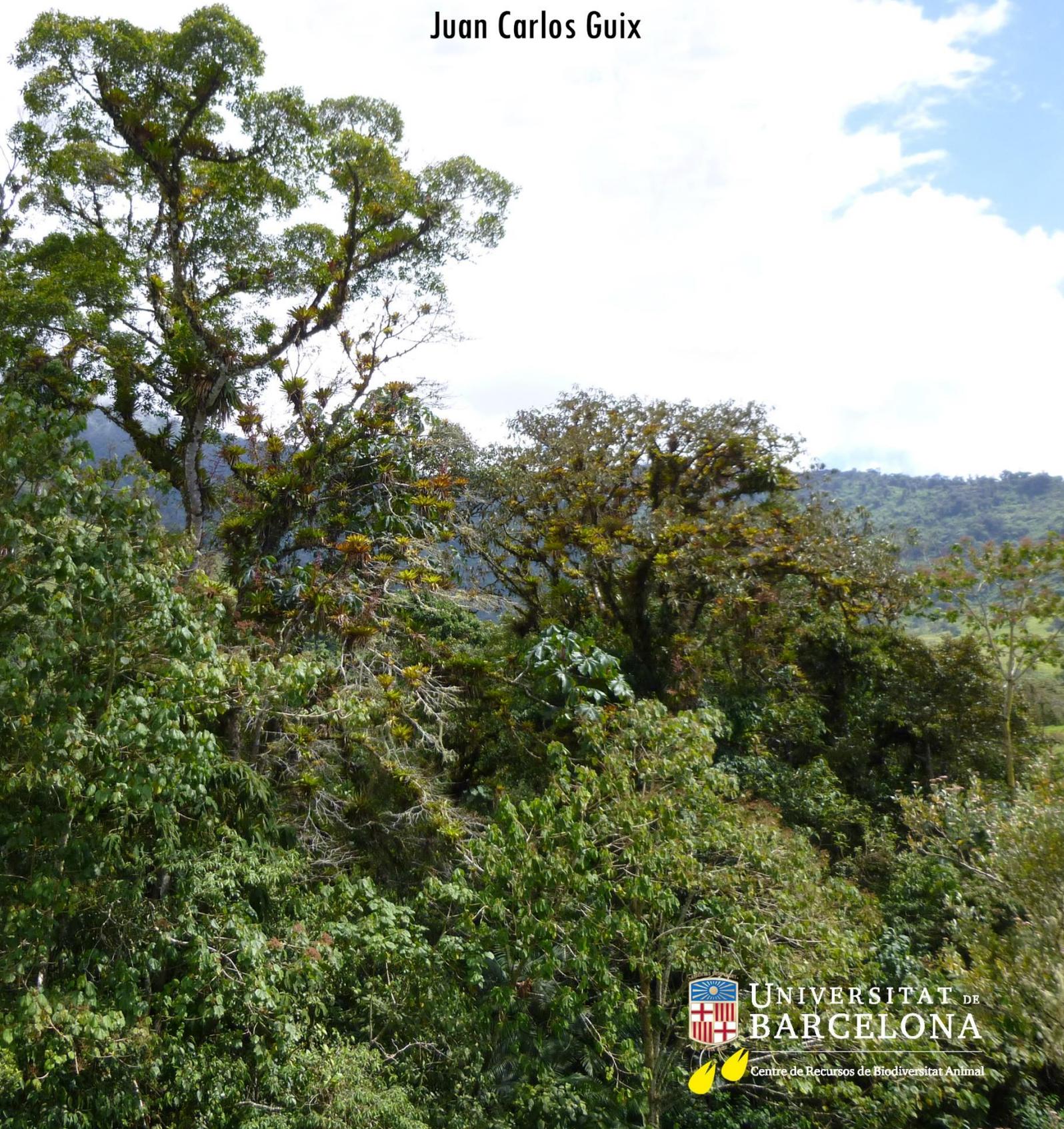


Interacciones mutualistas entre animales y plantas

X. Antropocoria: florestas neotropicales

Juan Carlos Guix



UNIVERSITAT DE
BARCELONA

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

X. Antropocoria: florestas neotropicales

Juan Carlos Guix

Coordinador del Proyecto Neopangea

e-mail: jcguix@pangea.org

© Centre de Recursos de Biodiversitat Animal, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. 2021.

Maig, 2021

Publicat per:

Centre de Recursos de Biodiversitat Animal

Facultat de Biologia

Universitat de Barcelona

Avinguda Diagonal 643

08028 Barcelona

Spain

crba@ub.edu

www.ub.edu/crba

Guix, J.C. 2021. Interacciones mutualistas entre animales y plantas. X. Antropocoria: florestas neotropicales. *Publicacions del Centre de Recursos de Biodiversitat Animal*. Universitat de Barcelona, Volum 16, 107 pp.

Portada: Las pluvisilvas situadas en las laderas orientales de los Andes se encuentran entre los bosques tropicales más diversos del mundo. Provincia de Napo, Ecuador. Foto: Juan Carlos Guix.

Interacciones mutualistas entre animales y plantas

X. Antropocoria: florestas neotropicales

Juan Carlos Guix

Con frecuencia se asocia la floresta amazónica u otros tipos de selvas tropicales con la noción de una “naturaleza virgen”. Sin embargo, las florestas tropicales y subtropicales del Neotrópico están habitadas desde hace más de 14.000 años por pueblos indígenas, y estos a su vez han producido cambios apreciables en las comunidades de plantas de estos ecosistemas.

La diseminación de semillas grandes en florestas neotropicales

Los humanos y las redes de interacciones animal-planta

De un modo general, las interacciones entre los humanos modernos (*Homo sapiens*) y los sistemas de diseminación de semillas han sido expresadas en forma de impactos antropogénicos relacionados con la fragmentación de hábitats, la sobrecaza y la extinción, a escala local o regional, de frugívoros de medio y gran porte (cf. Galetti et al., 2006). Así pues, en los últimos años se han descrito diversos casos en que estos impactos pueden afectar los patrones de diseminación de diásporas vegetales hasta el punto de comprometer la diseminación de determinadas especies de plantas (Tabarelli et al., 1999; Cullen et al., 2000; Guix et al., 2005; Galetti et al., 2006; Vargas, 2008; Donatti et al., 2009; Caughlin et al., 2015).

Los frutos y las semillas constituyen una parte significativa de la dieta de los humanos en distintos tipos de ambientes repartidos por diferentes continentes. La variedad de plantas consumidas por *H. sapiens* es abrumadora. A pesar que el ser humano tiene una gran habilidad para buscar, escoger, recolectar, transportar y procesar frutos y semillas, con frecuencia su importancia como diseminador activo de semillas de grandes dimensiones en los ambientes naturales es pasada por alto.

Los humanos no solo tienen la capacidad de transportar plantas, hongos y animales, sino también de alterar hábitats y transformar la estructura de los ecosistemas a una escala continental. En este contexto se pueden producir cambios antrópicos profundos en las redes de interacciones animales-plantas (Bullock et al., 2018). De este modo, numerosas especies de plantas se pueden ver perjudicadas o beneficiadas por los efectos transformadores de los humanos en los ecosistemas y los paisajes.

Por razones diversas, durante muchos años, el efecto transformador de los humanos en los ecosistemas de las florestas tropicales y subtropicales ha quedado encriptado a los ojos del investigador. La exuberancia de la vegetación y, muy especialmente, la idea de “virginidad” de las selvas a los ojos de los primeros naturalistas que se adentraron en los trópicos húmedos impregnaron el abordaje científico de falsas premisas acerca de estos ecosistemas. En este capítulo se describen diversos ejemplos de antropocoria en las florestas neotropicales densas y se discute algunas de sus consecuencias para la supervivencia de las especies de plantas que producen frutos y semillas grandes.

Humanos, homínidos y antropocoria

El término *homínidos* alude a la familia Hominidae, que incluye a los humanos modernos (*Homo sapiens*), los orangutanes (*Pongo pygmaeus*, *P. abelii*), los gorilas (*Gorilla gorilla*, *G. beringei*), los chimpancés (*Pan troglodytes*), los bonobos (*Pan paniscus*) y diversas especies extintas. Por otra parte, el término *humanos* suele asociarse a todas las especies del género *Homo*.

Aunque los homínidos han jugado un importante papel en la dispersión de diásporas vegetales en diferentes continentes, en el ámbito de esta serie, frecuentemente se han asociado los términos *humanos* y *antropocoria* con la especie *Homo sapiens*.

El papel de la megafauna del Pleistoceno

Durante el Pleistoceno (período Cuaternario), una gran variedad de mamíferos herbívoros y omnívoros habitaron la región neotropical (cf. Hubbe et al., 2007; Prado et al., 2015; Svenning & Faurby, 2017). Estos mamíferos (que frecuentemente son considerados como parte de la “megafauna pleistocénica”) probablemente incluyeron frutos de grandes dimensiones en sus dietas, desempeñando así el papel de potenciales diseminadores de semillas grandes (Janzen & Martin, 1982; Hallwachs, 1986; Guimarães et al., 2008; Pires et al., 2018; Agnolin et al., 2021). Diversas evidencias paleontológicas apuntan a que la megafauna herbívora habitó en la Amazonía Central hasta, como mínimo, el final de la última glaciación del Pleistoceno (entre 11.000 y 10.000 años atrás), cuando el clima era más seco y frío que el clima actual (Rossetti et al., 2004, 2005; Vivo & Carmignotto, 2004; véanse también Hubbe et al., 2007 y Neves et al., 2007, para diversas localidades extraamazónicas de la megafauna del final del Pleistoceno y principios del Holoceno).

Una de las características de diversas especies de plantas leñosas (incluyendo muchas de las que producen frutos carnosos) es el tronco recubierto de grandes espinas. Estas espinas no suele ser ningún impedimento para que la mayoría de los psitácidos (incluso también diversos roedores) depredadores de semillas alcancen los frutos. Así pues, es lícito pensar que esta característica pudiera ser una adaptación a los grandes herbívoros ya extintos (como, por ejemplo, mastodontes y perezosos gigantes) para disuadir a estos animales de tumbar árboles y palmeras con el fin de acceder más fácilmente a una gran cantidad de frutos, tal y como hacen hoy día los elefantes africanos con diversas especies de acacias en épocas de sequía.

Otra característica de adaptación de las plantas a la megafauna herbívora/frugívora sería la producción de semillas grandes (por ejemplo, gran parte de las que poseen diámetro superior a 19 mm), preferentemente recubiertas por abundante tejido carnoso nutritivo. Este tipo de frutos se suelen llamar “megafrutos”. Incluso muchos de los frutos grandes con abundante pulpa carnosa y semillas medianas o pequeñas, dependiendo de sus características, probablemente eran también consumidos por esta megafauna y, portanto, pueden ser incluidos genéricamente en la categoría de “megafrutos”.

Gran parte de la megafauna que probablemente diseminaba semillas de grandes dimensiones estaba formada por mamíferos terrestres para los cuales los ríos más amplios podían constituir barreras geográficas eficientes. Así pues, es posible que pocas especies pudieran cruzar los grandes ríos de centenares o miles de metros de ancho y, los que eran capaces de atravesarlos lo harían ocasionalmente por una simple cuestión de ahorro de energía. En estos casos, la megafauna terrestre no sería efectiva para diseminar muchas de las semillas de gran tamaño entre diferentes sistemas hidrográficos.

¿Cómo sobrevivieron las especies actuales que producen frutos y semillas de grandes dimensiones hasta nuestros días tras la extinción de la megafauna?

A medida que la megafauna diseminadora de semillas grandes desaparecía de los paisajes de sabanas y florestas de Sudamérica, probablemente se dieran también extinciones regionales de plantas productoras de semillas grandes. Sin embargo, el número de especies de plantas de este tipo que ha perdurado hasta la época contemporánea no es pequeño (véase una muestra en el anexo I). Así pues, cabe aquí otra cuestión: ¿por qué las plantas que producían megaf frutos no fueron reduciendo las dimensiones de sus diásporas? O, dicho de otra manera, ¿por qué no se seleccionaron aquellas poblaciones y variedades de estos grupos de plantas cuyas semillas eran menores y podían ser transportadas por los frugívoros de medianas dimensiones que sobrevivieron y, de este modo, ser diseminadas a distancias mayores?

Una explicación podría ser que no hubiera habido suficiente tiempo para que estos cambios tuvieran lugar. Otra explicación plausible sería que gran parte de los megaf frutos no desaparecieron debido a la intervención humana y a los pequeños y medianos roedores. Es decir, con la extinción de la megafauna herbívora, los patrones de dispersión de megasemillas cambiaron significativamente pero la zoocoria no desapareció.

En la época en la que los últimos representantes de la megafauna del Pleistoceno se extinguieron, los paleoindios ya habían ocupado gran parte del continente sudamericano (Bueno et al., 2013; Marcote-Ríos et al., 2021). De hecho, existen evidencias de que *Homo sapiens* y varias especies de mamíferos de gran porte habrían coexistido entre 12.000 y

10.000 años atrás en la Amazonía e incluso hasta más tarde (cf., Salazar, 1993; Barry, 1994; Corrêa, 1994; Zucchi, 2002; Rossetti et al., 2004; véase también Hubbe et al., 2007 para otras regiones de América del Sur).

Evidencias arqueológicas señalan que los frutos constituyeron una parte significativa de la dieta alimentaria de los paleoindios (Roosevelt et al., 1996). Ya bien entrado el Holoceno, este recurso continuó siendo ampliamente utilizado en la región neotropical por diversos grupos humanos, como sugieren los restos de semillas y frutos oleaginosos y ricos en carbohidratos encontrados en concheros (*sambaquis*) de la costa este de Brasil (Figuti, 1993; Figuti & Klökler, 1996; Roksandic et al., 2014; Scheel-Ybert & Boyadjian, 2020).

Actualmente, los frutos y las semillas grandes siguen siendo una fuente importante de recursos alimentarios para las poblaciones indígenas y rurales de Sudamérica. Estos frutos suelen ser recolectados en árboles, palmeras y arbustos dispersos en los bosques y sabanas para ser transportados hasta los asentamientos humanos, donde son procesados. Así pues, la forma más común de diseminación de semillas por humanos en los bosques neotropicales se produce cuando los frutos y/o las semillas grandes (que suelen contener grandes volúmenes de biomasa en la pulpa y/o en sus semillas) son transportados por vía exozoócora.

En las poblaciones indígenas que practican habitualmente la recolección se ha observado que el transporte de frutos de este tipo hasta las aldeas o los campamentos temporales de caza para luego ser compartidos con otros integrantes del grupo es aún bastante frecuente. Las semillas que no se consumen suelen ser descartadas en los alrededores de estos asentamientos y una parte significativa (en este caso, las que no son sometidas a procesos de cocción que maten al embrión) germina al cabo de un tiempo, y de este modo forman concentraciones de plántulas, plantas jóvenes y adultas en estos entornos (por ejemplo, de especies de palmeras, mirtáceas, sapotáceas, etc.). Las formaciones vegetales resultantes de estos procesos (cf. Scheel-Ybert et al., 2016) son conocidas como “florestas oligárquicas” (Peters et al., 1989; Giroldo et al., 2012) o “florestas antropogénicas o antrópicas” (Balée, 1989; Balée et al. 2014). Igualmente, diversas comunidades indígenas sudamericanas también diseminan intencionalmente semillas y propágulos vegetativos de especies y variedades domesticadas, o incipientemente

domesticadas (difusión cultural), que son cultivadas en huertos junto a sus asentamientos (véase, por ejemplo, Chagnon, 2006, para las comunidades yanomamö de Venezuela y Brasil).

Considerando que los humanos y la megafauna compartieron parte de los recursos alimentarios (en este caso, frutos con grandes volúmenes de pulpa carnosa) a finales del Pleistoceno, es probable, pues, que los paleoindios hubieran desempeñado un papel importante en la dispersión de especies de plantas que producen semillas grandes en las florestas neotropicales (Guix, 1995, 1996; 2006a).

Después de la extinción de gran parte de la megafauna pleistocénica pocas especies de vertebrados han sido capaces de diseminar semillas grandes o semillas de medianas dimensiones dotadas con recubrimientos duros en las florestas neotropicales. Actualmente la mayoría de los diseminadores no humanos de semillas de este tipo son los tapires, los agutíes, algunos murciélagos frugívoros y los grandes primates arborícolas (véase adelante).

Los humanos también realizan interacciones mutualistas con especies de plantas forestales que producen semillas pequeñas. En estos casos, las personas habitualmente ingieren (inadvertidamente) semillas de pequeñas dimensiones que pasan a través del tracto digestivo completo y son expulsadas junto con las heces. Por otra parte, los humanos también participan en la diseminación pasiva de semillas por adherencia en la ropa y determinado tipo de calzados (epizoocoria) (véase el capítulo VIII).

De este modo, en las florestas tropicales y subtropicales, nuestra especie participa en dos de los principales sistemas de diseminación de semillas (endozoocoria y exozoocoria) (Guix, 2005, 2006a, 2009, 2015), aparte de la difusión cultural de especies y variedades de plantas domesticadas (agricultura) o incipientemente domesticadas (Clement, 1999a, 1999b; 2006, Clement et al., 2005; Guix, 2007; Shepard et al., 2020).

Redes de intercambio

Las poblaciones humanas tradicionales que aún practican la recolección de frutos y semillas en zonas de bosques nativos son capaces de transportarlos a grandes distancias, puesto que atraviesan barreras naturales que para la mayor parte de los animales terrestres dispersores de semillas grandes son difíciles de cruzar, como ríos amplios, montañas elevadas y canales de mar que separan islas cubiertas de florestas tropicales y subtropicales.

Mucho antes de la colonización europea del Nuevo Mundo existían ya extensas y complejas redes de intercambio indígenas en esta gran región (Clement et al., 2010; Eriksen, 2011; Capriles et al., 2021) que probablemente sirvieron de vías de difusión para diversas especies de plantas arqueófitas (Guix, 2006a). Esto explicaría por qué, por ejemplo, el cacao amazónico estaba ya tan extendido en Centroamérica y el sur de Norteamérica y, en sentido contrario, por qué el maíz ya era ampliamente cultivado en los Llanos de Mojos, Bolivia (Dickau et al., 2012), en el noreste de Argentina (Gessert et al., 2011) y en el este de Brasil (Guix, 2007) cuando los europeos arribaron a estas regiones en el siglo XVI.

Incluso durante los desplazamientos migratorios es probable que diversas comunidades indígenas transportasen animales de compañía, semillas y partes de plantas hacia sus nuevos destinos.

Por razones obvias, las redes de intercambio eran esencialmente fluviales en la Amazonía y terrestres en los Andes y otras regiones montañosas. Sin embargo, incluso en la Amazonía convivían, a diferentes escalas, los dos tipos de rutas: fluviales, en el caso de las comunidades indígenas que se desplazaban mayormente por medio de embarcaciones, y terrestres, en el caso de las comunidades no fluviales que se desplazaban a pie. En algunos casos, las redes fluviales difundieron rápidamente diversas plantas a regiones donde antes no existían y, en otros, aumentaron los flujos genéticos entre poblaciones de plantas de una misma especie (figura 1). Aunque menos numerosas, las rutas terrestres habrían tenido también una gran importancia ecológica en la región amazónica, ya que incrementaron notablemente la diseminación de semillas (así como también la difusión

cultural de plantas domesticadas) a través de los interfluvios, especialmente entre las cuencas fluviales más aisladas (véase, por ejemplo, Souza et al., 2018, en relación con los asentamientos precolombinos situados en zonas de interfluvios del sur de la Amazonía).



Figura 1. Floresta inundable en el archipiélago fluvial de Anavilhanas, cuenca del río Negro, estado de Amazonas, Brasil (foto: Isabel Alves).

De este modo, las redes de intercambio/comercio indígenas precolombinas (véase Eriksen, 2011), así como las modernas y las contemporáneas han propiciado la diseminación de semillas y el flujo de genes a largas distancias desde hace varios siglos e incluso milenios (cf. Moreira et al., 2017).

Prospecciones botánicas preliminares realizadas en los bosques riparios inundables de la Amazonía y del Orinoco identificaron más de 200 especies de árboles comunes a ambas cuencas, de las cuales una gran parte suelen ser diseminadas por humanos (véase Godoy et al., 1999). Por otro lado, hay evidencias consistentes (apoyadas en el descubrimiento de diferentes tipos de cerámica “importada”) acerca de la existencia de redes de intercambio entre sociedades indígenas de estas dos cuencas en épocas precolombinas que perduraron hasta, como mínimo, el final del siglo XVI (cf. Heckenberger, 2002; Heckenberger et al., 2003; 2008; Hornborg, 2005; Rostain, 2012). Numerosas evidencias apuntan también a la existencia de rutas de intercambio entre la cuenca del Orinoco y diversas islas del Caribe en épocas precolombinas (Antczak et al., 2017).

En el caso de algunas especies de palmeras domesticadas o incipientemente domesticadas desde tiempos precolombinos (ej.: *Bactris gasipaes*) se ha producido un largo proceso de selección artificial de frutos más grandes (con más pulpa y más endosperma nutritivos) (Clement, 1988; 1999a; Clement et al., 2010; 2017).

Cabe decir que muchas de las rutas de intercambio indígenas en la Amazonía persistieron hasta bien entrado el siglo XX (véase, por ejemplo, Rice, 1978) y permitieron también la difusión de diversas especies de plantas neófitas (introducidas por europeos después del año 1500). Actualmente, el intercambio de productos sigue siendo una práctica común en la Amazonía, especialmente entre comunidades ribereñas de caboclos. Normalmente el producto más intercambiado es la harina de yuca (*mandioca* o *cassava*), que es utilizada en ocasiones incluso como un tipo de pago en especie.

De la misma manera, el comercio (en un sentido más estricto de la palabra) de productos amazónicos tiene también una gran incidencia en la dispersión de frutos y semillas. En los pequeños poblados de la Amazonía, e incluso en ciudades grandes como Tena (Ecuador) o Manaus (Brasil), es frecuente encontrar descartes o pérdidas de material (ej.: frutos y semillas de diversas especies de palmeras) abandonados en los márgenes de carreteras y ríos o en terrenos yermos situados a las afueras de los núcleos habitados (figura 2).



Figura 2. Las redes de caminos andinos creadas por diversos pueblos indígenas habrían facilitado la dispersión de numerosas especies de plantas, como el tocte (*Juglans neotropica*, Juglandaceae) y el porotón (*Erythrina edulis*, Fabaceae). Provincia de Napo, Ecuador (Foto: Proyecto Neopangea).

Agutíes y cutiaras (familia Dasyproctidae)

Tradicionalmente, los agutíes (*Dasyprocta* spp.) y las cutiaras (*Myoprocta* spp.) han sido considerados como los principales diseminadores de semillas de grandes dimensiones en la región neotropical (Hallwachs, 1986; Peres & Baider, 1997; Jansen et al., 2004; Jorge & Peres, 2005; Silvius & Fragoso, 2003; Galetti et al., 2006; Vargas, 2008; Aliaga-Rossel et al., 2008; Jorge, 2008; Donatti et al., 2009; Jorge & Howe, 2009; Mittelman et al., 2020). Estos roedores, depredadores de semillas, suelen transportar con la boca las semillas de especies de las que se alimentan fuera del área de proyección de la copa de los árboles madre y posteriormente las entierran en agujeros excavados por ellos mismos o las

ocultan en cavidades o bajo la hojarasca densa del bosque. En años de abundancia de alimento, o cada vez que un agutí es capturado por un depredador, algunas de estas semillas previamente escondidas tienen la oportunidad de germinar y de producir plántulas y plantas jóvenes (Asquith et al., 1999). La importancia de las especies de *Dasyproctidae* en relación con otros diseminadores está en el hecho de que estos roedores, por un lado, son capaces de ocultar las semillas a otros depredadores de estas diásporas vegetales (que, por lo tanto, aumentan así sus probabilidades de supervivencia) y, por otro, en el que, al ser enterradas, estas semillas disponen también de mejores condiciones de germinación (Ramírez et al., 2009).

