evidente que en todos los casos el grado de agregación y las diferencias entre mecanismos de dispersión disminuyen con la distancia, lo cual coincide con las observaciones hechas por otros autores que afirman que a escalas grandes (distancia > 200 m) la agregación es causada principalmente por factores como hábitats fragmentados y no por la dispersión de semillas (Condit *et al.*, 2000; Seidler & Plotkin, 2006).

A pesar de sus limitaciones, los resultados de este estudio proveen una base empírica para ampliar las discusiones sobre patrones espaciales de comunidades vegetales tropicales y el sostenimiento de la diversidad por variaciones en el mecanismo de dispersión. Es necesario, sin embargo, llevar a cabo estudios como éste sobre un número mayor de especies y en varios sitios de la Amazonia, con el objetivo de hacer generalizaciones acerca de la influencia del proceso de dispersión en la estructura y dinámica de estos bosques.

AGRADECIMIENTOS

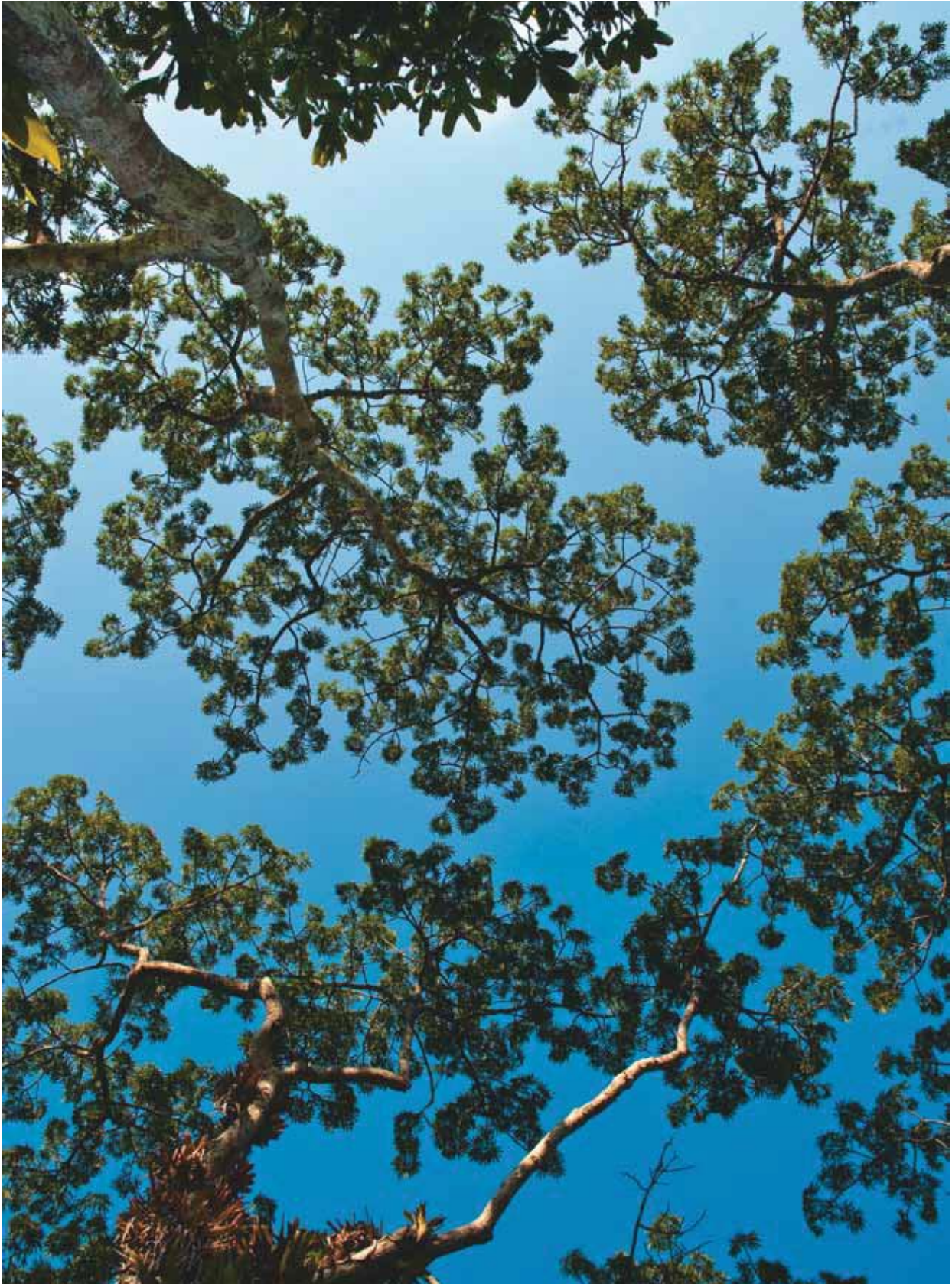
Los autores del presente trabajo expresan su sincero agradecimiento a los funcionarios en el parque Amacayacu, quienes hicieron aún más edificante la experiencia del trabajo en campo. A la gente de la comunidad de Palmeras, por su dedicación al trabajo y su infinita generosidad. Al Center for Tropical Forest Science (CTFS) por su valiosa asesoría y colaboración, agradecemos a nuestras familias por el apoyo incondicional.