Sin embargo, las especies de *Dasyproctidae* tienen áreas de campeo relativamente pequeñas (por ejemplo, entre 1 y 8,5 ha para *Dasyprocta* spp. en determinados tipos de bosques; véase Jorge & Peres, 2005; Aliaga-Rossel et al., 2008 y referencias) y no suelen dispersar semillas a grandes distancias, ni tampoco a través de ríos o canales profundos. Por otra parte, las especies más forestales no acostumbran a aventurarse más allá de sus zonas marginales, razón por la cual la dispersión de semillas por estos roedores puede verse muy afectada por los fenómenos de fragmentación forestal de tipo antrópico.

Por lo general, las semillas recogidas por agutíes (*Dasyprocta* spp.) y cutiaras (*Myoprocta* spp.) suelen ser diseminadas a distancias de entre 0,1 a 20 m, e incluso muchas de ellas son depositadas a menos de 5 m de las plantas madre o coespecíficas (Forget, 1990, 1996; Peres & Baidier, 1997; Silva & Tabarelli, 2001; Silvius & Fragoso, 2003; Gorchov et al., 2004; Jorge & Peres, 2005; Haugaasen et al., 2010; Ribeiro & Viera, 2013; Mittelman et al., 2020).

En algunos casos, en función de la disponibilidad de alimento y de las densidades poblacionales de agutíes, estas distancias pueden ser mayores (ej.: en la isla de Barro Colorado, Panamá, *Dasyprocta punctata* disemina semillas a distancias que varían entre 1 y 280 m, con una media de 54,9 m; Hirsch et al., 2012).

Otras especies de roedores que dispersan y almacenan semillas

Ardillas arborícolas

De manera similar a los agutíes y las cutiaras, las especies de ardillas arborícolas neotropicales, especialmente *Guerlinguetus* spp. (Sciuridae), suelen transportar semillas y almacenarlas (enterrándolas o introduciéndolas en cavidades y troncos) para posteriormente ingerirlas en épocas de escasez de alimentos (Ribeiro et al., 2010). Sin embargo, este transporte frecuentemente se hace a distancias relativamente cortas. Por ejemplo, *Guerlinguetus brasiliensis* suele remover frutos y semillas a distancias que varían entre 4 y 10 m de los árboles-madre (Pimentel & Tabarelli, 2004; Meiga, 2012).

Ratas de espinos

Del mismo modo, diversas especies de ratas de espinos (familias Echimyidae y Heteromyidae) son capaces de transportar semillas relativamente grandes y esconderlas entre la hojarasca del suelo del bosque para consumirlas más tarde. Sin embargo, suelen diseminar estas semillas a distancias aún más cortas que los Dasyproctidae (véanse, por ejemplo, Forget, 1991 y Donatti et al., 2009).

Interacciones antagonistas y dispersión de semillas

La depredación de un organismo por otro es un tipo de interacción ecológica antagonista. Si un animal dispersor-almacenador de semillas (ej.: un agutí o un córvido) fuera depredado, en principio, las posibilidades de que sean dispersadas las semillas de las que se alimenta serían menores. Sin embargo, como se ha comentado anteriormente, cuando esto ocurre, lo natural es que las posibilidades de supervivencia de un gran número de las semillas que en su momento almacenó el animal depredado también aumenten (ya que, en principio, solo este animal sabía exactamente dónde las escondió). La existencia de una población equilibrada de animales dispersores-almacenadores de semillas resulta beneficiosa para la regeneración natural de los bosques, pero una población excesiva de estos animales (ej.: por falta de depredadores eficaces que controlen sus poblaciones) puede tener impactos negativos para determinadas especies de plantas que disemina.

Tapires

Los tapires (*Tapirus* spp.; Tapiridae) son los únicos mamíferos terrestres supervivientes de la megafauna pleistocénica neotropical capaces de ingerir semillas de grandes dimensiones y dispersarlas a distancias relativamente grandes (del orden de kilómetros), pudiendo incluso atravesar grandes ríos. *Tapirus terrestris* puede llegar a ingerir semillas de 25 mm de diámetro y sus áreas de campeo suelen situarse en el rango de 100-400 ha (Fragoso et al., 2003; Tobler et al., 2010). Habitualmente ingieren frutos grandes de palmeras cuyas semillas pueden ser descartadas por el animal después de un breve proceso de *mandibulación*, o ser ingeridas enteras, pasando por todo el tracto digestivo (Fragoso & Huffman, 2000; Olmos et al., 1999; Galetti et al., 2001; Zorzi, 2009). Algunas de las semillas ingeridas de palmeras y otros tipos de plantas pueden ser defecadas enteras y en condiciones de germinar, mientras que otras son eliminadas con daños

considerables, lo que comúnmente impide su germinación (Zorzi, 2009). Las heces de tapir muchas veces contienen grandes cantidades de semillas, lo que puede favorecer la formación de agrupamientos de plantas en las florestas (Fragoso et al., 2003).

Los tapires frecuentemente defecan también en riachuelos, ríos y lagos. Este hábito en un principio puede favorecer la dispersión secundaria de las semillas expulsadas a través del transporte por el agua. Sin embargo, es probable que determinados tipos de semillas no sobrevivan demasiado tiempo sumergidas, mientras que otras tenderán a germinar y a colonizar sobre todo los ambientes riparios.

Grandes primates arborícolas

Los primates arborícolas neotropicales de gran tamaño (ej.: *Alouatta* spp. y *Brachyteles* spp., Atelidae; *Sapajus* spp. y *Cebus* spp., Cebidae) juegan un papel importante en la diseminación de semillas grandes de determinadas especies de plantas. Muchas veces estos primates son los únicos animales salvajes capaces de abrir frutos provistos de recubrimientos duros o muy fibrosos (Kubitzki, 1985; Guix, 1996; Van Roosmalen & Garcia, 2000; Peres & Van Roosmalen, 2002; Balcomb & Chapman, 2003). Por ejemplo, *Sapajus nigritus* suele abrir fácilmente los frutos de *Posoqueria acutifolia*, *P. latifolia* (Rubiaceae), *Passiflora edulis*, *P. ovalis* (Passifloraceae) e *Inga sessilis* (Fabaceae) en áreas de la floresta pluvial atlántica del sudeste de Brasil, mientras que las especies de aves frugívoras diseminadoras no lo consiguen (Guix, 1996). Por otra parte, algunas especies de monos (como las del género *Alouatta*) son capaces de ingerir semillas grandes, como las de *Spondias mombin* (Anacardiaceae), y defecarlas enteras y en condiciones de germinar (Alves, 1983; Alves & Guix, 1992) (figura 3). Otras, como las pertenecientes a los géneros *Cebus* y *Sapajus*, son capaces de transportar grandes frutos (por ejemplo, de *Mangifera indica*; Anacardiaceae) con las manos o la boca a distancias normalmente menores de 50 m. Sin embargo, la mayoría de las semillas suelen ser descartadas debajo de la proyección de los árboles madre o muy cerca de sus límites.

El gran número de semillas eliminadas con los excrementos de *Alouatta* spp. que a veces se concentran en algunos sitios de la floresta (ej.: debajo de los árboles dormideros) puede propiciar la formación de agrupamientos de determinadas especies de plantas (cf. Alves, 1983; Alves & Guix, 1992).



Figura 3. *Alouatta guariba clamitans* (Atelidae). Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo, Brasil (Foto: Renato Paiva).

Murciélagos frugívoros

Los murciélagos neotropicales frugívoros (en su mayoría representantes de las subfamilias Stenodermatinae, Carollinae, Phyllostominae y Glossophaginae) suelen dispersar semillas en el interior del tracto digestivo o transportando frutos con la boca hasta sus posaderos de alimentación (Lobova et al., 2009). Algunas especies son capaces de transportar frutos y semillas de grandes dimensiones con la boca (ej.: *Licania* spp., Chrysobalanaceae) a cortas distancias y luego descartan sus semillas enteras.

Córvidos

Al igual que en los bosques templados y mediterráneos de Eurasia, en la región neotropical, diversas especies de córvidos (género *Cyanocorax*) transportan y almacenan semillas de pequeñas y medianas dimensiones para contar con reservas en épocas de menor disponibilidad de alimento. Sin embargo, raramente consiguen transportar semillas grandes y, cuando lo hacen, suele ser a cortas distancias. No obstante, algunas especies más grandes frecuentemente transportan y almacenan semillas relativamente grandes para estas especies (como es el caso de *Cyanocorax caeruleus*, en comparación con los piñones de *Araucaria angustifolia*, Araucariaceae, en el sudeste y sur de Brasil; Thomas, 2013; Tella et al., 2016).

Peces

Los peces son considerados los primeros vertebrados frugívoros, por lo que la ictiocoria podría ser una forma muy antigua de dispersión de semillas de plantas angiospermas (Van der Pijl, 1982; Horn et al., 2011). De hecho, existen también registros de dispersión de animales (ej.: foraminíferos) a través del tracto digestivo de peces marinos (cf. Guy-Haim et al., 2017).

Actualmente se conocen varias especies de peces de agua dulce que son capaces de ingerir y diseminar semillas de plantas acuáticas (Gottsberger, 1978; Prejs, 1984; Carpenter & Lodge, 1986; Agami & Waisel, 1988) y terrestres (Van der Pijl, 1982; Gottsberger, 1978; Goulding, 1980, 1983; Kubitzki & Ziburski, 1994; Corlett, 1998; Correa et al., 2007; Horn et al., 2011), en diferentes regiones del mundo. Tal como ocurre con otros vertebrados frugívoros/granívoros, el paso de determinadas semillas por el tracto digestivo de algunas especies de peces puede aumentar su rendimiento germinativo (Agami & Waisel, 1988). En otros casos, potentes mandíbulas (ej.: *Colossoma macropomum*, *Mylossoma duriventre*, *Myleus* spp.) pueden llegar a destruir semillas con recubrimientos muy resistentes (Goulding, 1980, 1983; Kubitzki & Ziburski, 1994).

De todos los biomas de la Tierra, quizá donde la ictiocoria tiene un papel más relevante es en los bosques inundables de la Amazonía (Goulding, 1983). A causa del escaso declive de las tierras amazónicas, varios de sus ríos inundan cada año grandes extensiones de terreno cubiertas por bosques tropicales. En la cuenca del río Negro (estado de Amazonas, Brasil), los bosques de igapó permanecen inundados durante seis o siete meses al año, e incluso más tiempo, dependiendo de las condiciones locales de la superficie del suelo. La columna de agua de inundación en esta cuenca puede llegar a tener nueve o más metros de altura y alcanzar extensiones de varios kilómetros, bosque adentro, en relación con el cauce de los ríos en la estación menos lluviosa.

El resultado de este fenómeno anual de inundaciones es que los peces y sus depredadores naturales (delfines, caimanes, tortugas acuáticas) penetran en el interior del bosque. Varios de los peces que se adentran en el bosque son frugívoros o granívoros (Claro-Jr et al., 2004). Algunos de ellos, como es el caso de determinadas especies de grandes siluriformes (ej.: *Phractocephalus hemiliopterus*, *Paulicea lutkeni*, *Rhamdia schomburgkii*, Pimelodidae; *Parauchenipterus galeatus*, Auchenipteridae), son capaces de ingerir frutos enteros (ej.: de palmeras, como *Astrocaryum jauari*) y diseminar sus duras semillas, por vía gástrica, hasta lugares relativamente distantes de los puntos originales donde ingirió el fruto (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980, 1983; Piedade et al., 2006). Incluso semillas diminutas, como las de *Cecropia* spp. (Cecropiaceae), pueden pasar por el tracto digestivo de peces frugívoros de la familia Characidae y ser expulsadas en condiciones de germinar (Kubitzki & Ziburski, 1994). Cuando el agua de inundación baja y el suelo del bosque queda otra vez al descubierto, algunas de estas semillas pueden germinar y, después, algunas plantas jóvenes pueden lograr establecerse con éxito.

Psitácidos

Los psitácidos (familia Psittacidae) tradicionalmente han sido categorizados como depredadores de semillas de numerosas especies. Sin embargo, recientemente se ha podido constatar que son capaces también de dispersar diásporas vegetales de gran

tamaño, como es el caso de diversas especies de palmeras (Baños-Villalba et al., 2017; Tella et al., 2020).

Por otra parte, diversas especies de psitácidos de mediano y gran tamaño (ej.: *Amazona* spp.; *Ara* spp., *Anodorhynchus* spp.), al alimentarse de los frutos y/o semillas de palmeras y araucarias, frecuentemente contribuyen a separarlos de las infrutescencias y conos. De este modo, los frutos y las semillas que caen bajo la copa de las palmeras y los árboles madre resultan accesibles a numerosas especies de vertebrados terrestres diseminadoras, tales como agutíes y otros roedores, así como también al ganado doméstico (en el caso de los frutos de palmeras) y a los humanos.

Aves de rapiña

Algunas especies de halcones (familia *Falconidae*), águilas (familia *Accipitridae*) y buitres neotropicales (familia *Cathartidae*) en ocasiones se alimentan de la pulpa de frutos carnosos, especialmente de los que son más ricos en aceites (oleaginosos) como es el caso de diversas palmeras de los géneros *Attalea* y *Acrocomia* (Schubart et al., 1965; del Hoyo et al., 1994; Galetti & Guimarães, 2004). La mayoría de estos frutos son transportados con el pico (la pulpa suele ser desgarrada y consumida en trozos), y, después, sus semillas, descartadas. En ciertas ocasiones, algunos frutos y semillas más pequeños son ingeridos enteros, hecho que puede ocurrir cuando se alimentan de las vísceras de animales frugívoros.

Ganado doméstico

Frecuentemente, especies domesticadas de bóvidos (familia *Bovidae*) pertenecientes a los géneros *Bos* y *Capra* y de équidos (familia *Equidae*) actúan como diseminadores de semillas en la región neotropical (véase Hoehne, 1946; Bondar, 1964; Scariot, 1998; Miceli-Méndez et al., 2008). Dependiendo de los tamaños y de las formas de las semillas ingeridas, estas pueden ser regurgitadas o defecadas enteras por estos animales. Así

pues, actualmente, el ganado doméstico (compuesto por especies foráneas) en parte ha ocupado el lugar de la megafauna herbívora del Pleistoceno en relación con la diseminación de semillas pequeñas y grandes de algunas especies de plantas en los espacios abiertos antropizados (mayormente pastizales). Este papel ecológico es bastante evidente en áreas de sabanas sudamericanas ocupadas por ganado doméstico (véase el capítulo V). De este modo, en la región del Pantanal y en la región de la Serra da Bodoquena (sudoeste de Brasil) es frecuente encontrar una mayor abundancia de plantas jóvenes de *Acrocomia aculeata*, *Syagrus coronata* y *Attalea phalerata* en pastos con ganado vacuno en régimen de crianza extensiva que en zonas donde el ganado no tiene acceso. Sin embargo, este fenómeno también puede ser observado en determinadas áreas de florestas que fueron deforestadas para dar lugar a pastizales. Así pues, parece bastante probable que determinadas formaciones vegetales secundarias de florestas subtropicales y florestas lluviosas costeras del sudeste de Brasil donde actualmente hay grandes concentraciones de palmeras (ej.: *Syagrus romanzoffiana*, *S. pseudococos*) en el pasado fueran pastos para el ganado vacuno que al cabo de un tiempo acabaron por ser abandonados (figura 4).



Figura 4. Núcleo de palmeras de la especie *Syagrus pseudococos* (Arecaceae) en un pastizal abandonado en la isla de São Sebastião, estado de São Paulo, sudeste de Brasil (Foto: Proyecto Neopangea).

Antropocoria y colonización de plantas

Desde muy temprano, los humanos han transformado el paisaje y la composición florística de un gran número de comunidades vegetales en diversas regiones del mundo (Ellis et al., 2021). Dicha influencia puede ser perceptible incluso hoy día en las florestas tropicales (Clement, 1999a; Guix, 2005; Levis et al., 2012; 2017; 2020; Levis, 2018; Odonne et al., 2019; Ford, 2020; Iriarte et al., 2020; Bush et al., 2021) y en las sabanas (Lombardo et al., 2020). En la Amazonía y en la Mata Atlântica de Brasil a veces es posible localizar concentraciones de palmeras y árboles fructíferos (sapotáceas, mirtáceas, lauráceas, etc.) en zonas de bosque nativo. Estas concentraciones frecuentemente están asociadas con dormideros de grupos de *Alouatta* spp., Atelidae (semillas defecadas por

estos monos durante los crepúsculos), o con antiguos asentamientos humanos de carácter temporal (ej.: campamentos de caza) o permanente (ej.: cabañas aisladas, pequeños núcleos de cabañas y aldeas). En ambos casos, el fenómeno que se produce es similar: la recolección (con ingestión, en el caso de los *Alouatta* spp.), el transporte de frutos y semillas que se encontraban más o menos dispersos en el bosque y la posterior defecación/descarte de semillas enteras en determinados lugares.

En el caso de los campamentos temporales de caza y en las casas o cabañas aisladas pertenecientes a poblaciones tradicionales (caiçaras, caboclos, etc.) se ha observado que, además de los descartes de las semillas de los frutos consumidos durante los períodos de permanencia, el hecho de desechar las vísceras (sobre todo, el tracto digestivo) de los animales cazados en el entorno de estos lugares es un importante factor en la concentración de plantas que producen frutos y semillas (incluyendo las de grandes dimensiones).

Así pues, tanto los indígenas y caboclos amazónicos como los cazadores furtivos del sudeste de Brasil que realizan expediciones de caza en zonas lejanas procesan la carne en los campamentos temporales (sea por medio de técnicas de ahumado o *moqué*m en la Amazonía o de simple salazón) y descartan el tracto digestivo de las piezas de caza antes de llevar la carne a los núcleos permanentemente habitados. En la Amazonía se ha observado que los cazadores tradicionales pueden llegar a transportar sus piezas de caza (entre las cuales se encuentran aves y mamíferos frugívoros de medio y gran porte) a varios kilómetros de distancia en sus canoas.

Los cazadores furtivos, además del tracto digestivo, suelen descartar también la cabeza, las patas o las alas, así como la piel o las plumas con el fin de dificultar la identificación de los animales cazados en el caso de ser sorprendidos por las autoridades de inspección. Incluso cuando los indígenas y los caboclos practican pequeñas incursiones de caza, los animales abatidos no siempre son trasladados enteros hasta sus respectivos asentamientos, sino que con frecuencia se descartan las partes no consumibles (estómago e intestinos con su contenido) en los entornos forestales. Todas estas variantes en la preparación de animales terrestres que suelen ser cazados también son

válidas para los peces frugívoros capturados en la cuenca amazónica que contengan semillas en sus tractos digestivos.

Antropocoria y domesticación de plantas

En un tratado titulado *Do clima e terra do Brasil e de algumas cousas notaveis que se achão assi na terra como no mar*, escrito a finales del siglo XVI o inicios del siglo XVII y cuya autoría es atribuida al misionero jesuita portugués Fernão Cardim, consta lo siguiente: “En este Brasil hay muchos coqueros que dan cocos excelentes como los de India; estos de ordinario se plantan y no crecen en las florestas sino en los huertos y parcelas cultivadas; y hay más de veinte especies de palmeras y casi todas producen fruto, pero no tan bueno como los cocos; con algunas de estas palmeras se cubren las casas. Aparte de estos árboles de fruto hay muchos otros que dan varios frutos, de los que se aprovecharán y sustentarán muchas naciones de indios...” (Cardim, 1980).

Lo interesante de este texto es que deja constancia de la existencia de huertos de palmeras mantenidos por los indígenas a finales del siglo XVI en las regiones orientales de Brasil. Aunque sea poco probable que las especies de palmeras cultivadas no existieran también en estado natural (es decir, repartidas por las florestas nativas), es posible que el autor se refiriera a las variedades de estas especies que se encontraban entonces ya incipientemente domesticadas.

La interpretación del comienzo de los procesos de domesticación de plantas en la región neotropical es aún difusa. Se suele discutir acerca de la casualidad o el grado de intencionalidad en el origen de estos procesos, que ciertamente variaba bastante en función de las especies y variedades involucradas. Sin embargo, es probable que la formación no intencional de concentraciones de plantas que producían frutos comestibles (surgidas por endo- y exozoocoria) junto a los asentamientos humanos jugaran un papel crucial en estos procesos (figura 5).

Así pues, es posible que estas concentraciones de plantas útiles fueran el origen (o por lo menos uno de los orígenes) de la domesticación incipiente de especies vegetales en las

zonas de florestas tropicales y subtropicales, no solo de la región neotropical, sino también de otras regiones del mundo con climas similares.

En este sentido, las palmeras y la antropocoria están muy ligadas y esta conexión podría ser bastante antigua. Así pues, en una revisión reciente se ha puesto de manifiesto que, entre las diez especies de “plantas arbóreas” más abundantes de la Amazonía, seis de ellas son palmeras (Ter Steege et al., 2020).



Figura 5. La investigación científica desarrollada en las últimas décadas ha revelado una Amazonía precolombina muy distinta de la que se había imaginado en un principio (véase Shepard et al., 2020). Poco a poco, la noción de una “selva virgen” va dando lugar a la idea de “florestas culturales” fuertemente influenciadas por la acción humana (WinklerPrins & Levis, 2021). Confluencia del río Caurés con el río Negro, estado de Amazonas, Brasil (Foto: Eduardo Mateos).

Simplificación de los patrones de dispersión de semillas

Como se ha comentado ya en capítulos anteriores, en general las interacciones mutualistas entre las plantas y los animales que diseminan sus semillas no son específicas sino bastante amplias. Así pues, una especie de planta suele contar con diversas especies animales diseminadoras de sus semillas (frecuentemente pertenecientes a más de un grupo zoológico), ya que un animal frugívoro o granívoro suele consumir frutos o semillas de varias especies y grupos de plantas. Al consumir una gran variedad de frutos y semillas, los animales obtienen una importante diversidad de nutrientes y además evitan asimilar concentraciones muy elevadas de compuestos químicos potencialmente tóxicos (Rosenthal & Janzen, 1979; Souza et al., 1992; Herrera, 1982, 1985; Stiles, 1989; Guix & Ruiz, 1998; Tsahar et al., 2002; Schneider et al., 2021). Por otro lado, las plantas, al contar con un número considerable de potenciales diseminadores de sus semillas (pertenecientes a grupos distintos y con hábitos diversos), aumentan sus posibilidades de colonizar ambientes variados y ampliamente distribuidos (Herrera, 1982; Jordano, 1995; Corlett, 1998).

En consecuencia, tanto la extinción local como los descensos drásticos o acentuados de las poblaciones de animales potencialmente diseminadores de semillas pueden reducir significativamente la capacidad de las plántulas y plantas jóvenes de diversas especies de establecerse y colonizar nuevos lugares y ambientes (Bleher & Böhning-Gaese, 2001; Maunder et al., 2002). Así pues, las interrupciones en los patrones de dispersión de semillas pueden producir cambios demográficos que afecten a las comunidades de árboles y arbustos (Guix, 1995, 1996, 2017; Pacheco & Simonetti, 2000; Moles & Westoby, 2004), y además interferir en interacciones ecológicas más complejas en las que participan otros organismos (Guix & Ruiz, 1995, 1997, 2000; Guix, 2006b).

Grandes formaciones vegetales abiertas y semiabiertas

Durante el período Cuaternario, las florestas densas y las formaciones vegetales de tipo abierto y semiabierto de Sudamérica (ej.: sabanas) han variado mucho en cuanto a sus respectivas áreas de ocupación. Debido a las diferencias estructurales entre las florestas tropicales húmedas y las sabanas, también pueden darse variaciones importantes en la

incidencia de los síndromes de dispersión de diásporas entre estos dos tipos de ecosistemas.

La mayoría de las especies de plantas leñosas del Pantanal brasileño (formado mayoritariamente por sabanas inundables intercaladas con sabanas secas y bosques semideciduos) es dispersada por animales (zoocoria) o por el viento (anemocoria), siendo pocas las que son diseminadas exclusivamente por medio de otros mecanismos (ej.: hidrocoria, autocoria, etc.).

Un gran número de especies de plantas que producen frutos y semillas grandes de Sudamérica se encuentra precisamente en las zonas de sabanas secas y húmedas, lo que lleva a inferir que una parte significativa de la megafauna frugívora del Pleistoceno habitaba estos grandes ecosistemas. Considerando que la introducción del ganado doméstico (especialmente vacuno y equino) se produjo hace poco más de cuatro centenares de años, el papel de estos animales como sustitutos parciales de la megafauna extinta, en lo que se refiere a la zoocoria, es relativamente reciente (Blanco et al., 2019). Así pues, es lícito deducir que las poblaciones indígenas ejercieran un importante papel en la diseminación de diásporas vegetales.

Pires et al. (2014) atribuyen una escasa importancia a las comunidades indígenas actuales en la dispersión de semillas en el Pantanal brasileño. Sin embargo, otros autores (véase Oliveira, 2000, y referencias bibliográficas) apuntan a que los indígenas guató (llamados también *índios canoeiros*) no solo tuvieron un papel importante en la dispersión de la palmera acuri (*Attalea phalerata*) en el Pantanal sino que siguen diseminando esta especie y consumiendo sus frutos.

Por otra parte, cabe también destacar que otros grupos indígenas (ej.: kadiwéu, terena, guaraní) y gran parte de la población rural recolecta, transporta y consume, de forma habitual, frutos y semillas de numerosas especies de árboles y palmeras en esta gran región de Brasil. Tampoco es desdeñable la recolecta de semillas de palmeras y otras plantas para su uso en artesanía en los procesos actuales de dispersión de semillas del Pantanal.

Semillas no recubiertas por pulpa carnosa

Diversas especies arbóreas sudamericanas que producen semillas no recubiertas por pulpa carnosa, como *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) y *Araucaria* spp. (Araucareaceae) probablemente fueron dispersadas también por una megafauna específica de cada región mucho antes de la llegada de los humanos. Entre la megafauna extinta estarían desde herbívoros de grandes dimensiones (incluidos grandes roedores caviomorfos) hasta posiblemente también grandes primates, como *Protopithecus brasiliensis* y *Cartelles coimbrafilhoi* (Halenar & Rosenberger, 2013).

Algunos megaherbívoros diseminarian semillas de este tipo así como diásporas de otras plantas de las que se alimentaban. En otros casos, esta megafauna actuaría frecuentemente como depredadora de semillas, pero al mismo tiempo sería capaz de transportar semillas viables, incluso a distancias relativamente largas.

Recientemente se ha puesto de manifiesto que los bosques de *Araucaria angustifolia* de Brasil experimentaron una considerable expansión de su área de distribución geográfica hace 1.500-900 años. En este sentido, algunos autores han considerado la posibilidad de que la expansión de esta especie en los campos naturales del sur de Brasil, durante el Holoceno tardío, podría haberse visto incrementada a raíz de la diseminación de sus semillas por grupos humanos de cazadores-recolectores que ya elaboraban cerámica (Bitencourt & Krauspenhar, 2006; Iriarte & Behling, 2007; Lauterjung, 2017; Robinson et al., 2018).

De forma similar, se ha planteado también la posibilidad de que la distribución actual de *Bertholletia excelsa* en la Amazonía estuviera fuertemente influenciada por la intervención humana en el pasado (Shepard & Ramirez, 2011; Ribeiro et al., 2014; Thomas et al., 2014; véase también el anexo I).

Efectos de la selección antrópica sobre frutos y semillas

Al recolectar frutos y semillas, los humanos muchas veces seleccionan (intencionadamente o inadvertidamente) determinadas características de las plantas (ej.: se ha observado que, durante las tareas de recolección, algunos guaraníes frecuentemente prueban los frutos y a veces rechazan determinados árboles y seleccionan otros que producen frutos más grandes o más dulces). Un ejemplo clásico de los efectos de la selección antrópica sobre las características de los frutos es el del chontaduro o pupunha (*Bactris gasipaes*) en la Amazonía (véase el anexo I).

La selección de frutos con mayor volumen de biomasa en la pulpa en muchos casos ha propiciado un aumento del tamaño de las semillas de determinadas especies. Cuanto mayores son las dimensiones de las semillas, menor es el número de potenciales diseminadores y, por tanto, se puede producir también una mayor dependencia de la intervención humana. En el área de distribución del aguacate (*Persea americana*; Lauraceae) en el sur de Norteamérica y en Mesoamérica, sus frutos han adquirido un gran número de variedad de formas y tamaños, como resultado de un proceso de selección producido por la acción humana. Actualmente, en los bosques nativos de algunas regiones montañosas de México, existen tanto morfotipos silvestres como morfotipos criollos asilvestrados después de haber pasado por un proceso de selección antrópica (anexo I).

Indígenas en ecosistemas fragmentados

La fragmentación de los ecosistemas forestales provocada por la deforestación extensiva suele ocasionar también la fragmentación de los hábitats de diversas especies de aves y mamíferos frugívoros/granívoros y, consecuentemente, la simplificación de los patrones de dispersión y depredación de semillas. Este tipo de simplificación ecológica suele afectar de forma más severa a las especies de plantas que producen semillas de medianas y grandes dimensiones.

Diversas comunidades de indígenas guaraníes del sur, sudeste y centro-oeste de Brasil (mbyá, ñandéva y kaiowá) mantienen aún actividades recolectoras de frutos/semillas silvestres en regiones que antaño se encontraban extensamente cubiertas por florestas y sabanas y que actualmente están dominadas por pastizales y campos de cultivos de soja y caña de azúcar. Esta actividad recolectora de frutos y semillas suele desarrollarse tanto dentro como fuera de las áreas indígenas y frecuentemente en diferentes fragmentos forestales aislados (Tempass, 2012). Es común incluso que más de un fragmento forestal sea visitado durante un trayecto realizado a lo largo de un corto período de tiempo (una mañana, una tarde o un día). De este modo, estas comunidades actúan como potenciales dispersores de semillas (tanto por endo- como por exozoocoria) entre fragmentos aislados, en los que las comunidades de animales frugívoros/granívoros se han visto depauperadas y simplificadas. Un ejemplo de ello es la recolecta de frutos de diversas especies de palmeras de los géneros *Attalea*, *Acrocomia* y *Syagrus* (anexo I).

Consideraciones finales

En las plantas angiospermas, las dimensiones (longitud/anchura) de los frutos y semillas están asociadas a los animales diseminadores de las diásporas (Jordano, 1995). Estas dimensiones pueden restringir el número de especies capaces de transportar dichas diásporas. A partir de datos obtenidos en diferentes continentes fue posible detectar una tendencia general: cuanto mayor es el tamaño de la semilla, menor es el número de especies diseminadoras con las que puede contar (véanse Leighton & Leighton, 1983; Corlett, 1998; Kitamura et al., 2002). De esta forma, las especies de plantas que producen semillas grandes (cubiertas o no de pulpas carnosas) en general tienen mayores posibilidades de perder sus diseminadores potenciales (debido a las extinciones de animales a escala local o regional) que las plantas que producen semillas pequeñas (Guix, 1995; Meehan et al., 2002). Por otra parte, como se ha expuesto ya en capítulos anteriores, las probabilidades de extinción local o regional de especies diseminadoras de semillas son mayores en las áreas naturales pequeñas y aisladas (como es el caso de los fragmentos de bosques en medio de cultivos anuales) que en las grandes extensiones de

hábitats (Guix, 1995, 1996; Bennett & Robinson, 2000; Meehan et al., 2002; Ochoa-Gaona et al., 2004).

Otro problema relacionado con la conservación de especies de plantas que producen semillas grandes es la tendencia de estas semillas a ser dispersadas a distancias bastante más cortas que las semillas pequeñas (véanse Howe et al., 1985; Brewer, 2001; Clausen et al., 2002; Charalambidou & Santamaría, 2002, Silvius & Fragoso, 2003, Thomson et al., 2011, y las referencias bibliográficas incluidas en estos trabajos). De este modo, tanto los intercambios genéticos entre poblaciones de plantas que producen semillas grandes como la capacidad de estas plantas de colonizar áreas y ambientes nuevos pueden llegar a ser bastante menores que en el caso de la diseminación de las semillas pequeñas.



Figura 6. Bosque lluvioso atlántico de la Serra de Paranapiacaba, sudeste de Brasil (Foto: Proyecto Neopangea).

Con frecuencia los procesos de defaunación (especialmente, la caza selectiva de tapires, agutíes y grandes primates arborícolas) son considerados como la única causa de la interrupción de los patrones de dispersión de semillas y del menor reclutamiento de

plántulas de especies que producen semillas grandes. Sin embargo, las causas de estos fenómenos frecuentemente se deben a una simplificación de los sistemas de dispersión en su conjunto, incluyendo por tanto no solo la extinción local de tapires, agutíes y grandes primates arborícolas sino también la desaparición de los sistemas tradicionales de recolección de semillas por comunidades humanas.

Los humanos participamos en las redes de interacciones mutualistas que envuelven a diversas especies de plantas productoras de semillas grandes. De forma similar a los agutíes y otros roedores, los humanos podemos ser depredadores de semillas a la vez que sus diseminadores.

El hecho de que tanto la pulpa carnososa como la semilla (que contiene el embrión) de una planta sea utilizada para el consumo humano no disminuye sus posibilidades de dispersión y colonización. De hecho, incluso este patrón de consumo de pulpa y semillas por los humanos puede hacer que sea aún más recolectada y diseminada, como podría ser el caso del babaçu (*Orbignya speciosa* = *Attalea speciosa*) y de otras especies de palmeras (anexo I).

Implicaciones / Consecuencias para la conservación

Muchas de las especies de plantas que producen semillas grandes probablemente sobrevivieron tras la extinción masiva de la megafauna del final del Pleistoceno y principios del Holoceno en gran parte gracias al papel de los humanos como diseminadores de este tipo de diásporas.

Los Dasyproctidae y otros roedores caviomorfos convivían con la megafauna sudamericana de finales del Pleistoceno. Considerando el distinto papel que unos y otros componentes de las redes mutualistas desempeñaron en la diseminación de semillas grandes, resulta difícil asumir que estos roedores hayan ocupado el mismo rol que la megafauna extinta. De hecho, es más plausible (por las distancias de potencial dispersión de las semillas y por la mayor capacidad de traspasar barreras naturales, como ríos y montañas), que los humanos en parte hayan ejercido con más eficacia este rol (especialmente si consideramos a las especies extintas de Hominidae como integrantes

de la megafauna con un papel importante en la diseminación no endozoócora en África y Eurasia).

Así pues, si tenemos en consideración estas premisas, varias de estas especies de plantas necesitarán continuar contando con la intervención humana para poder sobrevivir a largo plazo (véase el capítulo VII).

Aparte de la función ecológica que desempeñan las plantas fructíferas en sus respectivos ecosistemas, actualmente un gran número de especies que producen frutos/semillas grandes constituyen una importante fuente de recursos para las personas que habitan diversos biomas de la región neotropical. Por lo tanto, las poblaciones silvestres de estas especies deberán ser gestionadas bajo criterios ecológicos con el fin de prevenir extinciones a escala local o regional. Estos criterios necesitarán disponer del máximo de vectores animales posibles para poder conservar la biodiversidad de los ecosistemas que integran. Así pues, es probable que en un futuro próximo sea necesario translocar parte de las poblaciones de plantas que producen semillas grandes (por medio del transporte de semillas y plantas jóvenes) y que se encuentran en fragmentos forestales aislados para que así el flujo de genes se incremente.

Los usos tradicionales de las florestas y sabanas por parte de las poblaciones indígenas y rurales, que incluyen la recolección de frutos y semillas de especies de plantas autóctonas de cada región, deben ser preservados en las grandes regiones neotropicales donde aún existen biomas extensos y bien conservados (ej.: en la Amazonía y en el Pantanal brasileño) (Guix, 2009; Roberts et al., 2017; Levis et al., 2018; Balée et al., 2020; FAO-FILAC, 2021). Con el fin de garantizar la capacidad de carga de los ecosistemas y la participación efectiva de las comunidades indígenas en la conservación de la biodiversidad de estas áreas protegidas es fundamental evitar la sobreexplotación de sus recursos naturales (caza, recolección, etc.). Igualmente, es necesario establecer protocolos de detección y control precoces de especies de plantas alóctonas invasoras y potencialmente invasoras.

Especies alóctonas: ¿dónde y cuándo?

Las definiciones de especies autóctonas o nativas se basan en su distribución geográfica. En consecuencia, la gran mayoría de las definiciones de especies alóctonas o exóticas tienen también en cuenta este criterio. De este modo, tradicionalmente se ha considerado especie alóctona (e incluso un taxón inferior), a toda aquella que se encuentra “fuera de su área de distribución natural”.

De entrada este criterio plantea diversos retos a nivel teórico y práctico. El primero de ellos es definir con precisión qué especie o taxón inferior se queda dentro o fuera de su distribución geográfica. *Grosso modo*, algunas veces se han considerado límites geopolíticos, como un conjunto de países (ej.: Centroamérica, Sudamérica), un país (ej.: Brasil, Argentina) o una región dentro de un país (ej.: el estado brasileño de São Paulo), o ámbitos geográficos excesivamente amplios (ej.: la región mediterránea de Europa) a la hora de categorizar especie autóctona o alóctona. En otras ocasiones, se ha considerado el criterio de bioma como más adecuado (ej.: las florestas pluviales amazónicas o las florestas caducifolias de Europa). Sin embargo, estos criterios geográficos con frecuencia resultan imprecisos por ser demasiado amplios. Así pues, actualmente la tendencia general es considerar una combinación entre el criterio de bioma y el geográfico a escalas de percepción más sensibles (ej.: la floresta pluvial atlántica costera del sudeste de Brasil o los bosques mediterráneos de la península ibérica) y teniendo en cuenta también el concepto de ecotipo (Guix, 2017). Pero, aun así, en diversos casos persisten dudas razonables de si una especie, subespecie o ecotipo de animal, planta u hongo debe ser incluida o excluida en una categoría u otra. Por ejemplo, el documento de base de la estrategia nacional brasileña sobre especies exóticas invasoras define como “especie exótica o alóctona, a una especie o taxón inferior e híbrido interespecífico introducido fuera de su área de distribución natural, pasada o presente, incluyendo individuos en cualquier fase de desarrollo o parte de estos que puedan llevar a la reproducción” (cf. Anexo da Resolução CONABIO núm. 05, de 21 de outubro de 2009, Ministério do Meio Ambiente, Brasil).

Tal y como se ha expuesto en este y otros capítulos, los humanos han influido e incluso alterado de forma significativa la distribución geográfica de un gran número de organismos vivos tanto a escala espacial como temporal (en muchos casos desde hace varios miles de años). En este sentido, a nivel práctico, ¿debemos incluir o excluir, por ejemplo, las arqueófitas (especies de plantas introducidas en una región por el hombre antes del año 1500)? ¿O simplemente debemos tratar de excluir la influencia de los humanos en todo este proceso? Sencillamente, en muchos casos, esto resulta imposible de poner en práctica hoy día. Debemos asumir que conceptos como “especies alóctonas, autóctonas o introducidas” con frecuencia presentan fronteras temporales y geográficas excesivamente difusas.

Agradecimientos

Al mutualismo y a los mutualistas

Desde finales de la década de 1980, cuando empecé a estudiar las interacciones mutualistas entre animales y plantas, mi forma de mirar las cosas de la naturaleza ha cambiado. En este proceso de aprendizaje, un mundo nuevo, hasta entonces encriptado para mis ojos, se fue abriendo gradualmente. Cada vez que exploraba un bosque, una sabana o un matorral podía ver e interpretar nuevos componentes, nuevas interacciones y nuevos procesos ecológicos. Este estudio transformó también mi manera de entender las relaciones personales y sociales. Sobre todo, me permitió reinterpretar las interacciones entre los humanos y la naturaleza. Todo ello me hizo pensar que es posible modificar la forma de interactuar con otros seres vivos y con nuestro entorno. Y aquí entra todo, es decir, el medio físico, las personas, otros animales, las plantas, los hongos, etc.

Hoy día creo firmemente que vale la pena actuar en favor de las relaciones de mutuo beneficio, tanto en el ámbito ecológico, como social y personal. Esto me ha abierto también a una nueva esperanza: la de que podamos conservar gran parte de la formidable biodiversidad de la Tierra. Esta nueva corriente de pensamiento, a la que a título personal llamo de “mutualismo”, abarca aspectos filosóficos, sociales y ecológicos, y no tiene nada que ver con la conocida “teoría económica mutualista”. El “mutualismo” que se propone aquí es una filosofía de vida, con consecuencias sociales y ecológicas. Es una nueva forma de relacionarse que nos posibilita cambiar el mundo.

El Proyecto Neopangea es una red internacional de cooperación entre investigadores científicos, profesores, estudiantes y colaboradores de diferentes áreas del conocimiento, cuyo objetivo primordial es poner en práctica los conocimientos relacionados con las interacciones ecológicas, en especial las de tipo mutualista. En el ámbito de este proyecto se han desarrollado ya diversos trabajos relacionados con la gestión de áreas naturales protegidas en Europa y Brasil, lo que incluye el control de especies de plantas foráneas invasoras.

En el proceso de elaboración de este capítulo he disfrutado de las interacciones mutualistas que mantuve con Isabel Cruz Alves, Sofia Cruz Alves Guix, Charles R. Clement, Xavier Ruiz, Lluís Jover, Eduardo Mateos Frías, Milagros González, Josep Maria Puigbó, Carmen Funes, Josep Maria Mascó Guix, Manel Guiu, Hugo Ramiro Pilataxi, Luis, Amanda, Koos Quellhorst, Paula, Antonio de Oliveira B., Roberto Bürgi, Carles L. Adzerias, Damião Cristino de Carvalho Júnior, Kátia R. Pisciotta, Marc Martín Pérez, Thiago Conforti, Renato Laurindo de Paiva, Luiz Avelino Ribeiro, Faustino Avelino Ribeiro, Alejandro Cuevas, Helena Chiaretti, Iria G. Quiroga, Paulo Ursulino da Mota, Franco Leandro de Souza, Júlio Cesar Roma, José Sabino, Beatriz Beisiegel, Santi Mañosa, Cristiane Leonel, Antoni Serra Sorribes, Helena Basas Satorras, Núria López Mercader, Diana Mota y Noemí Cortés.

Referencias bibliográficas

- Adin, A.; Weber, J.C.; Sotelo Montes, C.; Vidaurre, H.; Vosman, B. & Smulders, M.J.M. 2004. Genetic differentiation and trade among populations of peach palm (*Bactris gasipaes* Kunth) in the Peruvian Amazon – implications for genetic resource management. *Theor. Appl. Genet.* 108: 1564-1573.
- Agami, M. & Waisel, Y. 1988. The role of fish in distribution and germination of seeds of the submerged macrophytes *Najas marina* L. and *Ruppia maritima* L. *Oecologia* 76: 83-88.
- Agnolin, F.L.; Agnolin, A.M. & Guerrero, E.L. 2021. *Tras las huellas del megaterio. Plantas y animales que la última gran extinción olvidó*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad Maimónides. Buenos Aires. 71 p.
- Aliaga-Rossel, E.; Kays, R.W. & Fragoso, J.M.V. 2008. Home-range use by the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*) on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 24: 367-374. DOI: 10.1017/S0266467408005129
- Alves, I.M.S.C. 1983. *Comportamento e hábito alimentar de um grupo de bugios (Alouatta caraya Humboldt, 1811) em ambiente semi-natural (Primates, Cebidae)*. Monografía de graduação. Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. 34 p.
- Alves, I.M.S.C. & Guix, J.C. 1992. Feeding habits of *Alouatta caraya* in a semi-natural area (SE Brazil). *Mammalia* 56: 469-472.
- Antczak, A.; Urbani, B. & Antczak, M.M. 2017. Re-thinking the migration of Cariban-Speakers from the Middle Orinoco River to North-Central Venezuela (AD 800). *J. World Prehist.* 30: 131-175. DOI: 10.1007/s10963-017-9102-y
- Asquith, N.M.; Terborgh, J.; Arnold, A.E. & Riveros, C.M. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *Journal of Tropical Ecology* 15: 229-235.
- Balcomb, S.R. & Chapman, C.A. 2003. Bridging the gap: influence of seed deposition on seedling recruitment in a primate-tree interaction. *Ecological Monographs* 73 (4): 625-642.
- Balée, W. 1989. The culture of Amazonian forests (Pp. 1-21). In: *Resource management in Amazonia: Indigenous and folk strategies*. (Posey, D.A. & Balée, W., eds.). Advances in Economic Botany nº 7. New York Botanical Garden, New York.
- Balée, W.; Oliveira, V.H. de; Santos, R. dos; Amaral, M.; Rocha, B.; Guerrero, N.; Schwartzman, S.; Torres, M. & Pezzuti, J. 2020. Ancient transformation, current conservation: traditional forest management on the Iriri river, Brazilian Amazonia. *Hum. Ecol.* <https://doi.org/10.1007/s10745-020-00139-3>