Lo importante de caer en un buen sitio

BIBLIOGRAFÍA

- Bleher, B. & Böhning-Gaese, K. 2001. Consequences of Frugivore Diversity for Seed Dispersal, Seedling Establishment and the Spatial Pattern of Seedlings and Trees. *Oecologia* 129: 385-394.
- Chase, J. & Leibold, M. 2003. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago.
- Chave, J., Muller-Landau, H. & Levin, S. 2002. Comparing Classical Community Models: Theoretical Consequences for Patterns of Diversity. *The American Naturalist* 159 (1): 1-23.
- Condit, R., Ashton, P., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubell, S., Foster, Robin., Itoh, A., Lafrankie, J., Seng Lee, H., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R., Yamakura, T. 2000. Spatial Patterns in the Distribution of Tropical Tree Species. *Science* 288: 1414-1418.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchman, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D., Van Der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. 2003. A Handbook of Protocols for Standardised and Easy Measurement of Plant Functional Traits Worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.
- Dalling, J.W., Muller-Landau, H., Wright, S.J. & Hubbell, S. P. 2002. Role of Dispersal in the Recruitment Limitation of Neotropical Pioneer Species. *Journal of Ecology* 90:714-727.
- Díaz, S & Cabido, M. 2001. Vive la Différence: Plant Functional Diversity Matters to Ecosystem Processes. *Trends in ecology & evolution* 16 (11): 646-655.
- Ferner, M. & Thompson, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, New York.
- Holdridge, L.R. 1979. *Ecología basada en zonas de vida*. Editorial IICA-San José. Costa Rica.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree Dispersion, Abundance and the Diversity in a Tropical Dry Forest. *Science* 203 (4387): 1299-1309.
- Hubell, S. 2000. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 448 pp.
- Janson, C.H. 1983. Adaptation of Fruit Morphology to Dispersal Agents in a Neotropical Forest. *Science* 219 (4581): 187-189.
- Kraft, J., Valencia, R. & Ackerly, D. 2008. Functional Traits and Niche-Based Tree Community Assembly in an Amazonian Forest. *Science* 322: 580-582.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting Changes in Community Composition and Ecosystem Functioning from Plant Traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16 (5): 545-556.
- Levine, J. & Murrell, D. 2003. The Community-Level Consequences of Seed Dispersal Patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 549-574.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H. 2000. Spatial Patterns of Seed Dispersal, their Determinants and Consequences for Recruitment. *TREE* 15 (7): 278- 285.
- Plotkin, J., Chave, J. & Ashton, P. 2002. Cluster Analysis of Spatial Patterns in Malaysian Tree Species. *The American Naturalist* 160 (5): 629-644.
- Reich, P., Wright, J., Cavender-Bares, J., Craine, J., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M. 2003. The Evolution of Plant Functional Variation: Traits, Spectra, and Strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164 (3): 143-164.
- Roosmalen, M.G.M. Van. 1985. *A Guide to the Fruits of the Guianan Flora*. University of Utrecht Press/Veenman, Wageningen, Holland. 517 p.
- Rudas, A., & Prieto, A. 1998. Análisis florístico del parque nacional natural Amacayacu e isla de Mocagua, Amazonas (Colombia). *Caldasia* 2 (20): 142-172.
- Seidler, T. & Plotkin, J. 2006. Seed Dispersal and Spatial Pattern in Tropical Trees. *PLoS Biol* 4 (11): 2132-2137.
- Silvertown, J. 2004. Plant Coexistence and the Niche. *Trends in ecology & evolution* 19 (11): 605-611.
- Stevenson, P. R., Quiñones, M. J. & Castellanos, M. C. 2000. *Guía de Frutos de los Bosques del Río Duda La Macarena, Colombia*. Netherlands Committee for IUCN, Tropical Rainforest Programme. Asociación para la defensa de la Macarena, Bogotá, Colombia. 467 p.
- Ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos H., Van Andel, T., Joost Uivenvoorden, J., Adalardo A., Ek, R., Lilwah, R., Maas, P. & Mori, S. 2000. An Analysis of the Floristic Composition and Diversity of Amazonian Forests Including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 16: 801-828.
- Vásquez, R. 1997. *Flórula de las Reservas Biológicas de Iquitos, Perú, allpahuayo-mishana, extlornapo, campk, explorama, Lodge*. Monographs in Systematics and Botany. Missouri Botanical Garden Vol. 63. Saint Louis, Missouri Botanical Garden, USA.
- Westoby, M. & Wright, J. 2006. Land-Plant Ecology on the Basis of Functional Traits. *Trends in ecology & evolution* 21 (5): 261-268.
- Wright, J. 2002. Plant Diversity in Tropical Forests: A Review of Mechanisms of Species Coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.



Árboles PNN. Amacayacu