- Balée, W.; Schaan, D.P.; Whitaker, J.A. & Holanda, R. 2014. Florestas antrópicas no Acre: inventário florestal no geoglifo Três Vertentes, Acrelândia. *Amazôn., Rev. Antropol. (Online)* 6 (1):140-169.
- Baños-Villalba, A.; Blanco, G.; Díaz-Luque, J.A.; Dénes, F.V.; Hiraldo, F. & Tella, J.L. 2017. Seed dispersal by macaws shapes the landscape of an Amazonian ecosystem. *Scientific Reports* 7: 7373 DOI: 10.1038/s41598-017-07697-5
- Barroso, R.M.; Reis, A. & Hanazaki, N. 2010. Etnoecologia e etnobotânica da palmeira juçara (*Euterpe edulis* Martius) em comunidades quilombolas do Vale do Ribeira, São Paulo. *Acta. bot. bras.* 24: 518-528.
- Barry, I. 1994. Artes da Alta Amazonia (Pp. 187-193). In: *Arte Precolombina na coleção Barbier-Mueller de Xenebra*. Consorcio da Cidade de Santiago. Santiago de Compostela.
- Bendazzoli, C.; Francisco, R.A. & Guimarães, M.A. 2009. Arqueologia de um sambaqui em abrigo, Ilhabela-SP. *Revista do Museu de Arqueologia e Etnologia, São Paulo* 19: 381-391.
- Bennett, E.L. & Robinson, J.G. 2000. Hunting for sustainability: the start of a synthesis. Pp. 499-520. In: *Hunting for sustainability in tropical forests* (Robinson, J.G. & Bennett, E.L., eds.). Columbia University Press, New York.
- Bitencourt, A.L.V. & Krauspenhar, P.M. 2006. Possible prehistoric anthropogenic effect on *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze expansion during the late Holocene. *Revista Brasileira de Paleontologia* 9: 109-116.
- Blanco, G.; Tella, J.L.; Díaz-Luque, J.A. & Hiraldo, F. 2019. Multiple external seed dispersal challenge the megafaunal síndrome anachronism and the surrogate ecological function of livestock. *Front. Ecol. Evol.* 7: 328. DOI: 10.3389/fevo.2019.00328
- Bleher, B. & Böhning-Gaese, K. 2001. Consequences of frugivory diversity for seed dispersion, seedling establishment and the spatial pattern of seedlings and trees. *Oecologia* 129: 385-394.
- Bondar, G. 1964. *Palmeiras do Brasil*. Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo. Instituto de Botânica. Boletim nº 2. São Paulo. 159 p.
- Borchsenius F. & Moraes R., M. 2006. Diversidad y usos de palmeras andinas (Arecaceae) (Pp. 412-433). In: *Botánica Económica de los Andes Centrales* (Moraes R., M.; Ollgaard, B.; Kvist, L.P.; Borchsenius, F. & Balslev, H., eds.). Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.
- Brewer, S.W. 2001. Predation and dispersion of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos* 92: 245-255.
- Bueno, L.; Dias, A. S. & Steele, J. 2013. The Late Pleistocene/Early Holocene archaeological record in Brazil: A georeferenced database. *Quaternary International* 301: 74-93. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.03.042>

- Bullock, J.M.; Bonte, D.; Pufal, G.; Carvalho, C.S.; Chapman, D.S.; García, C.; García, D.; Matthysen, E. & Delgado, M.M. 2018. Human-mediated dispersal and the rewiring of spatial networks. *Trends in Ecology & Evolution* 33: 958-970. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.09.008>
- Bush, M.B. et al., 2021. Widespread reforestation before European influence on Amazonia. *Science* 372: 484-487.
- Capriles, J.M.; Santoro, C.M.; George, R.J.; Bedregal, E.F.; Kennett, D.J.; Kistler, L. & Rothhammer, F. 2021. Pre-Columbian transregional captive rearing of Amazonian parrots in the Atacama Desert. *PNAS* 118 (15): e2020020118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2020020118>
- Cardim, F. 1980. *Tratados da terra e gente do Brasil*. Coleção Reconquista do Brasil (Nova Série). Editora Itatiaia Limitada e Editora da Universidade de São Paulo. Belo Horizonte. 206 p.
- Carpenter, S.R. & Lodge, D.M. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem process. *Aquat. Bot.* 26: 341 - 370.
- Caughlin, T.T.; Ferguson, J.M.; Lichstein, J.W.; Zuidema, P.A.; Bunyavejchewin, S. & Levey, D.J. 2015. Loss of animal seed dispersal increases extinction risk in a tropical tree species due to pervasive negative density dependence across life stages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282. 2014095. <https://doi.org/10.1019/rspb.2014.2095>
- Chagnon, N.A. 2006. *Yanomamö; la última gran tribu*. Alba Editorial. Barcelona.
- Charalambidou, I. & Santamaría, L. 2002. Waterbirds as endozoochorous dispersers of aquatic organisms: a review of experimental evidence. *Acta Oecologica* 23: 165-176.
- Claro-Jr, L; Ferreira, E.; Zuanon, J. & Araujo-Lima, C. 2004. O efeito da floresta alagada na alimentação de três espécies de peixes onívoros em lagos de varzea da Amazônia Central, Brasil. *Acta Amazonica* 34: 133-137.
- Clausen, P.; Nolet, B.A.; Fox, A.D. & Klaassen, M. 2002. Long-distance endozoochorous dispersion of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe - a critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica* 23: 191-203.
- Clement, C.R. 1988. Domestication of the pejibaye palm (*Bactris gasipaes*): past and present (Pp. 155-174). In: The palm – tree of life. *Advances in economic botany* 6 (Balick, M.J., ed.). New York Botanical Garden. New York.
- Clement, C.R. 1995. Pejibaye (*Bactris gasipaes*) (Pp. 383-388). In: *Evolution of crop plants* (Smart, J. & Simmonds, N.W., eds.). 2nd Ed. Longman. London.
- Clement, C.R. 1999a. 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Econ. Bot.* 53: 188-202.
- Clement, C.R. 1999b. 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources. II. Crop biogeography at contact. *Econ. Bot.* 53: 203-216.

- Clement, C.R. 2006. Domesticação de paisagens e plantas amazônicas – a interação de etnobotânica, genética molecular e arqueologia (Pp. 97-112). In: *Pueblos y paisajes antiguos en la selva amazónica* (Marcote-Rios, G; Mora-Camargo, S. & Franky-Calvo, C., eds.). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Taraxacum, Bogotá.
- Clement, C.R.; Bernal, R.; Montes Rodrigues, M.E.; Marmolejo, D. 2005. Origin and diffusion of Neotropical crops – interactions among linguistics, ethnobotany, archaeology and genetics (Pp. 63-64). In: *International Symposium on Historical Linguistics in South America*. Livro de Resumos. Universidade Federal do Pará & Museu Paraense Emílio Goeldi. Belém (Pará).
- Clement, C.R.; Cristo-Araújo, M.; d'Eeckenbrugge, G.C.; Pereira, A.A. & Picanço-Rodrigues, D. 2010. Origin and domestication of native Amazonian crops. *Diversity* 2: 72-106. DOI: 10.3390/d2010072
- Clement, C.R.; Cristo-Araújo, M.; d'Eeckenbrugge, G.C.; Reis, V.M.; Lehnebach, R. & Picanço-Rodrigues, D. 2017. Origin and dispersal of domesticated Peach Palm. *Front. Ecol. Evol.* 5: 148. DOI: 10.3389/fevo.2017.00148
- Clement, C.R.; Denevan, W.M.; Heckenberger, M.J.; Junqueira, A.B.; Neves, E.G.; Teixeira, W.G. & Woods, W.I. 2015. The domestication of Amazonia before European conquest. *Proc. R. Soc. B.* 282: 20150813. <http://dx.doi.org/10.1098/rspd.2015.0813>.
- Clement, C.R.; Klüppel, M.P.; German, L.A.; Almeida, S.S.; Major, J.; Aragão, L.E.O.C.; Guix, J.C.; Lleras, E.; WinklerPrins, A.M.G.A.; Hecht, S.B.; McCann, J.M. 2009. Diversidade vegetal em solos antrópicos da Amazônia (Pp. 146-161). In: *As terras pretas de índio da Amazônia: sua caracterização e uso deste conhecimento na criação de novas áreas* (Teixeira, W.G.; Kern, D.C.; Madari, B.E.; Lima, H.N and Woods, W., eds.). CD ROM, Embrapa. Manaus.
- Clement, C.R.; Rival, L. & Cole, D.M. 2009. Domestication of peach palm (*Bactris gasipaes*): the roles of human mobility and migration (Pp. 115-140). In: *Mobility and migration in indigenous Amazonia: contemporary ethnoecological perspectives* (Alexiades, M.N., ed.). Berghahn Books. New York.
- Corlett, R.T. 1998. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biological Review* 73: 413-448.
- Corrêa, C.G. 1994. Artes da Amazonia. In: *Arte Precolombina na coleção Barbier-Mueller de Xenebra. Consorcio da Cidade de Santiago*. Santiago de Compostela. p. 173-186.
- Correa, S.B.; Winemiller, K.O.; López-Fernández, H. & Galetti, M. 2007. Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *BioScience* 57: 748-756.
- Couvreur, T.L.P.; Billotte, N.; Risterucci, A.-M.; Lara, C.; Vigouroux, Y.; Ludeña, B.; Pham, J.-L & Pintaud, J.-C. 2006. Close genetic proximity between cultivated and wild *Bactris gasipaes* Kunth revealed by microsatellite markers in Western Ecuador. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53: 1361-1373.

- Cristo-Araújo, M. de; Maciel dos Reis, V.; Picanço Rodrigues, D. & Clement, C.R. 2013. Domestication of peach palm in Southwestern Amazonia. *Tipiti: Journal of the Society for Anthropology of Lowland South America* 11(2): 79-80.
- Cristóvão de Lisboa, F. 1967 (1627). *História dos Animais e Árvores do Maranhão*. Arquivo Histórico Ultramarino e Centro de Estudos Históricos Ultramarinos. Lisboa.
- Cullen, L.; Bodmer, R.E. & Pádua, C.V. 2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic forests, Brazil. *Biological Conservation* 95: 49-56.
- Del Hoyo, J.; Elliott, A. & Sargatal, J. (eds.) 1994. *Handbook of the birds of the World. Vol. 2. New World Vultures to Guineafowl*. Lynx Edicions. Barcelona. 638 p.
- Denevan, W.M. 1992. The pristine myth: The landscape of the Americas in 1492. *Annals of the Association of American Geographers* 82: 369-385.
- Denevan, W.M. 2012. Rewriting the Late Pre-European History of Amazonia. *Journal of Latin American Geography* 11: 9-24.
- Dickau, R.; Bruno, M.C.; Iriarte, J.; Prümers, H.; Jaimes Betancourt, C.; Holst, I. & Mayle, F.E. 2012. Diversity of cultivars and other plant resources used at habitation sites in Llanos de Mojos, Beni, Bolivia: evidence from macrobotanical remains, starch grains and phytoliths. *Journal of Archaeological Science* 39: 357-370.
- Donatti, C.I.; Guimarães Jr., P.R. & Galetti, M. 2009. Seed dispersal and predation in the endemic Atlantic rainforest palm *Astrocaryum aculeatissimum* across a gradient of seed disperser abundance. *Ecological Research* 24: 1187-1195.
- Ellis, E.C. et al. 2021. People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *PNAS* 118 (17): e2023483118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023483118>
- Eriksen, L. 2011. *Nature and culture in prehistoric Amazonia. Using G.I.S. to reconstruct ancient ethnogenetic processes from archaeology, linguistics, geography, and ethnohistory*. Faculty of Social Sciences. Lund University. Lund. 364 p.
- FAO-FILAC 2021. *Los pueblos indígenas y tribales y la gobernanza de los bosques. Una oportunidad para la acción climática en América Latina y el Caribe*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). Santiago de Chile. 150 p. <https://doi.org/10.4060/cb2953es>
- Fernandes, J.L. 1941. Os Caingangues de Palmas. *Arquivos do Museu Paranaense* 1: 161-229.
- Ferreira, A.R. 1791. Carta dirigida ao Governador e Capitão-General João de Albuquerque de Melo Pereira e Cáceres [Sobre os aldeamentos dos índios guaicurus e a escravidão que estes fizeram com duas negras fugitivas de uma rebelião de escravos numa fazenda dos arredores de Cuiabá] (Pp. 19-27). In: (2005). *Viagem ao Brasil de Alexandre Rodrigues Ferreira. Coleção Etnográfica* (Soares, J.P.M. & Ferrão, C., orgs.). Vol. III. Kapa Editorial.

- Figuti, L. 1993. O homem pré-histórico, o molusco e o sambaqui: considerações sobre a subsistência dos povos sambaquieiros. *Rev. do Museu de Arqueologia e Etnologia, S. Paulo* 3: 67-80.
- Figuti, L. & Klökler, D.M. 1996. Resultados preliminares dos vestígios zooarqueológicos do sambaqui Espinheiros II (Joinville, SC). *Rev. do Museu de Arqueologia e Etnologia, S. Paulo* 6: 169-187.
- Florence, H. 1977. *Viagem fluvial do Tietê ao Amazonas de 1825 a 1829*. Editora Cultrix / Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo. 311 p.
- Ford, A. 2020. The Maya forest: a domesticated landscape (Pp. 519-539). In: *The Maya world* (Hutson, S.R. & Ardren, T., eds.). Routledge. New York.
- Forget, P-M. 1990. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpinaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 6: 459-468.
- Forget, P-M. 1991. Scatterhorading of *Astrocaruym paramaca* by *Proechimys* in French Guiana: comparison with *Myoprocta exilis*. *Tropical Ecology* 32: 155-167.
- Forget, P-M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 12: 751-761.
- Fragoso, J.M.V. & Huffman, J. 2000. Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafaunal element in Amazonia, the tapir. *Journal of Tropical Ecology* 16: 369-385.
- Fragoso, J.M.V.; Silvius, K.M. & Correa, J.A. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84: 1998-2006.
- Galetti, M.; Donatti, C.I.; Pires, A.S.; Guimarães Jr., P.R. & Jordano, P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141-149.
- Galetti, M. & Guimarães, P.R., Jr. 2004. Seed dispersal of *Attalea phalerata* (Palmae) by Crested caracaras (*Caracara plancus*) in the Pantanal and a review of frugivory by raptors. *Ararajuba* 12: 133-135.
- Gessert, S.; Iriarte, J.; Ríos, R.C. & Behling, H. 2011. Late Holocene vegetation and environmental dynamics of the *Araucaria* forest region in Misiones Province, NE Argentina. *Review of Paleobotany and Palynology* 166: 29-37
- Giroldo, A.B.; Nascimento, A.R.T.; Silva, P.P.F. & Pinho Júnior, G.V. 2012. Population structure and diversity of *Attalea phalerata* Mart. Ex. Spreng. (Arecaceae) in a semideciduous forest. *Revista Árvore, Viçosa-MG* 36: 637-645.
- Godoy, J.R.; Petts, G.; Salo, J. 1999. Riparian flooded forests of the Orinoco and Amazon basins: a comparative review. *Biodiversity and Conservation* 8: 551-586.

- Gorchov, D.L.; Palmeirim, J.M.; Jaramillo, M. & Ascorra, C.F. 2004. Dispersal of seeds of *Hymenaea courbaril* (Fabaceae) in a logged rain forest in the Peruvian Amazonian. *Acta Amazonica* 34: 251-259.
- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaitá, Amazonia. *Biotropica* 10: 170-183.
- Goulding, M. 1980. Interactions of fish with fruits and seeds. Pp. 217-232. In: *The fishes and the forests. Explorations in Amazonian natural history* (Goulding, M., ed.). California.
- Goulding, M. 1983. The role of fishes in seed dispersal and plant distribution in Amazonian floodplain ecosystems. *Sonderbd Naturwiss, Hamburg* 7: 271-283.
- Guimarães, P.R. Jr.; Galetti, M.; Jordano, P. 2008. Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PLoS ONE* 3(3): e1745. doi: 10.1371/journal.pone.0001745.
- Guix, J.C. 1995. *Aspectos da frugivoria, disseminação e predação de sementes por vertebrados nas florestas nativas do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil*. PhD Thesis. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Guix, J.C. 1996. Aspectos da frugivoria, disseminação e predação de sementes por vertebrados nas florestas nativas do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. *Col·lecció de Tesis Doctorals Microfitxades núm. 2798*. Publicacions Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Guix, J.C. 1997. Cat communities in six areas of the State of São Paulo, southeastern Brazil, with observations on their feeding habits. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 5: 16-38.
- Guix, J.C. 2000. Seed dispersal and colonization of allochthonous fleshy fruiting species in forest fragments of SE Brazil (Pp. 17-18). In: *1º Simpósio sobre Espécies Exóticas (Livro de Resumos)*. Liga para a Protecção da Natureza. Lisboa.
- Guix, J.C. 2005. Evidence of old anthropic effects in forests at the confluence of the Caurés and Negro rivers – NW Amazonia: the role of Indians and Caboclos. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 8(1): 1-27.
- Guix, J.C. 2006a. Evidence of archaeophytes in Amazonian forests: an assessment to seed dispersal by Indian in pre-Columbian times. In: *4th European Conference on Biological Invasions, Vienna* (Rabistch, W.; Klingenstein, F. & Essl, F., eds.). NEOBIOTA. BfN-Skripten 184: 140. Bundesamt für Naturschutz. Bonn.
- Guix, J.C. 2006b. Complex plant-disperser-pest interactions in NW Amazonia: beetle larvae and companions travelling inside *Attalea maripa* palm nuts. *Orsis* 21: 83-90.
- Guix, J.C. 2007. On the origin of agriculture in lowland South America: a biological perspective for an archeological problem. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 9 (supplement): 1-26 (+ appendix).
- Guix, J.C. 2009. Amazonian forests need Indians and Caboclos. *Orsis* 24: 33-40.

- Guix, J.C. 2010. *Interferências antrópicas nos sistemas naturais do Parque Estadual de Ilhabela: propostas para o plano de manejo*. Relatório preliminar. Universitat de Barcelona. Barcelona. 65 p + anexo.
- Guix, J.C. 2015. El mito de las florestas vírgenes. *Quercus* 348: 90.
- Guix, J.C. 2017. Biogeografía, ecología y conservación en la Neopangea: nuevos retos en Brasil. *Orsis* 31: 3-20.
- Guix, J.C. 2020. Dispersión de quelonios por humanos en el neotrópico: implicaciones genéticas, ecológicas y biogeográficas. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 10: 1-16.
- Guix, J.C. & Ruiz, X. 1995. Toucans and thrushes as potential dispersers of seed-predatory weevil larvae in southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 73: 745-748.
- Guix, J.C.; Martín, M. & Leonel, C. 2005. Threatened plant-frugivore mutualisms in a Brazilian Atlantic rainforest island: report on fieldwork on Ilha de São Sebastião. *Grupo Estud. Ecol., Sér. Doc.* 8(2): 1-25.
- Guix, J.C. & Ruiz, X. 1997. Weevil larvae dispersal by guans in Southeastern Brazil. *Biotropica* 29: 522-525.
- Guix, J.C. & Ruiz, X. 1998. Intensive folivory by *Thraupis sayaca* (Emberizidae: Thraupinae) in southeastern Brazil. *Ararajuba* 6: 138-140.
- Guix, J.C. & Ruiz, X. 2000. Plant-disperser-pest evolutionary triads: how widespread are they? *Orsis* 15: 121-126.
- Guy-Haim, T. et al., 2017. A novel marine bioinvasion vector: Ichthyochory, live passage through fish. *Limnology and Oceanography Letters* 2017. DOI: 10.002/lol2.10039
- Halenar, L.B. & Rosenberger, A.L. 2013. A closer look at the "Protopithecus" fossil assemblages: new genus and species from Bahia, Brazil. *Journal of Human Evolution* 65: 374-390 DOI: 10.1016/j.jhevol.2013.07.008
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): The inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae) (Pp. 285-308). In: *Frugivores and seed dispersal* (Estrada, A. & Fleming, T.H., eds.). W. Junk Publishers. Dordrecht.
- Haugaasen, J.M.T.; Haugaasen, T.; Peres, C.A.; Gribel, R. & Wegge, P. 2010. Seed dispersal of the Brazil nut tree (*Bertholletia excelsa*) by scatter-hording rodents in a central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 26: 251-262.
- Heckenberger, M. 2002. Rethinking the Arawakan diaspora: Hierarchy, regionality, and the Amazonian formative (Pp. 99-122). In: *Comparative Arawakan histories: Rethinking language family and culture area in Amazonia* (Hill, J.D. & Santos-Granero, F., eds.). University of Illinois Press. Urbana.
- Heckenberger, M.; Kuikuro, A.; Kuikuro, U.T.; Russell, J.C.; Schmidt, M.; Fausto, C.; Franchetto, B. 2003. Amazonia 1492: pristine forest or cultural parkland? *Science* 301: 1710-1714.

- Heckenberger, M.; Russell, J.C.; Fausto, C.; Toney, J.R.; Schmidt, M.J.; Pereira, E.; Franchetto, B.; Kuikuro, A. 2008. Pre-Columbian Urbanism, anthropogenic landscapes and the future of Amazon. *Science* 321: 1214-1217.
- Herrera, C.M. 1982. Defence of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *American Naturalist* 120: 219-241.
- Herrera, C.M. 1985. Aposematic insects and six-legged fruits: incidental short-circuiting of their defense by frugivorous birds. *American Naturalist* 126: 286-293.
- Hirsch, B.T.; Kays, R.; Pereira, V.E. & Jansen, P.A. 2012. Directed seed dispersal towards areas with low conspecific tree density by a scatter-hording rodent. *Ecology Letters*. doi: 10.1111/ele. 12000.
- Hoehne, F.C. 1946 (Reimpresión de 1979). *Frutas indígenas*. Instituto de Botânica (Publicação da Série "D"). Secretaria da Agricultura, Indústria e Comércio. São Paulo. 88 p.
- Horn, M.H.; Correa, S.B.; Parolin, P.; Pollux, B.J.A.; Anderson, J.T.; Lucas, C.; Widmann, P.; Tjiu, A.; Galetti, M. & Goulding, M. 2011. Seed dispersal by fishes in tropical and temperate freshwaters: The growing evidence. *Acta Oecologica* 37: 561-577.
- Hornborg, A. 2005. Ethnogenesis, regional integration, and ecology in prehistoric Amazonia: Toward a system perspective. *Curr. Anthropol.* 46: 589-620. DOI: 10.1086/431530
- Howe, H.F.; Schupp, E.W. & Westley, L.C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Hubbe, A.; Hubbe, M.; Neves, W. 2007. Early Holocene survival of megafauna in South America. *Journal of Biogeography* 34: 1642-1646.
- Hueck, K. 1953. *Distribuição e habitat natural do pinheiro do Paraná (Araucaria angustifolia)*. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras. Universidade de São Paulo. Botânica. V.10, p. 5-24.
- Hueck, K. 1972. *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica* (Trad. Hans Reichardt). Ed. Universidade de Brasília – Ed. Polígono. São Paulo.
- Iriarte, J. & Behling, H. 2007. The expansion of Araucaria forests in the southern Brazilian highlands during the last 4000 years and its implications for the development of the Taquara/Itararé Tradition. *Environmental Archaeology* 12: 115-127.
- Iriarte, J.; Elliott, S.; Maezumi, S.Y.; Alves, D.; Gonda, R.; Robinson, M.; Souza, J.G.; Watling, J. & Handley, J. 2020. The origins of Amazonian landscapes: Plant cultivation, domestication and spread of food production in tropical South America. *Quaternary Science Reviews* 248: 106582. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106582>
- Jansen, P.A.; Bongers, F. & Hemerik, L. 2004. Seed mass and mast seedling enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs* 74: 569-589.

- Janzen, D.H.; Martin, P.S. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* 215: 19-27.
- Johnson, D.V. 1998. *Tropical palms*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Non-wood forests products nº 10. Rome. 166 p.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145: 163-191.
- Jorge, M.L.S.P. 2008. Effects of forest fragmentation on two sister genera of Amazonian rodents (*Myoprocta acouchy* and *Dasyprocta leporina*). *Biological Conservation* 141: 617-623.
- Jorge, M.S.P. & Peres, C.A. 2005. Population density and home range size of red-rumped agoutis (*Dasyprocta leporina*) within and outside a natural Brazil nut stand in Southeastern Amazonia. *Biotropica* 37: 317-321.
- Jorge, M.L.S.P. & Howe, H.F. 2009. Can forest fragmentation disrupt a conditional mutualism? A case from central Amazon. *Oecologia* 161: 709-718.
- Kahn, F. 2008. The genus *Astrocaryum* (Arecaceae) / El género *Astrocaryum* (Arecaceae). *Rev. peru. biol.* 15 (supl. 1): 29-46.
- Kew 2013. *The plant list*. Kew Royal Botanic Gardens. Version 1.1 (September 2013). www.theplantlist.org
- Kitamura, S.; Yumoto, T.; Poonswad, P.; Chuailua, P.; Plongmai, K.; Maruhashi, T. & Noma, N. 2002. Interactions between fleshy fruits and frugivores in a tropical seasonal forest in Thailand. *Oecologia* 133: 559-572.
- Koenigswald, G. von 1908. Die Coroados im sudlichen Brasilien. *Globus* 1908, 27-32.
- Kronborg, M.; Grández, C.A.; Ferreira, E. & Balslev, H. 2008. *Aphandra natalia* (Arecaceae) – a little known source of piassaba fibers from the Western Amazon. *Rev. peru. biol.* 15 (supl. 1): 103-113.
- Kubitzki, K. 1985. The dispersal of forest plants (Pp. 192-206). In: *Key environments: Amazonia* (Prance, G.T. & Lovejoy, T.E., eds.). Pergamon.
- Kubitzki, K. & Ziburski, A. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26: 30-43.
- Lauterjung, M.B. 2017. *Evidências genéticas da ação antrópica pré-colombina sobre a expansão da Araucaria angustifolia*. Tese de Mestrado. Universidade Federal de Santa Catarina. Florianópolis. 93 p.
- Leighton, M. & Leighton, D.R. 1983. Vertebrate response to fruiting seasonality within a Bornean rain forest (Pp. 181-196). In: *Tropical rain forest: ecology and management* (Sutton, S.L.; Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C., eds). Blackwell, London.

Lescano, C.H.; Oliveira, I.P.; Freitas de Lima, F.O.; Baldivia, D.S.; Justi, P.N.; Cardoso, C.A.L.; Raposo Júnior, J.L. & Sanjinez-Argandoña, E.J. 2018. Nutritional and chemical characterizations of fruits obtained from *Syagrus romanzoffiana*, *Attalea dubia*; *Attalea phalerata* and *Mauritia flexuosa*. *Journal of Food Measurement and Characterization* 12: 1284. <https://doi.org/10.1007/s11694-018-9742-3>

Levis, C. 2018. *Domestication of Amazonian forests*. PhD Thesis. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia and Wageningen University. Wageningen. 267 p.

Levis, C.; Flores, B.M.; Moreira, P.A.; Luize, B.G.; Alves, R.P.; Franco-Moraes, J.; Lins, J.; Konings, E.; Peña-Claros, M.; Bongers, F.; Costa, F.R.C. & Clement, C.R. 2018. How people domesticated Amazonian forests. *Front. Ecol. Evol.* 5 (171): 1-21. DOI: 10.3389/fevo.2017.00171

Levis, C.; Souza, P.F.; Schietti, J.; Emilio, T.; Pinto, J.L.P.V.; Clement, C.R. & Costa, F.R.C. 2012. Historical human footprint on modern tree species composition in the Purus-Madeira interfluvium, Central Amazonia. *PLoS ONE* 7(11): e48559. DOI: 10.1371/journal.pone.0048559

Levis, C. et al. 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian forest composition. *Science* 355: 925-931.

Levis, C.; Peña-Claros, M.; Clement, C.R.; Costa, F.R.C.; Alves, R.P.; Ferreira, M.J.; Figueiredo, C.G. & Bongers, F. 2020. Pre-Columbian soil fertilization and current management maintain food resource availability in old-growth Amazonian forests. *Plant Soil*. <https://doi.org/10.1007/s11104-020-04461-z>

Lobova, T.A.; Geiselman, C.K. & Mori, S.A. 2009. *Seed dispersal by bats in the Neotropics (Memoris of the New York Botanical Garden)*. New York Botanical Garden. New York. 465 p.

Lombardo, U.; Iriarte, J.; Hilbert, L.; Ruiz-Pérez, J.; Capriles, J.M. & Veit, H. 2020. Early Holocene crop cultivation and landscape modification in Amazonia. *Nature* 581 (7807): 190-193. DOI: 10.1038/s41586-020-2162-7

Lorenzi, H. 2002a. *Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol. 1. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda. São Paulo. 384 p.

Lorenzi, H. 2002b. *Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol. 2. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda. São Paulo. 384 p.

Lorenzi, H. 2009. *Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Vol. 3. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda. São Paulo. 384 p.

Lorenzi, H.; Côrtes de Lacerda, M.T. & Bacher, L.B. 2015. *Frutas no Brasil nativas e exóticas (de consumo in natura)*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda. Nova Odessa. 768 p.

- Macía, M.J.; Armesilla, P.J.; Cámara-Leret, R.; Paniagua-Zambrava, N.; Villalba, S.; Balslev, H. & Pardo-de-Santayana, M. 2011. Palm uses in Northwestern South America: a quantitative review. *Bot. Rev.* 77: 462-570.
- Marcote-Ríos, G.; Aceituno, F.J.; Iriarte, J.; Robinson, M. & Chaparro-Cárdenas, J.L. 2021. Colonisation and early peopling of the Colombian Amazon during the Late Pleistocene and the Early Holocene: New evidence from La Serranía La Lindosa. *Quaternary International* 578: 5-19. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2020.04.026>
- Martín Rubio, M. del C. 1991. *Historia de Maynas, un paraíso perdido en el Amazonas* (Descripciones de Francisco Requena). Ediciones Atlas. Madrid. 117 p.
- Martínez-Crovetto, R. 1968. La alimentación entre los indios guaraníes de misiones (República Argentina). *Etnobiológica* (Corrientes) 4: 1-24.
- Maunder, M.; Page, W.; Mauremootoo, J.; Payendee, R.; Mungroo, Y.; Malikovic, A.; Vericel, C. & Lyte, B. 2002. The decline and conservation management of the threatened endemic palms of the Mascarene Islands. *Oryx* 36: 56-65.
- Meehan, H.J.; McConkey, K.R. & Drake, D.R. 2002. Potential disruptions to seed dispersion mutualisms in Tonga, Western Polynesia. *Journal of Biogeography* 29: 695-712.
- Meiga, A.Y.Y. 2012. *Mamíferos e a regeneração da palmeira Attalea dubia em uma área de Mata Atlântica na Região Sudoeste do Estado de São Paulo, Brasil*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de São Carlos. Sorocaba. 75 p.
- Mesa, L. & Galeano, G. 2013. Usos de las palmas en la Amazonia Colombiana. *Caldasia* 35: 351-369.
- Miceli-Méndez, C.L.; Ferguson, B.G. & Ramírez-Marcial, N. 2008. Seed dispersal by cattle: natural history and applications to Neotropical forest restoration and agroforestry (Pp. 165-191). In: *Post-agricultural succession in the Neotropics* (R.W. Myster, ed.). Springer. DOI: 10.1007/978-0-387-33642-8_7
- Mittelman, P.; Kreischer, C.; Pires, A.S. & Fernandez, F.A.S. 2020. Agouti reintroduction recovers seed dispersal of a large-seeded tropical tree. *Biotropica* 2020, 00: 1-9. DOI: 10.1111/btp.12788
- Mittelman, P.; Pires, A.S. & Fernandez, F.A.S. 2021. The intermediate dispersal hypothesis: seed dispersal is maximized in area with intermediate usage by hoarders. *Plant. Ecol.* 222: 221-231. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01100-6>
- Moles, A.T. & Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92: 372-383.
- Moreira, P.A.; Mariac, C.; Zekraoui, L.; Couderc, M.; Rodrigues, D.P.; Clement, C.R. & Vigouroux, Y. 2017. *Evolutionary Applications* 10: 577-589. DOI: 10.1111/eva.12474

- Neves, W.; Hubbe, A. & Karmann, I. 2007. New accelerator mass spectrometry (AMS) ages suggest a revision of the electron spin resonance (ESR) middle Holocene dates obtained for a *Toxodon platensis* (Toxodontidae, Mammalia) from southeast Brazil. *Radiocarbon* 49: 1411-1412.
- Ochoa-Gaona, S.; González-Espinosa, M.; Meave, J.A. & Bon, V.S. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13: 867-884.
- Odonne, G.; van den Bel, M.; Burst, M.; Brunaux, O.; Bruno, M.; Dambrine, E.; Davy, D.; Desprez, M.; Engel, J.; Ferry, B.; Freycon, V.; Grenand, P.; Jérémie, S.; Mestre, M.; Molino, J.F.; Petronelli, P.; Sabatier, D. & Hérault, B. 2019. Long-term influence of early human occupations on current forest of Guiana Shield. *Ecology*. <https://doi.org/10.1002/ecy.2806>
- Oliveira, J.E. de 2000. O uso tradicional da palmeira acuri pelos índios Guató e suas implicações para a arqueologia do Pantanal (Anais da X Reunião Científica SAB). *Clio Série Arqueológica* 14: 281-298.
- Olmos, F.; Pardini, R.; Boulhosa, R.L.P.; Burgi, R. & Morsello, C. 1999. Do tapirs steal food palm seed predators or give them a lift? *Biotropica* 31: 375-379.
- Pacheco, L.F. & Simonetti, J.A. 2000. Genetic structure of a Mimosoid tree deprived of its seed disperser, the spider monkey. *Conservation Biology* 14: 1766-1775.
- Pedrosa, H.C.; Clement, C.R. & Schietti, J. 2018. The domestication of the Amazon Tree Grape (*Pourouma cecropiifolia*) under an ecological lens. *Front. Plant Sci.* 9: 203. DOI: 10.3389/fpls.2018.00203
- Peres, C.A. & Baider, C. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 13: 595-616.
- Peres, C.A. & van Roosmalen, M.G.M. 2002. Patterns of primate frugivory in Amazonia and the Guianan shield: implications to the demography of large-seeded plants in overhunted forests. In: *Frugivory and seed dispersion: ecological, evolutionary and conservation issues* (Levey, D.; Galetti, M. & Silva, W., eds.). CABI Publishing. Oxford.
- Peters, C.M. 2000. Precolumbian silviculture and indigenous management of neotropical forests (Pp. 203-223). In: *Imperfect balance: Landscape transformations in the precolumbian America* (Lentz, D.L., ed.). Columbia University Press. New York.
- Peters, C.M.; Balick, M.J.; Kahn, F.; Anderson, A.B. 1989. Oligarchic forests of economic plants in Amazonia: Utilization and conservation of an important tropical resource. *Conservation Biology* 3: 341-349.
- Petersen, J.B.; Neves, E. & Heckenberger, M.J. 2001. Gift from the past: *Terra Preta* and prehistoric amerindian occupation in Amazonia (Pp. 86-105). In: *Unknown Amazon: Culture in nature in ancient Brazil* (McEwan, C.; Barreto, C. and Neves, E., eds.). The British Museum Press. London.

- Piedade, M.T.F.; Parolin, P. & Junk, W.J. 2006. Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water floodplains. *Rev. Biol. Trop.* 54: 1171-1178.
- Pimentel, D.S. & Tabarelli, M. 2004. Seed dispersal of the Palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 36: 74-84.
- Pires, M.M.; Galetti, M.; Donatti, C.I.; Pizo, M.A.; Dirzo, R. & Guimarães Jr., P.R. 2014. Reconstructing past ecological networks: the reconfiguration of seed-dispersal interactions after megafaunal extinction. *Oecologia* 175: 1247-1256.
- Pires, M.M.; Guimarães, P.R.; Galetti, M. & Jordano, P. 2018. Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. *Ecography* 41: 153-163. DOI: 10.1111/ecog.03163
- Pizo, M.A. 2002. The seed-dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic forest (Pp. 129-143). In: *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation* (Levey, D.J.; Silva, W.R. and Galetti, M., eds.). CAB International.
- Politis, G. 2001. Foragers of the Amazon. The last survivors or the first to succeed? (Pp. 26-49). In: *Unknown Amazon. Culture in Nature in Ancient Brazil* (McEwan, C.; Barreto, C. & Neves, E, eds.). The British Museum Press. 304 p.
- Prado, J.L.; Martinez-Maza, C. & Alberdi, M.T. 2015. Megafauna extinction in South America: A new chronology for the Argentine Pampas. *Palaeogeography. Palaeoclimatology, Palaeoecology* 425: 41-49. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2015.02.026>
- Prejs, A. 1984. Herbivory by temperate freshwater fishes and its consequences. *Environ. Biol. Fish* 10: 281 - 296.
- Ramírez, B.H.; Parrado-Rosselli, A. & Stevenson, P. 2009. Seed dispersal of a useful (*Astrocaryum chambira* Burret) in three Amazonian forests with different human intervention. *Revista Colombiana Forestal* 12: 5-16.
- Ribeiro, J.F. & Viera, E.M. 2013. Interactions between a seed-eating neotropical rodent, the Azara's agouti (*Dasyprocta azarae*), and the Brazilian "pine" *Araucaria angustifolia*. *Austral Ecology* 39: 279-287. doi: 10.1111/aec. 12077.
- Ribeiro, L.F.; Conde, L.O.M. & Tabarelli, M. 2010. Predação e remoção de sementes de cinco espécies de palmeiras por *Guerlinguetus ingrami* (Thomas, 1901) em um fragmento urbano de Floresta Atlântica Montana. *Rev. Árvore* 34: 637-649.
- Ribeiro, M.B.N.; Jerozolimski, A.; de Robert, P.; Salles, N.V.; Kayapó, B.; Pimentel, T.P. & Magnusson, W.E. 2014. Anthropogenic landscape in Southeastern Amazonia: Contemporary Impacts of low-intensity harvesting and dispersal of Brazil nuts by the Kayapó indigenous people. *PLoS ONE* 9(7): e102187. DOI: 10.1371/journal.pone.0102187
- Rice, H. 1978. *Exploração na Guiana Brasileira*. Série Reconquista do Brasil, vol. 47. Editora da Universidade de São Paulo / Livraria Itatiaia Editora Ltda. Belo Horizonte. 63 p. + iconografia.

- Rival, L.M. 2002. *Trekking through history: the huaorani of Amazonian Ecuador*. Columbia University Press. New York.
- Roberts, P.; Hunt, C.; Arroyo-Kalin, M.; Evans, D. & Boivin, N. 2017. The deep human prehistory of global tropical forests and its relevance for modern conservation. *Nature Plants* 3 (17093): 1-9. DOI: 10.1038/nplants.2017.93
- Robinson, M.; De Souza, J.G.; Maezumi, S.Y.; Cárdenas, M.; Pessenda, L.; Prufer, K.; Corteletti, R.; Scunderlick, D.; Mayle, F.E.; De Blasis, P. & Iriarte, J. 2018. Uncoupling human and climate drivers of late Holocene vegetation change in southern Brazil. *Scientific Reports* 8: 7800. doi: 10.1038/s41598-018-24429-5
- Roksandic, M.; Souza, S.M.; Eggers, S.; Burchell, M. & Klökler, D. 2014. *The cultural dynamics of shell-matrix sites*. University of New Mexico Press. Albuquerque.
- Roosevelt, A.C.; Costa, M.L.; Machado, L. & Schick, K. 1996. Paleoindians cave dwellers in the Amazon: the peopling of the Americas. *Science* 272: 373-384.
- Rosenthal, G.A. & Janzen, D.H. (eds.) 1979. *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York.
- Rossetti, D.F.; Toledo, P.M. de & Góes, A.M. 2005. New geological framework for Western Amazonia (Brazil) and implications for biogeography and evolution. *Quaternary Research* 63: 78-89.
- Rossetti, D.F., Toledo, P.M. de; Moraes-Santos, H.M. & Santos Jr., A.E.A. 2004. Reconstructing habitats in Central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon and isotope analysis. *Quaternary Research* 61: 289-300.
- Rostain, S. 2012. Where the Amazon river meet the Orinoco river: Archaeology of the Guianas. *Amazônia* 4 (1): 10-28. DOI: 10.18542/amazonica.v4i1.880
- Sainz Ollero, H.; Sainz Ollero, H.; Suárez Cardona, F. & Vázquez de Castro Ontañón, M. 1989. *José Sánchez Labrador y los naturalistas jesuitas del Río de la Plata: la aportación de los misioneros jesuitas del siglo XVIII a los estudios medioambientales en el Virreinato del Río de la Plata a través de la obra de José Sánchez Labrador*. Secretaría General Técnica, Centro de Publicaciones, Ministerio de Obras Públicas y Urbanismo (MOPU). Monografías de la Dirección General de Medio Ambiente. Madrid. 334 p.
- Salazar, E. 1993. Traces of the past. The archaeology and ethnohistory of Ecuador's Amazon Region (Pp. 18-45). In: *Amazon worlds: peoples and cultures of Ecuador's Amazon Region* (Paymal, N. & Sosa, C., eds.). Sinchi Sacha Editions. Quito.
- Sant'Anna, C.S.; Sebbenn, A.M.; Klabunde, G.H.F.; Bittencourt, R.; Nodari, R.O., Mantovani, A. & Reis, M.S. dos 2013. Realized pollen and seed dispersal within a continuous population of the dioecious coniferous Brazilian pine [*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze]. *Conservation Genetics* 14: 601-613. doi 10.1007/s10592-013-0451-5.
- Scariot, A. 1998. Seed dispersal and predation of the palm *Acrocomia aculeata*. *Principes* 42: 5-8.

- Scheel-Ybert, R.; Caromano, C.F. & Azevedo, L.W. 2016. Of forests and gardens: landscape, environment, and cultural choices in Amazonia, Southeastern and Southern Brazil from c.3000 to 300 cal yrs BP. *Cadernos de LEPAARQ*. Vol.XIII, nº 25: 426-458.
- Scheel-Ybert, R. & Boyadjian, C. 2020. Gardens on the coast: Considerations on food production by Brazilian shellmound builders. *Journal of Anthropological Archaeology* 60: 101211. <https://doi.org/10.1016/j.jaa.2020.101211>
- Schneider, G.F.; Salazar, D.; Hildreth, S.B.; Helm, R.F. & Whitehead, S.R. 2021. *Comparative metabolomics of fruit and leaves in a hyperdiverse lineage suggests fruit are a key incubator of phytochemical diversification*. bioRxiv Preview PDF. Version: January 29, 2021. <https://doi.org/10.1101/2021.01.28.427500>
- Schubart, O.; Aguirre, A.C. & Sick, H. 1965. Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves brasileiras. *Arquivos de Zoologia* 12: 95-249.
- Shepard, G.H. Jr.; Neves, E.; Clement, C.R.; Lima, H.; Moraes, C. & Santos, G.M. 2020. *Ancient and traditional agriculture in South America: tropical lowlands*. *Oxford Research Encyclopedia, Environmental Science*. Oxford University Press USA. 48 p. DOI: 10.1093/acrefore/9780199389414.013.597
- Shepard, G.H. Jr. & Ramirez, H. 2011. "Made in Brazil": Human dispersal of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) in Ancient Amazonia. *Economic Botany* 65: 44-65.
- Silva, M.G. & Tabarelli, M. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica* 22: 259-268.
- Silvius, K.M. & Fragoso, J.M.V. 2003. Red-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) home range use in an Amazonian forest: implications for the aggregate distribution of forest trees. *Biotropica* 35: 74-83.
- Souza, F.L. de; Roma, J.C. & Guix, J.C. 1992. Consumption of *Didymopanax pachycarpum* unripe fruits by birds in southeastern Brazil. *Misc. Zool.* 16: 246-248.
- Souza, J.G.; Schaan, D.P.; Robinson, M.; Barbosa, A.D.; Aragão, L.E.O.; Marimon Jr., B.H.; Marimon, B.S.; Silva, I.B.; Khan, S.S.; Nakahara, F.R. & Iriarte, J. 2018. Pre-Columbian earth-builders settled along the entire southern rim of the Amazon. *Nature Communications* 9: 1125. DOI: 10.1038/s41467-018-03510-7
- Spruce, R. 2006. *Notas de um botânico na Amazônia*. Coleção Reconquista do Brasil (2ª série), nº 236. Editora Itatiaia. Belo Horizonte. 400 p.
- Staden, H. 1988. *Duas viagens ao Brasil*. Coleção Reconquista do Brasil, Vol. 17. Editora Itatiaia / Editora da Universidade de São Paulo. 216 p.
- Stevenson, P.R.; Cardona, L.; Cárdenas, S. & Link, A. 2021. Oilbirds disperse large seeds at longer distance than extinct megafauna. *Scientific Reports* 11: 420. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-79280-4>

Stiles, E.W. 1989. Fruits, seeds, and dispersion agents (Pp. 87-122). In: *Plant-animal interactions* (Abrahamson, W.G., ed). MacGraw-Hill, New York.

Svenning, J.-C. & Faurby, S. 2017. Prehistoric and historic baselines for trophic rewilding in the Neotropics. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15: 282-291. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pecon.2017.09.006>

Tabarelli, M.; Mantovani, W. & Peres, C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.

Tella, J.L.; Dénes, F.V.; Zulian, V.; Prestes, N.P.; Martínez, J.; Blanco, G. & Hiraldo, F. 2016. Endangered plant-parrot mutualisms: seed tolerance to predation makes parrots pervasive dispersers of the Parana pine. *Scientific Reports* 6: 31709. DOI: 10.1038/srep31709

Tella, J.L.; Hiraldo, F.; Pacífico, E.; Díaz-Luque, J.A.; Dénes, F.V.; Fontoura, F.M.; Guedes, N. & Blanco, G. 2020. Conserving the diversity of ecological interactions: The role of two threatened macaw species as legitimate dispersers of “Megafaunal” fruits. *Diversity* 12: 45. DOI: 10.3390/d12020045

Tempass, M.C. 2012. *A doce cosmologia Mbyá-Guarani: uma etnografia de saberes e sabores*. Editora Appris. Curitiba. 514 p.

Ter Steege, H. et al. 2020. Biased-corrected richness estimates for Amazonian tree flora. *Scientific Reports* 10: 10130. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66686-3>

Thomas, E.; Alcázar Caicedo, C.; McMichael, C.H.; Corvera, R. & Loo, J. 2015. Uncovering spatial patterns in the natural and human history of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*. doi: 10.1111/jbi.12540.

Thomas, E.; Caicedo, C.A.; Loo, J. & Kindl, R. 2014. The distribution of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) through time: from range contraction in glacial refugia, over human-mediated expansion, to anthropogenic climate change. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat., Belém* 9: 267-291.

Thomas, P. 2013. *Araucaria angustifolia*. *IUCN Red List of Threatened Species* 2013: e.T32975A2829141. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T32975A2829141.en>. Downloaded on 09 April 2021.

Thomson, F.J.; Moles, A.T.; Auld, T.D. & Kingsford, R.T. 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* 99: 1299-1307. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2011.01867.x

Tobler, M.W.; Janovec, J.P. & Cornejo, F. 2010. Frugivory and seed dispersal by the Lowland tapir *Tapirus terrestris* in the Peruvian Amazon. *Biotropica* 42: 215-222.

Tsahar, E.; Friedman, J. & Izhaki, I. 2002. Impact on fruit removal and seed predation of a secondary metabolite, emodin, in *Rhamnus alaternus* fruit pulp. *Oikos* 99: 290-299. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.990209.x>

- Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Van Roosmalen, M.G.M. & Garcia, O.M.C.G. 2000. Fruits of the Amazonian forest. Part II: Sapotaceae. *Acta Amazonica* 30: 187-290.
- Vargas, J.H. 2008. *Defaunación de dasipróctidos y sus consecuencias sobre la distribución y abundancia de palmas en el bosque amazónico*. MS Thesis. Magíster en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 34 p.
- Vivo, M. de; Carmignotto, A.P. 2004. Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa. *Journal of Biogeography* 31: 943-957.
- WinklerPrins, A.M.G.A. & Levis, C. 2021. *Reframing Pre-European Amazonia through an Anthropocene Lens*. *Annals of the American Association of Geographers*. 11 p. <https://doi.org/10.1080/24694452.2020.1843996>
- Zorzi, B.T. 2009. *Frugivoria por Tapirus terrestres em três regiões do Pantanal, Brasil*. Tese de Mestrado. Universidade Federal do Mato Grosso do Sul. Campo Grande. 43 p.
- Zucchi, A. 2002. A new model of northern Arawakan expansion (Pp. 199-222). In: *Comparative Arawakan histories: Rethinking language family and culture area in Amazonia* (Hill, J.D. & Santos-Granero, F., eds.). University of Illinois Press. Urbana.

Anexo I. Dispersión de semillas por *Homo sapiens*

Recopilación de datos sobre recolecta y transporte de frutos/semillas de grandes y medianas dimensiones de especies silvestres por poblaciones humanas en diferentes tipos de biomas de la región neotropical. En el apartado “grupos” se especifican algunos de los grupos humanos (mayoritariamente indígenas y otros tipos de comunidades tradicionales que practican usos de tipo forestal) relacionados con el transporte de semillas.

En esta lista comentada se incluyen datos recopilados de Hoehne (1946), Bondar (1964), Cristóvão de Lisboa (1967), Martínez-Crovetto (1968), Cardim (1980), Sainz Ollero (1989), Guix (1996, 2005, 2010), Johnson (1998), Clement (1999a, 1999b), Clement et al. (2010), Politis (2001), Borchsenius & Moraes (2006), Kronborg et al. (2008), Levis (2018), Levis et al. (2018), Lorenzi (2002a, 2002b, 2009), Lorenzi et al. (2015), Tempass (2012), Mesa & Galeano (2013), así como datos de campo inéditos recolectados por el propio autor.

Se han considerado “semillas grandes” las que alcanzan más de 19 mm de diámetro; “semillas de medianas dimensiones” las que tienen entre 5 y 19 mm de diámetro y “semillas pequeñas” las que tienen menos de 5 mm de diámetro.

No se han incluido aquí diversas especies de plantas que producen semillas pequeñas y que son diseminadas por *Homo sapiens* en el tracto digestivo (endozoocoria).

Se ha adoptado la nomenclatura botánica utilizada por el Real Jardín Botánico de Kew, Londres (Kew, 2013), con algunas actualizaciones. Considerando que diversos grupos de plantas en este anexo se encuentran en proceso de revisión taxonómica, o pendientes de revisión, es probable que algunos nombres científicos hayan sido o serán sinonimizados. Teniendo en cuenta también que la información sobre la antropocoria en amplias regiones del Neotrópico es fragmentaria e incompleta (incluso con diversas especies aún por ser descritas), esta lista está lejos de ser una recopilación exhaustiva.

ACHARIACEAE:

Sapucainha (*Carpotroche brasiliensis*)

Frutos recolectados por comunidades tradicionales para el consumo de su pulpa carnosa o para la extracción de aceites medicinales de sus semillas. Semillas diseminadas a cortas distancias por agutíes (*Dasyprocta* spp.).

ANACARDIACEAE:

Caju, anacardo (*Anacardium occidentale*) y cajuís (*Anacardium humile*, *A. giganteum*, *A. spruceanum*)

Los pseudofrutos del caju y de los cajuís suelen ser recolectados por las comunidades indígenas/tradicionales para su consumo (pedúnculos y semillas). De acuerdo con los relatos de Cardim (1980) y Sánchez Labrador (Sainz Ollero, 1989), diversos grupos indígenas sudamericanos utilizaban los caju y los cajuís para hacer “vino”. Grupos: guaraní, (entre otros de la familia lingüística tupí), mbayá, “payaguá”.

Jacaiacá (*Poupartia amazonica*) (= *Antrocaryon amazonicum*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa (estados do Acre, Amapá, Pará y Roraima, Brasil).

Taperibá (*Spondias globosa*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la pulpa carnosa (Brasil, Venezuela).

Cajá-redondo (*Spondias macrocarpa*)

Frutos recolectados por comunidades tradicionales para el consumo de la pulpa carnosa (Brasil).

Cajá-mirim (*Spondias mombin*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales por toda su amplia área de distribución para el consumo de su pulpa carnosa al natural y la elaboración de zumos, “vino” y otros tipos de bebidas. A parte de la antropocoria, las semillas pueden ser diseminadas también por guacamayos (*Anodorhynchus hyacinthinus*) (Tella et al., 2020), por monos frugívoros (ej.: *Alouatta* spp.), murciélagos (Phyllostomidae-Stenodermatinae) y el tapir (*Tapirus terrestris*).

Hovo (*Spondias purpurea*)

Recolecta y consumo de frutos por comunidades indígenas/tradicionales (América Central, Colombia, Ecuador y Perú).

Cajá-de-jaboti (*Spondias testudinis*)

Recolecta y consumo de frutos por comunidades indígenas (estado do Acre - Brasil, Bolivia y Perú). Dispersada por diversas especies de aves y monos en la Amazonía Suroccidental. El nombre común y científico de esta especie sugiere que el jabuti-de-patas-amarelas (*Chelonoidis denticulatus*) también se alimenta de estos frutos, pudiendo incluso dispersar algunas de sus semillas a cortas distancias. Considerando que los humanos probablemente han dispersado también especies de quelonios frugívoros (*Chelonoidis* spp.) en amplias zonas de la región neotropical (Guix, 2020), los efectos de la antropocoria en las redes de interacciones plantas-animales van más allá de la dispersión de diásporas vegetales.

Cajá-grande (*Spondias venulosa*)

Recolecta de frutos por poblaciones rurales (Brasil) para el consumo de la pulpa carnosa al natural y para la elaboración de zumos. Semillas diseminadas a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.).

Umbuzeiro (*Spondias tuberosa*)

Los frutos de esta especie han sido tradicionalmente consumidos por indígenas y agricultores de subsistencia en el nordeste de Brasil que, a su vez, han diseminado sus semillas de forma inadvertida. Semillas diseminadas a distancias cortas y medianas por guacamayos (*Anodorhynchus leari*) (Tella et al., 2020). Diversos animales domésticos (cabras, vacas, cerdos) mantenidos de forma extensiva en la Caatinga consumen frutos de esta especie bajo los árboles, siendo capaces de diseminar semillas viables en el tracto digestivo (endozoocoria).

ANNONACEAE:

Araticuns, biribás (*Annona* spp., *Duguetia* spp. y *Rollinia* spp.)

Los frutos de diversas especies de estos géneros han sido recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa y la elaboración de bebidas. Sus semillas, todas de medianas dimensiones, suelen estar protegidas por recubrimientos muy duros y frecuentemente son descartadas o defecadas enteras. Entre las especies en que incide la antropocoria se encuentran: *Annona cacans*, *A. calcarata*, *A. cherimola*, *A. coriacea*, *A. cornifolia*, *A. crassiflora*, *A. dioica*, *A. emarginata*, *A. glabra*, *A. macrophyllata*, *A. neosalicifolia*, *A. neosericea*, *A. purpurea*, *A. quinduensis*, *A. reticulata*, *A. rugulosa*, *A. salzmannii*, *A. scleroderma*, *A. spinescens*, *A. squamosa*, *A. sylvatica*, *A. vepretorum*, *Duguetia furfuracea*, *D. lanceolata*, *D. marcgraviana*, *D. stenantha*, *Rollinia mucosa*, *R. peruviana* y *R. sericea*. Grupo: mbyá-guaraní.

Banana-de-macaco, pindaíva-do-mato (*Porcelia macrocarpa*)

Frutos de esta especie suelen ser recolectados para consumo humano, siendo las semillas descartadas. Algunos animales (ej.: cánidos silvestres) los consumen y diseminan sus semillas.

APOCYNACEAE:

Cumã-açu, mucugê, sorva (*Couma macrocarpa*, *C. rigida* y *C. utilis*)

Recolecta de frutos por poblaciones rurales (Brasil) para el consumo de la pulpa carnosa al natural.

Pepino-do-mato (*Ambelania acida*)

Frutos de esta especie han sido recolectados por comunidades indígenas/tradicionales.

ARAUCARIACEAE:

Araucaria de Brasil, curi (*Araucaria angustifolia*)

El patrón general de dispersión de las semillas de *Araucaria angustifolia* en Sudamérica es similar al de diversas especies de *Quercus* (Fagaceae) y *Corylus* (Betulaceae) en las florestas de Eurasia, estando actualmente dominado por roedores y córvidos, con mayor o menor incidencia de la antropocoria en función de la región.

Las grandes semillas de esta especie han sido transportadas y consumidas por diferentes grupos indígenas y sus antepasados en el sudeste y sur de Brasil (especialmente en los estados de Paraná, Santa Catarina y Rio Grande do Sul) (Hueck, 1972; Iriarte & Behling, 2007; Lauterjung, 2017; Scheel-Ybert & Boyadjian, 2020). Entre estos grupos se encuentran antiguos *sambaquieiros* y comunidades de proto-jê (Scheel-Ybert & Boyadjian, 2020), así como grupos kaingáng, xoklém (pertenecientes a la familia lingüística jê), kayowá y xetá (familia lingüística tupí-guaraní). En este sentido, Koenigswald (1908) y Fernandes (1941) relatan el uso de flechas con extremidades terminadas en virotes (expansiones robustas de formato cónico, hechas de piedra pulida, madera o metal) por indígenas kaingáng de Brasil para derribar las semillas de *A. angustifolia* de los árboles. Estudios recientes relacionan una expansión de la distribución geográfica de esta especie de árbol con el aumento de las poblaciones indígenas del Holoceno tardío (cf. Robinson et al., 2018). El hecho que se hayan hallado restos de semillas de *A. angustifolia* en *sambaquis* situados en la costa brasileña (por tanto, muy

lejos de la distribución actual de esta especie de conífera) abre la posibilidad a la existencia de intercambios comerciales entre los *sambaquieiros* de la costa sudeste y sur de Brasil y grupos indígenas proto-jê emplazados en el altiplano hace aproximadamente 1.000 años (véase Scheel-Ybert & Boyadjian, 2020). Aparte de los indígenas, los colonizadores europeos utilizaban los piñones como alimento ya en el siglo XVI (Hueck, 1972).

Diversas especies de psitácidos son capaces de dispersar estas semillas a distancias que varían entre 5 y 500 m (Tella et al., 2016). Entre los diseminadores a distancias más cortas se encuentran roedores (*Dasyprocta azarae*, *Guerlinguetus brasiliensis*) y córvidos (*Cyanocorax caeruleus*).

Las plantas jóvenes frecuentemente presentan una distribución espacial de tipo agregada cerca de árboles adultos coespecíficos, lo que podría sugerir que actualmente predominan los sistemas de dispersión de semillas a cortas distancias (Sant'Anna et al., 2013).

La deforestación llevada a cabo sobre todo hasta mediados del siglo XX, unida a la escasez de dispersores de semillas a largas distancias, ha contribuido a reducir considerablemente la distribución de esta especie en el sudeste y sur de Brasil. Los últimos núcleos de araucarias que existían en el estado de São Paulo, como, por ejemplo, los que había entre los municipios de Apiaí y Guapiara y en la región de Jundiaí (véase Hueck, 1953, 1972; Florence, 1977), desaparecieron entre comienzos y mediados del siglo XX. Grupos: kaingáng, xoklég, kayowá, xetá.

Pehuén (*Araucaria araucana*)

Semillas habitualmente recolectadas como fuente de alimento por comunidades indígenas/tradicionales en Chile y Argentina. Diásporas diseminadas a distancias cortas por roedores. Grupos: pehuenche y otros grupos culturales de lengua mapuche.

ARECACEAE:

Probablemente las palmeras constituyen la familia de plantas más importantes en relación con los usos por parte del hombre en la región neotropical (Macía et al., 2011). Aunque siguen siendo ampliamente utilizadas por los humanos, en determinadas regiones donde la recolecta tradicional de frutos ha menguado de forma drástica, algunas especies que producen frutos/semillas grandes han experimentado una notable disminución en número y áreas de distribución.

Macaúba, coco-baboso (*Acrocomia aculeata*)

Frutos ampliamente recolectados por comunidades indígenas/tradicionales, para el consumo de la pulpa y el endosperma. Décadas atrás, el aceite de sus semillas era utilizado con fines muy variados. Se ha sugerido que la distribución geográfica de esta especie en Centroamérica y en el extremo sur de Norteamérica fue influenciada por grupos amerindios, con anterioridad a la llegada de Colón al Nuevo Mundo (cf. Scariot, 1998).

Sus frutos frecuentemente son ingeridos enteros por el ganado vacuno mantenido en explotaciones extensivas y sus semillas son diseminadas enteras, y germinan al cabo de unas semanas o meses. Algunos mamíferos carnívoros, como *Cerdocyon thous*, pueden ingerir también frutos enteros de *A. aculeata*, y actuar así como dispersores de sus semillas (Scariot, 1998). Semillas diseminadas a distancias cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.). Grupos: mbyá-guaraní, ñandéva-guaraní, kaiowá-guaraní, terena, kadiwéu.

Macaúba (*Acrocomia intumescens*)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de la pulpa y el endosperma. Sus frutos a veces son ingeridos por el ganado vacuno.

Mbocayá (*Acrocomia totai*)

Frutos recolectados por grupos indígenas en el Chaco (cf. Scariot, 1998). En Brasil, el núcleo del “tronco” de estas palmeras era utilizado también en la producción de un sucedáneo de harina por indígenas (Hueck, 1972). Semillas diseminadas a distancias cortas, medianas y largas por guacamayos (*Anodorhynchus hyacinthinus*) (Tella et al., 2020). Grupos: mbyayá, “payaguá”, guaraní.

Macagüitas (*Aiphanes* spp.)

Las palmeras de este género producen frutos y semillas de medianas y grandes dimensiones y suelen ser recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la pulpa (esencialmente el mesocarpo) y/o las semillas (esencialmente el endosperma). Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran *Aiphanes linearis* y *A. horrida* (= *A. aculeata*).

Caxandó, guriri (*Allagoptera arenaria*)

Frutos de esta especie son consumidos por caiçaras (Lorenzi et al., 2015), que frecuentemente diseminan sus semillas por las restingas litorales del este de Brasil.

Piassava (*Aphandra natalia*)

Frutos y semillas de esta especie han sido utilizados como fuente de alimento y fuente de aceite por comunidades indígenas/tradicionales en su área de distribución. Sus frutos también son comercializados en mercados de Perú y Ecuador.

Tucumã (*Astrocaryum aculeatum*)

El género *Astrocaryum* cuenta con cerca de 40 especies, 26 de las cuales se encuentran en Brasil (Kahn, 2008). La mayoría de las especies son utilizadas por los humanos como fuente de aceites o para el consumo de la pulpa. *A. aculeatum* es una de las especies más

consumidas y comercializadas, siendo también una de las más ampliamente distribuidas en la región neotropical. Grupos: nukak, ticuna.

Airi, brejaúva (*Astrocaryum aculeatissimum*)

Restos de endocarpos de una especie de *Astrocaryum* (posiblemente *A. aculeatissimum*) fueron encontrados en *sambaquis* (grandes acumulaciones de conchas de entre 10.500 y 1.000 años de antigüedad hechas por humanos) en la costa sudeste y sur de Brasil (Scheel-Ybert & Boyadjian, 2020). Se han encontrado también diversos *sambaquis* en las orillas de algunos ríos del Vale do Ribeira (sudeste del estado de São Paulo), así como en pequeños núcleos de palmeras de esta especie con escasas (o ninguna) espinas junto al pie de la Serra de Paranapiacaba, lo que podría indicar algún tipo de selección fenotípica practicada por humanos.

Hasta mediados del siglo XVII, sus semillas fueron utilizadas como fuente de alimento por diversas comunidades indígenas, que las transportan a largas distancias. Durante el período colonial europeo en Brasil se extraía aceite de la pulpa de esta especie para utilizarlo en la iluminación. Sin embargo, la recolecta de sus frutos/semillas ha menguado drásticamente desde mediados del siglo XX. El estatus de conservación de esta especie de palmera necesita ser revaluado, debido a su distribución relativamente limitada y, sobre todo, por la fragmentación de sus poblaciones.

Actualmente, algunas poblaciones humanas que practican el extractivismo tradicional (ej.: poblaciones quilombolas en el Vale do Ribeira y caiçaras en la costa del sudeste de Brasil) recolectan frutos de esta especie para la extracción de aceite. Se han encontrado concentraciones de esta especie de palmera creciendo junto a casas de caiçaras en el litoral norte del estado de São Paulo. Recientemente, algunas comunidades de indígenas guaraníes desplazadas en el sudeste de Brasil han practicado la recolecta de sus frutos y semillas.

Además de por antropocoria, sus semillas también son diseminadas a largas distancias por el tapir (*Tapirus terrestris*) y a distancias cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.) (Donatti et al., 2009) y ardillas (*Guerlinguetus* spp.).

Chambira (*Astrocaryum chambira*)

Grupos: nukak, taiwano, ticuna, uitoto, yucuna.

Cumare de guara (*Astrocaryum ciliatum*)

Grupos: muinane, ticuna.

Huicongo (*Astrocaryum ferrugineum*)

Grupo: ticuna

Cubarrillo (*Astrocaryum gynacanthum*)

Grupos: nukak, ticuna, uitoto.

Jauari, tucum, chambira, Yavarí (*Astrocaryum jauari*)

Grupos: muinane, ticuna.

La ictiocoria (diseminación de semillas por peces) juega un papel importante en los patrones de colonización de la especie.

Paramaca (*Astrocaryum paramaca*)

Semillas utilizadas como fuente de alimento por comunidades indígenas, que las transportan a largas distancias. Semillas diseminadas a distancias cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.), cutiaras (*Myoprocta* spp.), ratas de espinos (*Proechimys* spp.) y ardillas (*Guerlinguetus* spp.).

Tucumã-do-Pará (*Astrocaryum vulgare*)

Sus frutos y sus semillas han sido utilizados como fuente de alimento y fuente de aceite por comunidades indígenas/tradicionales en su área de distribución, que las transportan a largas distancias. Los frutos se continúan comercializando en mercados de diversas localidades del estado do Pará (Brasil). Semillas diseminadas a largas distancias por el tapir (*Tapirus terrestris*) y a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.) y ardillas (*Guerlinguetus* spp.).

Otras especies de *Astrocaryum* en las que incide la antropocoria son: *A. acaule*, *A. campestre*, *A. cuatrecasanum*, *A. macrocalyx*, *A. murumuru* y *A. tucuma*.

***Attalea* spp.**

Los frutos de diversas especies de este género de palmeras neotropicales han sido recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para su consumo (en este caso tanto del endosperma como del mesocarpo). Aparte de la información específica sobre la recolección de semillas, recopilada para cada taxón, las distribuciones geográficas de otras especies podrían estar influenciadas por la antropocoria. Entre estas especies se encontrarían: *Attalea allenii*, *A. barreirensis*, *A. colenda*, *A. crassispatha*, *A. cuatrecasana*, *A. eichleri*, *A. exigua*, *A. funifera*, *A. geraensis*, *A. humilis*, *A. iguadummat*, *Attalea luetzelburgii*, *A. oleifera*, *A. pindobassu* y *A. tessmannii*.

Palma de almendrán (*Attalea amygdalina*)

Frutos recogidos para la extracción de aceite del endosperma y comercializados a escala local (Colombia).

Palma de vino (*Attalea butyracea*)

Grupos: piapoco, ticuna, wanano.

Indaiá (*Attalea dubia*)

Restos de endocarpos de una especie de *Attalea* (posiblemente *A. dubia*) han sido encontrados en *sambaquis* (grandes acumulaciones de conchas de entre 10.500 y 1.000 años de antigüedad hechas por humanos) en el sudeste y sur de Brasil (Scheel-Ybert & Boyadjian, 2020).

Hasta mediados del siglo XVII, sus semillas fueron utilizadas como fuente de alimento por diversas comunidades indígenas, que probablemente las transportan a largas distancias. Semillas diseminadas también a largas distancias por el tapir (*Tapirus terrestris*) y a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.) y ardillas (*Guerlinguetus* spp.).

Esta especie de palmera produce frutos altamente nutritivos (Lescano et al., 2018) que han sido utilizados en la alimentación humana durante mucho tiempo (figura 7). Actualmente, algunas poblaciones humanas que practican algunos tipos de extractivismo tradicional (ej.: poblaciones quilombolas en el Vale do Ribeira y caiçaras en la costa sudeste de Brasil) recolectan los frutos de esta especie para el consumo de la pulpa y/o las semillas para la extracción de aceite. Recientemente, algunas comunidades indígenas guaraní desplazadas en el sudeste de Brasil han recolectado sus frutos y semillas. Grupos: mbyá-guaraní, ñandéva-guaraní, kaiowá-guaraní.



Figura 7. Frutos de indaiá (*Attalea dubia*) (Foto: Proyecto Neopangea).

Yagua (*Attalea insignis*)

Grupos: miraña, muinane, ticuna, uitoto.

Inajá, guajo (*Attalea maripa*)

Frutos utilizados para consumo humano, al natural o mezclados con harina de mandioca. Sus semillas son ampliamente utilizadas como fuente de aceite por comunidades indígenas/tradicionales en su amplia área de distribución, que las transportan a largas distancias. Los frutos de inajá suelen ser utilizados también como cebos para la caza (ej.: caboclos en el medio río Negro, Amazonía). Semillas diseminadas a largas distancias por el tapir (*Tapirus terrestris*) y a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.), cutiaras (*Myoprocta* spp.) y ardillas (*Guerlinguetus* spp.).

Attalea microcarpa

Grupos: curripaco, piapoco.

Mangué (*Attalea nucifera*)

Crece en los valles interandinos de Colombia.

Acuri, bacuri, mabaco (*Attalea phalerata*)

Frutos muy nutritivos (Lescano et al., 2018) y ampliamente recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la pulpa y el endosperma (véase Oliveira, 2000). Sus frutos frecuentemente son ingeridos por el ganado vacuno mantenido de forma extensiva, sus semillas son diseminadas y defecadas enteras y germinan al cabo de unas semanas o meses. Semillas diseminadas a distancias cortas, medianas y largas por guacamayos (*Anodorhynchus hyacinthinus*) (Tella et al., 2020). Semillas diseminadas a distancias cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.), monos de la familia Cebidae y ocasionalmente también por *Caracara plancus* (Falconidae). Grupos: guató, guaraní, terena, kadiwéu.

Chapaja (*Attalea plowmanii*)

Grupos: ticuna, yucuna.

Motacú (*Attalea princeps*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales. Las semillas también son dispersadas por roedores (ej.: *Dasyprocta* spp.) y tapires (*Tapirus terrestris*). Sus frutos pueden ser transportados también por guacamayos (*Ara ararauna*, *A. glaucogularis* y *A. severus*) en las sabanas de Bolivia hasta distancias que llegan a alcanzar los 1.200 m (Baños-Villalba et al., 2017; Tella et al., 2020).

Coco macabo (*Attalea racemosa*)

Grupos: andoque, muinane, nukak, puinave, uitoto.

Cujita (*Attalea septuagenata*)

Grupo: yucuna.

Chontaduro de los peces (*Bactris acanthocarpa*)

Sus frutos son a veces recolectados para servir de carnada para la pesca y el endocarpo es utilizado en la confección de adornos. Grupos: ticuna, uitoto.

Chontaduro de los peces (*Bactris bidentula*)

Como ocurre con la especie anterior sus frutos son a veces recolectados para servir de carnada para la pesca o consumidos al natural. Grupo: miraña.

Cubarra (*Bactris brongniartii*)

Frutos consumidos al natural por poblaciones rurales.

Nejilla pequeña (*Bactris concinna*)

Los frutos son consumidos por comunidades indígenas/tradicionales, así como también por el ganado vacuno. Las semillas también suelen ser recolectadas como fuente de materia prima para la confección de artesanía. Grupo: ticuna.

Chonta (*Bactris elegans*)

Frutos utilizados en la alimentación humana y como cebos para trampas de animales. Grupos: andoque, muinane.

Coco-de-fuso (*Bactris ferruginea*)

Frutos consumidos *in natura* por poblaciones que habitan la costa nordeste de Brasil. Estos frutos suelen ser comercializados también en mercados locales y regionales (Lorenzi et al., 2015).

Chontilla sitanó (*Bactris fissifrons*)

Frutos utilizados en la alimentación humana.

Chontaduro, pijuayo, pupunha (*Bactris gasipaes*)

La mayoría de los grupos indígenas amazónicos y diversas poblaciones tradicionales han recolectado y transportado frutos de esta palmera en el ámbito de su amplia área de distribución geográfica. La diseminación de esta palmera suele producirse por transporte de sus frutos y posterior descarte de las semillas. No obstante, se trata de una especie domesticada ya en tiempos precolombinos, cuyos frutos han sido intercambiados/comercializados a lo largo y ancho de la cuenca amazónica y parte de América Central (Clement et al., 2009; Cristo-Araújo et al., 2013). Existe un elevado polimorfismo tanto en las variedades salvajes como en las domesticadas, frecuentemente también con significativa diferenciación genética entre poblaciones (Adin et al., 2004; Couvreur et al., 2006). Los tipos o variedades silvestres suelen producir frutos más pequeños que las variedades domesticadas desde muy antiguo. El mesocarpo de los frutos es consumido de diversas maneras y frecuentemente se utiliza en la preparación de bebidas fermentadas. En la Amazonía se han encontrado dos patrones básicos de consumo de frutos por parte de las poblaciones humanas: frutos de dimensiones medianas y muy oleaginosos para el consumo al natural y frutos medianos y grandes, con poco contenido de aceites, que son frecuentemente utilizados en la elaboración de bebidas fermentadas (ej.: la caissuma) (Clement, 1999a, 1999b; Clement et al., 2010; 2017).

Chontaduro de monte (*Bactris hirta*)

Frutos consumidos al natural. Grupo: ticuna.

Chontilla coco (*Bactris macroacantha*)

Frutos consumidos de distintas formas por las poblaciones humanas. Grupos: andoque, cubeo.

Nejilla de altura, marajá (*Bactris maraja*)

Frutos consumidos al natural por comunidades indígenas y caboclas en la Amazonía. Es frecuente encontrarlos en los mercados regionales. Grupo: muinane, ticuna.

Nejilla (*Bactris matiana*)

Frutos consumidos al natural por poblaciones rurales.

Tucum (*Bactris setosa*)

Frutos consumidos al natural por indígenas, caiçaras y otras comunidades tradicionales. Grupo: mbyá-guaraní

Butiá (*Butia capitata*)

Hasta mediados del siglo XVII, sus semillas fueron utilizadas como fuente de alimento por diversas comunidades indígenas, que las transportan a largas distancias. Semillas diseminadas también a largas distancias por aves y a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.), ardillas (*Guerlinguetus* spp.) y monos de la familia Cebidae.

Butiá (*Butia eriospatha*)

Hasta mediados del siglo XVII, sus semillas fueron utilizadas como fuente de alimento por diversas comunidades indígenas, que las transportan a largas distancias. La pulpa de los frutos aún se utiliza para fermentarla y elaborar bebidas alcohólicas. Semillas diseminadas también a largas distancias por aves y a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.), ardillas (*Guerlinguetus* spp.) y monos de la familia Cebidae. Los frutos de esta especie siguen siendo consumidos, al natural, por poblaciones rurales. Otras especies del género en las que incide la antropocoria son: *Butia odorata*, *B. purpurascens*, *B. witeckii* y *B. yatai*.

Palma de cera, palma de ramo (*Ceroxylon* spp.)

Frutos de algunas especies de este género suelen ser recolectados por poblaciones rurales para alimentar a cerdos estabulados.

Açaí da catinga, asaí de sabana (*Euterpe catinga*)

Los frutos de esta especie de palmera suelen ser recolectados por poblaciones humanas para la extracción y el consumo de su pulpa carnosa (que también es utilizada en la elaboración de “vino” o “chicha”). Las semillas (todas de medianas dimensiones) frecuentemente son diseminadas por descartes, y aquellas que no son sometidas a un proceso previo de cocción suelen germinar alrededor de los asentamientos humanos. Las semillas también son diseminadas a largas distancias por un gran número de especies de aves y mamíferos frugívoros. Grupos: cubeo, puinave, ticuna, uitoto.

Açaí, asaí (*Euterpe oleracea* y *E. precatória*)

Los frutos de estas especies han sido tradicionalmente recolectados por diversas comunidades indígenas/tradicionales amazónicas para la extracción y el consumo de su pulpa carnosa (que también es utilizada en la elaboración de “vino”). Las semillas (todas de medianas dimensiones) frecuentemente son diseminadas por descartes. Las semillas

que no pasan por un proceso previo de cocción suelen germinar alrededor de los asentamientos humanos. Las semillas también son diseminadas a largas distancias por un gran número de especies de aves y mamíferos frugívoros.

Juçara (*Euterpe edulis*)

Como en el caso de las especies de este género mencionadas anteriormente, es probable también que diversas comunidades indígenas que habitaban en el este de Brasil cuando los primeros europeos llegaron a la región neotropical (como es el caso de los grupos tupí procedentes de la Amazonía) recolectaran sus frutos para elaborar “vino” (véase Barroso et al., 2010). En todo caso, las semillas de esta especie (de medianas dimensiones) son también diseminadas a largas distancias por un gran número de especies de aves y mamíferos frugívoros (figura 8).



Figura 8. Núcleo de juçaras (*Euterpe edulis*) en una zona de bosque lluvioso atlántico del sudeste de Brasil (Foto: Proyecto Neopangea).

Palma de coquitos (*Jubaea chilensis*)

Endosperma consumido por humanos.

Piaçaba, piassava, chiquichiqui (*Leopoldinia piassaba*)

Los frutos de esta especie han sido tradicionalmente recolectados por diversas comunidades indígenas/tradicionales amazónicas como fuente de alimento, siendo las semillas frecuentemente diseminadas por descartes. Las semillas que no pasan por un proceso previo de cocción suelen germinar alrededor de los asentamientos humanos.

Ubí (*Manicaria martiana*) y temiche (*Manicaria saccifera*)

Puesto que sus frutos flotan en el agua, la hidrocoria probablemente juega un papel importante en la colonización de estas especies de palmeras. Sin embargo, como estos frutos frecuentemente son consumidos al natural por indígenas y otras comunidades tradicionales, es probable también que los humanos actúen como dispersores de sus semillas a largas distancias.

Buriti-mirim, caraná, puy, canagucha de sabana (*Mauritia carana*)

Los frutos de esta especie son recolectados por algunas comunidades indígenas/tradicionales amazónicas como fuente de alimento, siendo las semillas frecuentemente diseminadas durante el transporte o por descartes. Las semillas que no pasan por un proceso previo de cocción suelen germinar alrededor de los asentamientos humanos. Grupo: ticuna.

Morichito (*Mauritiella aculeata*)

Los frutos de esta especie de palmera suelen ser recolectados por poblaciones humanas para su consumo al natural, así como para la extracción de su pulpa carnosa, que es utilizada en la elaboración de “chicha”, siendo las semillas frecuentemente diseminadas

durante el transporte o por descartes. Las semillas que no pasan por un proceso previo de cocción suelen germinar alrededor de los asentamientos humanos. Grupos: cabiyarí, cubeo, desano, miraña, muinane, ticuna, uitoto.

Cananguchillo (*Mauritiella armata*)

Los frutos de esta especie de palmera suelen ser recolectados por poblaciones humanas como fuente de alimento. Su pulpa carnosa puede ser utilizada también en la elaboración de “chicha”, siendo las semillas frecuentemente diseminadas durante el transporte o por descartes. Las semillas que no pasan por un proceso previo de cocción suelen germinar alrededor de los asentamientos humanos. Grupos: muinane, taiwano.

Buriti (*Mauritia flexuosa*)

Los nutritivos frutos del buriti (cf. Lescano et al., 2018) han sido recolectados y transportados por diversas comunidades indígenas/tradicionales para la extracción y el consumo de su pulpa carnosa (mesocarpo). Semillas diseminadas a distancias cortas y medianas por guacamayos (*Anodorhynchus hyacinthinus*) (Tella et al., 2020). Esta especie crece en terrenos inundables formando grandes concentraciones de palmeras llamadas *buritizais* en Brasil. Por esta razón, las semillas diseminadas solo germinan y colonizan exitosamente en este tipo de áreas húmedas.

Bacaba, bacabaçu (*Oenocarpus bacaba*)

Los frutos de esta especie han sido tradicionalmente recolectados por diversas comunidades indígenas/tradicionales amazónicas para la extracción de su pulpa carnosa y la elaboración de “vino” o “chicha”, siendo las semillas diseminadas durante el transporte o por descartes. Algunas poblaciones extraen aceite del endosperma. Las semillas también son diseminadas a largas distancias por un gran número de especies de aves y mamíferos frugívoros.

Milpesillo (*Oenocarpus balickii*)

Los frutos de esta especie han sido tradicionalmente recolectados por diversas comunidades indígenas/tradicionales amazónicas para la extracción de su pulpa carnososa y la preparación de “chicha”, siendo las semillas diseminadas durante el transporte y por descartes. Algunas poblaciones también extraen aceite del mesocarpo.

Bataua, milpesos (*Oenocarpus bataua*)

Los frutos de esta especie son tradicionalmente recolectados por diversas comunidades indígenas/tradicionales amazónicas para su consumo al natural, para la elaboración de bebidas y de “vino”, siendo las semillas diseminadas durante el transporte y por descartes. Algunas poblaciones también extraen aceite del mesocarpo para usos medicinales.

Milpesillo de sabana (*Oenocarpus circumtextus*)

Frutos recolectados para la elaboración de jugos y pasta de pulpa. Las semillas que no pasan por un proceso previo de cocción suelen germinar alrededor de los asentamientos humanos. Grupo: tanimuca.

Bacaba, bacaba-de-leque (*Oenocarpus distichus*)

Frutos de esta especie de bacaba son también empleados en la elaboración de bebidas alcohólicas y en la extracción de aceite.

Makeru (*Oenocarpus makeru*)

Frutos recolectados para la elaboración de jugos, pasta de pulpa y aceite. Las semillas que no son sometidas a un proceso previo de cocción suelen germinar alrededor de los asentamientos humanos. Grupos: ticuna, yucuna.

Bacabai (*Oenocarpus mapora*)

Frutos utilizados por poblaciones indígenas para confeccionar “vino”.

Pusuy (*Oenocarpus minor*)

Frutos recolectados para la elaboración de jugos, “chicha”, pasta de pulpa y aceite. Las semillas que no pasan por un proceso previo de cocción suelen germinar alrededor de los asentamientos humanos. Grupos: nukak, ticuna, uitoto.

Babaçu, coco-pindoba (*Orbignya speciosa*) (= *Attalea speciosa*)

Los grandes frutos de esta especie han sido tradicionalmente recolectados por diversas comunidades indígenas/tradicionales para el consumo del mesocarpo y el endosperma, siendo las semillas diseminadas durante el transporte y por descartes. El mesocarpo es empleado por diversas poblaciones rurales en la elaboración de harinas. Del endosperma se extrae un aceite rico en proteínas que se utiliza para el consumo humano y animal, así como en la confección de productos diversos (margarinas, jabón, detergentes, piensos, etc.). El grueso endocarpo de sus semillas suele ser usado como combustible y actualmente es muy utilizado también en la confección de artesanía. Frecuentemente se forman concentraciones de esta palmera, llamadas en Brasil *babaçuzais*, algunas de las cuales podrían ser de origen antrópico.

Tagua, yarina (*Phytelephas* spp.)

Las semillas de *Phytelephas aequatorialis*, *P. macrocarpa*, *P. schottii*, *P. seemannii* y *P. tucumana* son una fuente de marfil vegetal empleado en la artesanía y en la elaboración de botones y otros utensilios.

Buri (*Polyandrococos caudescens*)

Frutos de esta especie de palmera suelen ser recolectados por poblaciones humanas para el consumo de su endosperma.

Pati (*Syagrus botryophora*)

Frutos de esta especie a veces son recolectados por comunidades tradicionales para el consumo de su endosperma. Sin embargo, de forma similar a lo que ocurre actualmente con la brejaúva (*Astrocaryum aculeatissimum*), la práctica de recolección de frutos de pati por poblaciones humanas ha disminuido notablemente en las últimas décadas. Sus semillas también pueden ser diseminadas por el ganado vacuno.

Licuri, acuri, uricuri (*Syagrus coronata*)

Los frutos de esta especie a veces son recolectados por las poblaciones rurales para el consumo del endosperma. El endocarpo de sus semillas es muy utilizado en la confección de artesanía tradicional. Semillas diseminadas a distancias cortas y medianas por guacamayos (*Anodorhynchus leari*) (Tella et al., 2020). Las semillas también son diseminadas por otras especies de aves, mamíferos frugívoros y el ganado doméstico (ej.: cabras y vacas).

Mata-fome, licuri-de-boi (*Syagrus x matafome*)

Se trata de un híbrido natural y fértil que se encuentra en una franja de solapamiento de las distribuciones de *Syagrus coronata* y *S. vagans* en el centro del estado de Bahía (Lorenzi et al., 2015). Es muy consumida por las poblaciones rurales, que descartan sus semillas, y el ganado (vacuno, caprino), que frecuentemente dispersa sus semillas en condiciones idóneas para germinar.

Guariroba (*Syagrus oleracea*)

Con frecuencia los frutos de esta especie son recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo del mesocarpo y el endosperma. Sus frutos muchas veces son ingeridos enteros por el ganado vacuno y porcino mantenido de forma extensiva y sus semillas, diseminadas y defecadas enteras, germinan al cabo de unas semanas o meses. Semillas diseminadas a distancias cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.) y monos de la familia Cebidae. El tapir (*Tapirus terrestris*) y el ñandú de la sabana (*Rhea americana*) son capaces de diseminar semillas de esta especie a distancias mayores que los agutíes. Grupo: mbyá-guaraní.

Churrubay (*Syagrus orinocensis*)

Frutos recolectados para consumo humano (endosperma) y animal (ej.: mesocarpo para la alimentación de cerdos).

Piririma, coco-amargoso (*S. pseudococos*)

Se han encontrado concentraciones de esta especie de palmera creciendo junto a casas de caiçaras en el litoral norte del estado de São Paulo. Sus semillas también pueden ser diseminadas (por vía endozoócora) por el ganado vacuno.

Jerivá, baba-de-boi (*Syagrus romanzoffiana*)

Los frutos de esta especie son recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo del mesocarpo (sobre todo por niños) y para la confección de medicinas tradicionales (figura 9). Sus semillas son diseminadas por diversas especies de aves y mamíferos silvestres, así como también por animales domésticos (vacas, cabras y cerdos). Sus frutos también pueden ser transportados por psitácidos, incluso por especies de pequeño tamaño, como *Brotogeris tirica* (Sazima, 2008). Grupos: mbyá-guaraní, ñandéva-guaraní, kaiowá-guaraní.



Figura 9. Jerivá (*Syagrus romanzoffiana*) (Foto: Proyecto Neopangea).

Churrubay coco, catolé (*Syagrus smithii*)

Frutos recolectados para consumo humano (endosperma). Grupo: miraña.

Otras especies de *Syagrus* en las que incide la antropocoria son: *Syagrus cardenasii*, *S. cearensis*, *S. cocoides*, *S. comosa*, *S. deflexa*, *S. flexuosa*, *S. inajai*, *S. macrocarpa*, *S. picrophylla*, *S. schizophylla* y *S. vagans*.

BORAGINACEAE:

Babosa-branca (*Cordia taguahyensis*)

Frutos transportados y consumidos de forma habitual por poblaciones rurales, en amplias zonas del nordeste y sudeste de Brasil.

CAESALPINACEAE:

Jatobá (*Hymenaea courbaril*)

Frutos ampliamente recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la “harina” que contienen. Semillas diseminadas esencialmente por descartes. Semillas diseminadas a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.).

Jatobá-miudo (*Hymenaea martiana*)

Frutos recolectados para consumo humano. Semillas diseminadas a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.).

Jatobá-curuba, algarrobo criollo (*Hymenaea parvifolia*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la “harina” que contienen. Semillas diseminadas por descartes. Semillas diseminadas a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.).

Jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa*)

Frutos ampliamente recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la “harina” que contienen. Semillas diseminadas por descartes. Semillas diseminadas a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.).

CALOPHYLLACEAE:

Abricó (*Mammea americana*)

Los frutos de este árbol pueden alcanzar cerca de 1 kg de peso cuando maduran. Su pulpa es muy apreciada por poblaciones rurales, desde las Antillas hasta el norte de América del Sur (Lorenzi et al., 2015).

CAPARIDACEAE o CAPARACEAE:

Tapiá (*Crataeva tapia*)

Frutos de esta especie a veces son recolectados por poblaciones humanas para la elaboración de bebidas fermentadas (Brasil). Sus semillas (de medianas dimensiones) suelen ser descartadas junto a los asentamientos humanos.

CARYOCARACEAE:

Piqui, piquiá, pequi (*Caryocar* spp.)

Frutos ampliamente recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa (y sus semillas en algunos casos) y extracción de aceite, frecuentemente después de un proceso de cocción (Brasil). Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Caryocar brasiliense*, *C. coriaceum*, *C. edule*, *C. glabrum*, *C. microcarpum* y *C. villosum*. La pulpa de *Caryocar villosum* también es consumida al natural. Grupos: guató, guaraní, terena, kadiwéu, entre otros.

CELASTRACEAE:

Uarutama (*Cheiloclinium cognatum*)

Frutos recolectados y transportados por poblaciones rurales.

Siputá, saputá (*Salacia elliptica*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la pulpa carnosa (Brasil).

Otras especies de Celastraceae en las que incide la antropocoria son: *Peritassa campestris*, *P. laevigata* y *Tontelea micrantha*.

CHRYSOBALANACEAE:

Ajurú (*Chrysobalanus icaco*)

Frutos consumidos al natural por poblaciones rurales y utilizados también en la elaboración de jaleas y licores.

Pajurás, castanhas-de-cutia (*Couepia* spp.)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa (o sus semillas en el caso de *Couepia longipendula*). Semillas diseminadas a distancias cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.). Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Couepia bracteosa*, *C. edulis*, *C. longipendula*, *C. rufa* y *C. subcordata*.

Oitis (*Licania* spp.)

La pulpa de los frutos y, en algunos casos, también el contenido de las semillas de algunas especies pertenecientes a este género eran consumidos por comunidades indígenas. En otros casos, se extraían aceites de las semillas para diferentes usos. Entre las especies en las que incidiría la antropocoria se encuentran: *Licania tomentosa*, *L. rigida* y *L. salzmännii*. Semillas diseminadas a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.) y murciélagos frugívoros.

Pajurá-da-mata (*Parinari montana*)

La pulpa y las semillas de dos frutos de esta especie son consumidas por comunidades indígenas/tradicionales en la Amazonía. Otra especie en la que incide la antropocoria es *P. obtusifolia*, del cerrado (sabanas) de Brasil Central.

CLUSIACEAE:

Bacuparis, bacuris (*Garcinia* spp.)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa. Semillas frecuentemente dispersadas por descartes. Semillas de algunas especies diseminadas a distancias cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.). Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *G. acuminata*, *G. brasiliensis*, *G. gardneriana*, *G. humilis*, *G. macrophylla*, *G. madruno* y *G. magnifolia*.

Bacuri (*Platonia insignis*)

La pulpa carnosa de los frutos de bacuri ha sido extensivamente consumida por comunidades indígenas/tradicionales a lo largo y ancho de su área de distribución geográfica, siendo sus semillas frecuentemente diseminadas por medio de descartes.

COMBRETACEAE:

Cuiarana (*Buchenavia tomentosa*)

Frutos consumidos al natural por poblaciones rurales.

CUCURBITACEAE:

Melancia-do-campo (*Melothria campestris*)

Frutos consumidos al natural o en forma de zumos por determinadas poblaciones que habitan el cerrado (sabanas) brasileño (Lorenzi et al. 2015).

Cruá (*Sicana odorifera*)

Frutos consumidos al natural o en forma de zumos, dulces y otros preparados culinarios por la población rural en el sur de Brasil (Lorenzi et al. 2015).

EBENACEAE:

Caquis-do-mato (*Diospyros* spp.)

Los frutos de gran parte de las especies neotropicales de *Diospyros* han sido consumidos por comunidades indígenas/tradicionales. Algunas especies de mustélidos y cánidos silvestres ingieren los frutos caídos bajo los árboles madre y diseminan semillas viables. Estas frutas también suelen ser consumidas por el ganado vacuno, que también es un potencial diseminador de estas diáporas. Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Diospyros brasiliensis*, *D. hispida*, *D. inconstans*, *D. nigra* y *D. obovata*.

EUPHORBIACEAE:

Castanha-de-porco, castanhola (*Caryodendron amazonicum*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para la extracción de aceite de las semillas (Amazonía Occidental y Pará).

Purga-de-gentio (*Joannesia princeps*)

En el pasado, las semillas de esta especie (y posiblemente también las de *Joannesia heveoides*) eran recolectadas para extraer un aceite con finalidades medicinales. Actualmente las semillas de esta especie son diseminadas mayoritariamente por agutíes (*Dasyprocta* spp.) (cf. Mittelman et al., 2021).

FABACEAE:

Olho-de-boi (*Dioclea* spp.)

Semillas de diversas especies de este género (incluyendo *D. grandiflora*) suelen ser recolectadas por comunidades indígenas/tradicionales para la confección de artesanía. Véase también *Mucuna* spp.

Cumaru (*Dipteryx odorata*)

Semillas recolectadas por comunidades indígenas/tradicionales para su consumo. Dispersadas a distancias cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.).

Baru, cumaru (*Dipteryx alata*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la pulpa y de las semillas. Las semillas son ricas en aceites. Se ha descrito también el consumo de frutos por el ganado vacuno en zonas de florestas semicaducifolias y sabanas.

Porotón (*Erythrina edulis*)

Especie plantada o diseminada inadvertidamente por indígenas kichwa en las estribaciones orientales de los Andes (ej.: Ecuador). Sus semillas (dimensiones: 44,0-32,5 x 26,0-20,8 mm) han sido utilizadas para el consumo humano desde épocas precolombinas.

Mari (*Geoffroea striata*)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de su pulpa. Sus semillas son diseminadas a distancias relativamente cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.).

Ingás (*Inga* spp.)

El género *Inga* cuenta con cerca de 300 especies repartidas por la región neotropical (Clement et al., 2010). Las vainas de diversas especies de ingás han sido recolectadas por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de los arilos carnosos que recubren sus semillas o, en algunos casos, también para la elaboración de preparados con propiedades estimulantes y alucinógenas a partir de las semillas. Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Inga alba*, *I. capitata*, *I. cinnamomea*, *I.*

congesta, *I. cylindrica*, *I. edulis*, *I. feuillei*, *I. laurina*, *I. macrophylla*, *I. marginata*, *I. sessilis*, *I. spectabilis*, *I. vera* y *I. vulpina*. Diversas especies de monos de la familia Cebidae diseminan sus semillas. Grupo: mbyá-guaraní.

Olho-de-boi (*Mucuna* spp.)

Semillas recolectadas por comunidades indígenas/tradicionales para la confección de artesanía. Véase también *Dioclea* spp.

Guapuruvu, faveira, ficheira (*Schizolobium* spp.)

Semillas de *S. amazonicum* y *S. parahyba* suelen ser recolectadas por comunidades indígenas/tradicionales para la confección de artesanía o como fichas de juegos.

HUMIRIACEAE:

Uxi-coroa (*Duckesia verrucosa*)

Frutos recogidos por comunidades indígenas/tradicionales en la Amazonía para el consumo de su pulpa al natural o en platos preparados. Suelen ser comercializados en mercados de diversas ciudades amazónicas. En áreas de descartes de semillas de esta especie, situados junto a viviendas, es frecuente encontrar plántulas y plantas jóvenes creciendo en agrupaciones.

Uxi (*Endopleura uchi*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la pulpa carnosa.

Achuá (*Sacoglottis guianensis*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la pulpa carnosa, así como también para teñir y pintar.

ICACINACEAE:

Umaris (*Poraqueiba* spp.)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la pulpa carnosa. Entre las especies en las que incide la antropocoria están: *Poraqueiba guaianensis*, *P. paraensis* y *P. sericea*.

LECYTHIDACEAE:

Ceru, tauari (*Allantoma lineata*)

Esta especie produce unos frutos en forma de cápsulas cilíndricas alargadas que suelen ser recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de las semillas al natural. Estos frutos a veces aparecen en algunos mercados y mercadillos al aire libre en el norte de la Amazonia.

Castanheira-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*)

Semillas (figura 10) ampliamente recolectadas y consumidas por diversas comunidades indígenas amazónicas que probablemente han diseminado esta especie a largas distancias desde tiempos precolombinos (Shepard & Ramirez, 2011). Se ha observado que las semillas suelen ser diseminadas inadvertidamente por los humanos, tanto en el transporte como, en menor medida, por descartes. El botánico Richard Spruce, en una carta fechada el 25/6/1853, documentó de la siguiente forma la recolección de semillas de *B. excelsa* en la Amazonía Occidental: “En la época en que este árbol fructifica, los guaribos descienden bastante abajo del raudal, con el fin de recolectar las castañas...” (Spruce, 2006). Las concentraciones de árboles de esta especie en determinadas regiones

de la Amazonía (llamadas de *castanhais* en Brasil) parecen sugerir una intervención humana en su formación (Shepard & Ramirez, 2011; Ribeiro et al., 2014; Thomas et al., 2015; sin embargo, véase también Peres & Baidey, 1997). Semillas diseminadas a distancias más cortas por agutíes (*Dasyprocta* spp.) y cutiaras (*Myoprocta* spp.). Estos roedores se encuentran entre los pocos animales silvestres capaces de abrir las cápsulas leñosas que contienen las semillas de *B. excelsa*. Grupo: kayapó.



Figura 10. Semillas de *Bertholletia excelsa*. Cada recuadro en la escala equivale a 50 mm (Foto: Proyecto Neopangea).

Ibirabá (*Eschweilera ovata*)

Semillas consumidas por comunidades indígenas/tradicionales.

Sachamanga (*Grias neuberthii*)

Frutos consumidos por comunidades indígenas/tradicionales de la Amazonía Occidental, sobre todo en Colombia, Ecuador y Perú.

Jeniparana (*Gustavia augusta*)

La pulpa de sus frutos es consumida por caboclos en gran parte de la Amazonía.

Chupo (*Gustavia speciosa*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la pulpa, al natural o cocida (Amazonía Occidental).

Membrillo (*Gustavia superba*)

La pulpa de los frutos de esta especie es consumida, al natural o cocida, desde Panamá hasta Ecuador.

Jarana-mirim (*Lecythis chartacea*)

Semillas consumidas por comunidades indígenas/tradicionales.

Sapucaia-mirim (*Lecythis lanceolata*)

Semillas diseminadas por indígenas. Koenigswald (1908) relata el uso de flechas con extremidades terminadas en virotos (expansiones robustas de formato cónico, hechas de piedra pulida, madera o metal) por los indígenas kaingáng del sur de Brasil para derribar las grandes cápsulas de semillas de *Lecythis ollaria* (= *L. lanceolata*) de los árboles.

Jarana (*Lecythis lurida*)

Las grandes semillas de jarana son a veces recolectadas por algunas comunidades indígenas/tradicionales. Plántulas y árboles jóvenes han sido encontrados en sistemas agroforestales de tipo familiar en el estado do Pará (Brasil).

Sapucaia-vermelha (*Lecythis pisonis*)

Semillas consumidas y diseminadas por comunidades indígenas/tradicionales. Los agutíes (*Dasyprocta* spp.) suelen diseminarlas a cortas distancias.

LOGANIACEAE:

Quina-cruzeiro (*Strychnos trinervis*)

La pulpa de los frutos de esta especie es consumida al natural o en dulces.

MALPHIGHIACEAE:

Ciruella de monte (*Bunchosia argentea*)

Especie frecuentemente encontrada en la región andina de Perú y Ecuador. La pulpa de los frutos es consumida al natural o en forma de zumos (Lorenzi et al., 2015).

Caferana (*Bunchosia armeniaca*)

La pulpa de los frutos de esta especie andina es consumida al natural o en forma de dulces y jaleas.

Castanha-de-cipó (*Dicella nucifera*)

Las semillas de estos frutos son consumidas, al natural o tostadas, en el sur de Brasil (Lorenzi et al., 2015).

JUGLANDACEAE:

Tocte, nogal (*Juglans neotropica*)

Especie plantada o diseminada inadvertidamente por indígenas kichwa en las estribaciones orientales de los Andes (ej.: Ecuador). Diseminadores de semillas a

distancias más cortas: roedores (*Dasyprocta fuliginosa*, *Guerlinguetus* spp.) y córvidos (*Cyanocorax* spp.).

LAURACEAE:

Pau-rosa (*Aniba rosaeodora*)

Semillas dispersadas mayormente por aves y monos frugívoros. Semillas también diseminadas por comunidades indígenas/tradicionales a través de descartes.

Aguacatillos, canela-coco (*Beilschmiedia emarginata* y *B. sulcata*)

Frutos ocasionalmente recolectados por poblaciones rurales, siendo las semillas diseminadas por descartes.

Tapinhoãs, itaúbas (*Mezilaurus* spp.)

Diversas especies de este género producen frutos y semillas de medianas dimensiones, que a veces son recolectados por comunidades indígenas.

Aguacate (*Persea americana*)

Especie nativa de América Central, ampliamente diseminada por diversos grupos indígenas. Las poblaciones silvestres de aguacateros producen frutos y semillas relativamente pequeños en comparación con los producidos por las variedades cultivadas (figura 11).



Figura 11. Ejemplo de un morfotipo de frutos de *Persea americana* (Lauraceae) presente en México y Guatemala. Las variedades criollas, como la que se observa en la foto, suelen producir frutos más pequeños (más próximos a los morfotipos silvestres) que las variedades explotadas comercialmente. Cada recuadro en la escala equivale a 50 mm (Foto: Proyecto Neopangea).

Rhodostemonodaphne praeclara

Las grandes semillas (de hasta 54 x 29 mm) de esta especie de laurácea pueden ser dispersadas a grandes distancias por el guácharo, *Steatornis caripensis* (Steatornithidae; Caprimulgiformes), un ave frugívora que pesa tan solo 400-450 g (Stevenson et al., 2021). Sin embargo, como esta especie se refugia en el interior de cavernas y grandes cuevas durante el día (ej.: la Cueva de los Guácharos, en Colombia), gran parte de las semillas que transporta suelen ser regurgitadas en lugares poco propicios o inadecuados para la colonización.

MALVACEAE:

Cacau-jacaré (*Abroma augusta*, *Herrania balaensis*, *H. mariae* y *H. nitida*)

Diversas especies son englobadas en la denominación popular de “cacau-jacaré”. Frutos recogidos por poblaciones humanas para el consumo de la pulpa y/o las semillas.

Paineiras, barrigudas (*Ceiba* spp.)

Diversas comunidades indígenas/tradicionales frecuentemente recolectan y transportan sus frutos a largas distancias para utilizar la paina (el “algodón” que envuelve sus semillas de medianas dimensiones) con finalidades diversas. Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Ceiba boliviana*, *C. erianthos*, *C. samauma*, *C. glaziovii* y *C. pubiflora*.

***Pachira* spp.**

Existen decenas de especies pertenecientes a este género, y diversas de estas producen semillas grandes o medianas.

Monguba, cacau-falso (*Pachira aquatica*)

Sus semillas han sido tradicionalmente consumidas al natural, tostadas y como sucedáneas del cacao y del café en la Amazonía.

Amendoim-de-árvore (*Pachira glabra*)

Las semillas de esta especie han sido recolectadas por comunidades indígenas/tradicionales para su consumo una vez tostadas.

Monguba (*Pachira insignis*)

Las semillas recolectadas por comunidades indígenas/tradicionales.

Cupurana (*Patinoa paraensis*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas para el consumo de su pulpa (Amazonía Oriental).

Sapota (*Quararibea cordata*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa (Amazonía Occidental).

Manduvis, amendoins-de-bugres (*Sterculia apelata* y *S. striata*)

Semillas recogidas por poblaciones humanas para su consumo.

Macambo (*Theobroma bicolor*)

Frutos recolectados para el consumo de sus semillas tostadas o asadas.

Cacao, cacau-verdadeiro (*Theobroma cacao*)

Los frutos/semillas de esta especie han sido ampliamente diseminados por comunidades indígenas/tradicionales en diferentes regiones de la cuenca amazónica, e incluso fuera de esta gran región a través de las rutas de intercambio andinas en períodos precolombinos. Tanto la pulpa carnosa de los frutos como sus semillas son comestibles. Al principio los indígenas amazónicos utilizaban esencialmente la pulpa de los frutos de cacao en la elaboración de una bebida fermentada y alcohólica. La mayoría de las semillas serían descartadas junto a sus asentamientos, lo que habría contribuido a la diseminación del árbol y su posterior domesticación. Luego el cacao habría sido llevado a Mesoamérica, donde el uso de las semillas tostadas en la elaboración de bebidas ceremoniales se extendió.

Francisco Requena relata la recolección y el comercio de cacao silvestre por indígenas de la región amazónica situada entre Ecuador y Perú a finales del siglo XVIII (Martín Rubio,

1991). En 1850, Spruce (2006) menciona la predominancia de combinaciones de “cacaueiros-bravos, castanheiras e palmeiras *urucuri*” en determinadas zonas de florestas densas en la Amazonía Central, lo que podría sugerir interferencias antrópicas producidas por comunidades indígenas/tradicionales. Semillas diseminadas a distancias cortas por monos frugívoros de la familia Cebidae.

Cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*)

Los grandes frutos de esta especie amazónica han sido tradicionalmente recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa carnosa al natural y, más recientemente, para la producción de zumos, helados y dulces.

Cacaurana (*Theobroma microcarpum*)

Las semillas de esta especie han sido diseminadas por comunidades indígenas en la Amazonía Occidental (véase también *T. cacao*). Semillas diseminadas a distancias cortas por monos frugívoros de la familia Cebidae.

Cacau-de-macaco (*Theobroma obovatum*)

Las semillas de esta especie han sido diseminadas por comunidades indígenas en la Amazonía Occidental (véase también *T. cacao*). Semillas diseminadas a distancias cortas por monos frugívoros de la familia Cebidae.

Cacauí (*Theobroma speciosum*)

Frutos recogidos por poblaciones humanas para el consumo de su pulpa carnosa al natural y para la elaboración de bebidas fermentadas (véase también *T. cacao*). Sus semillas son comestibles y recientemente han sido utilizadas también para la elaboración de chocolates.

Cupuí (*Theobroma subincanum*)

Frutos recogidos por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa carnosa al natural y para la elaboración de bebidas fermentadas (véase también *T. cacao*). Semillas diseminadas a distancias cortas por monos frugívoros de la familia Cebidae.

Cacaurana, cacauí (*Theobroma sylvestre*)

Frutos recogidos para el consumo de la pulpa carnosa y/o semillas.

MELASTOMATACEAE:

Puçás (*Mouriri* spp.)

Frutos recolectados por comunidades tradicionales para el consumo de su pulpa. Las semillas (todas de medianas dimensiones) suelen ser diseminadas por descartes. Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Mouriri glazioviana*, *M. guianensis* y *M. pusa*.

MELIACEAE:

Andiroba (*Carapa guianensis*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para la extracción de aceite de las semillas con finalidades medicinales.

MORACEAE:

Noz-dos-maias (*Brosimum alicastrum*)

Especie nativa de América Central dispersada y cultivada desde hace más de dos mil años.

Mamica-de-cadela, inharé (*Brosimum gaudichaudii*)

La pulpa de estos frutos suele ser consumida al natural por comunidades indígenas/tradicionales en Brasil.

Inharé (*Helicostylis tomentosa*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa. Las semillas (todas de medianas dimensiones) suelen ser diseminadas por descartes.

MYRTACEAE:

Esta familia incluye diversas especies que producen frutos/semillas grandes y de medianas dimensiones que son diseminados por poblaciones humanas. Los frutos de diversas especies de mirtáceas eran recogidos por indígenas pertenecientes a diferentes grupos étnicos con el fin de elaborar “vino” o chicha (un tipo de bebida alcohólica hecha a partir de la pulpa fermentada de los frutos), siendo sus semillas descartadas en los entornos de los asentamientos humanos. Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Calycorectes acutatus*, *Campomanesia dichotoma*, *C. guaviroba*, *C. hirsuta*, *C. laurifolia*, *C. schlechtendaliana*, *Eugenia candolleana*, *E. cerasiflora*, *E. copacabanensis*, *E. dysenterica*, *E. feijoi*, *E. itaguahiensis*, *E. klotzschiana*, *E. leitonii*, *E. luschnathiana*, *E. macrosperma*, *E. magnifica*, *E. monosperma*, *E. moschata*, *E. multicostata*, *E. myrcianthes*, *E. patrisii*, *E. pitanga*, *E. pyriformis*, *E. ramboi*, *E. rostrifolia*, *E. sellowiana*, *E. speciosa*, *E. stipitata*, *E. subterminalis*, *E. sulcata*, *E. umbrosa*, *E. uniflora*, *E. uruguayensis*, *E. victoriana*, *Hexachlamys edulis*, *Marlierea silvatica*, *M. tomentosa*, *Myrcianthes pungens*, *Myrciaria aureana*, *M. cauliflora*, *M. coronata*, *M. delicatula*, *M. disticha*, *M. dubia*, *M. glazioviana*, *M. grandifolia*, *M. guaquiea*, *M. phitrantha*, *M. plinioides*, *M. spirito-santensis*, *M. strigipes*, *M. tenella*, *M. vexator*, *Neomitranthes gemballae*, *N. obscura*, *Plinia aureana*, *P. cauliflora*, *P. coronata*, *P. edulis*, *P. grandifolia*, *P. inflata*, *P. martinellii*, *P. nana*, *P. rivularis*, *P. spiritosantensis*, *P. trunciflora* y *Siphoneugena densiflora*.

Cabe destacar que no se conoce el hábitat natural de diversas especies de mirtáceas, tales como *Plinia oblongata* y *P. phitrantha*. Grupo: mbyá-guaraní.

OCHNACEAE:

Moela-de-mutum (*Lacunaria jenmanii*)

Frutos consumidos por comunidades indígenas/tradicionales.

OLACACEAE:

Limãozinho (*Ximenia americana* y *X. coriacea*)

Al menos dos especies son conocidas bajo este nombre común en Brasil. La pulpa de estos frutos suele ser consumida al natural por comunidades indígenas/tradicionales.

PASSIFLORACEAE:

Maracujá-seco (*Mitostemma brevifilis*)

La pulpa de estos frutos es muy buscada por indígenas y caboclos en la Amazonía para su consumo al natural.

Maracujás (*Passiflora* spp.)

Se registran actualmente centenas de especies de *Passiflora* repartidas por la región neotropical, muchas de las cuales producen frutos carnosos. A pesar de no producir semillas de grandes dimensiones, debido al recubrimiento fibroso de estos frutos, en general sus semillas son poco accesibles para las aves, de forma que la ornitocoria suele tener una escasa incidencia en estas plantas. Es posible que este tipo de fruto fuera compatible con la dispersión por una parte de la megafauna herbívora que habitaba el Neotrópico durante el Pleistoceno. Actualmente, las especies de primates arborícolas de mediano y gran tamaños, así como también algunos mamíferos carnívoros, se encuentran

entre los principales dispersores de sus semillas. Por otro lado, los humanos son grandes consumidores de la “pulpa” de los frutos de *Passiflora*, siendo capaces de diseminar las semillas de varias especies de este género por endozoocoria.

RHAMNACEAE:

Juazeiro (*Ziziphus joazeiro*)

Frutos ampliamente recolectados y consumidos por las poblaciones rurales del nordeste de Brasil para el consumo de su pulpa carnosa al natural. Las semillas son de medianas dimensiones y suelen ser diseminadas por descartes.

ROSACEAE:

Capulín (*Prunus salicifolia*)

Especie nativa de México y Guatemala, cultivada ya en época precolombina (Lorenzi et al., 2015). Semillas (una por fruto) frecuentemente diseminadas por los humanos al ser descartadas después de mandibular el fruto.

RUBIACEAE:

Puruí (*Alibertia edulis*)

Frutos consumidos por poblaciones rurales. Semillas de medianas dimensiones.

Jenipapos (*Genipa americana*, *G. infundibuliformis*, *Riodoceca pulcherrima*, *Tocoyena formosa*)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de la pulpa al natural y, sobre todo, para la confección de compotas y licores. Semillas dispersadas por descartes. Estas especies han sido diseminadas por comunidades indígenas mucho antes de la

Llegada de Colón al Nuevo Mundo, sobre todo *G. americana*, que es utilizada para teñir la piel (cf. Staden, 1988).

Veludo (*Guettarda pohliana*)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de la fina pulpa al natural. Semillas diseminadas por descartes (especialmente por niños). Diversas especies de aves y mamíferos frugívoros diseminan sus semillas.

Fruta-de-macaco (*Posoqueria acutifolia* y *P. latifolia*)

Frutos consumidos por poblaciones rurales. Como el nombre indica, los frutos de esta especie suelen ser consumidos también por especies de monos (Familias Alelidae y Cebidae) que diseminan sus semillas.

Fruta-de-cachorro (*Randia ferox*)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de su pulpa carnosa. Semillas diseminadas por descartes. Como su nombre común indica, algunas especies de cánidos silvestres se alimentan de la pulpa carnosa de los frutos caídos bajo la copa de los árboles, y diseminan así sus semillas.

RUTACEAE:

Zapote blanco (*Casimiroa edulis*)

Frutos recolectados por comunidades indígenas/tradicionales en México y gran parte de América Central para el consumo de la pulpa al natural o para la elaboración de jaleas y compotas.

SALICACEAE:

Guaçatunga-grande (*Casearia rupestris*)

Frutos consumidos al natural por comunidades indígenas. Grupo: guaraní.

SANTALACEAE:

Mata-cacau (*Acanthosyris paulo-alvinii*)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de su pulpa carnosas. Semillas diseminadas por descartes. Los agutíes (en este caso, *Dasyprocta agouti*) diseminan sus semillas a distancias más cortas.

Sombra-de-touro (*Acanthosyris spinescens*)

Frutos recolectados por poblaciones rurales (especialmente por niños) para el consumo de su pulpa. Semillas diseminadas por descartes. Los agutíes (en este caso, *Dasyprocta azarae*) diseminan sus semillas a distancias más cortas.

SAPINDACEAE:

Pitombarana, pitomba-amarela, água-pomba (*Melicoccus* spp.)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de su pulpa carnosas. Semillas diseminadas por descartes. Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Melicoccus bijugatus*, *M. espiritosantensis* y *M. lepidopetalus*, *M. oliviformis*.

Guaraná (*Paullinia cupana*)

Frutos y semillas de medianas dimensiones recolectados para consumo humano. Semillas diseminadas por descartes. Semillas diseminadas también por aves y monos frugívoros.

Pitomba (*Talisia esculenta*)

Los frutos de esta especie suelen ser recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa carnosa.

SAPOTACEAE:

Guapeva, murta, guái, caimito dulce (*Chrysophyllum* spp.)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de su pulpa carnosa. Semillas diseminadas por descartes. Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Chrysophyllum argenteum*, *C. cainito*, *C. cuneifolium*, *C. gonocarpum*, *C. imperiale*, *C. inornatum*, *C. paranaense* y *C. viride*.

Guapeva (*Diploon cuspidatum*)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de su pulpa carnosa. Semillas diseminadas por descartes.

Maçarandubas, sapota (*Manilkara* spp.)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de la pulpa carnosa. Semillas diseminadas por descartes. Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Manilkara bella*, *M. bidentata*, *M. huberi*, *M. salzmannii*, *M. subsericea*, *M. triflora* y *M. zapota*.

Curupixás (*Micropholis* spp.)

Frutos de diversas especies asignadas a este género son frecuentemente recolectados por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de la pulpa carnosa. Sus semillas suelen ser diseminadas por descartes. Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Micropholis acutangula*, *M. brochidodroma*, *M. cayennensis*, *M. crassipedicellata*, *M. guyanensis* y *M. mensalis*.

Abioranas, aboiaranas, abiu, pariri (*Pouteria* spp.)

Frutos recogidos por comunidades indígenas/tradicionales en gran parte de las zonas tropicales de Sudamérica para el consumo de sus pulpas carnosas. A veces también son recolectados para el consumo animal. Entre las especies en las que incide la antropocoria se encuentran: *Pouteria bullata*, *P. bulliformis*, *P. butyrocarpa*, *P. caimito*, *P. campechiana*, *P. durlandii*, *P. gardneriana*, *P. gardnerii*, *P. glomerata*, *P. gomphiifolia*, *P. grandiflora*, *P. hispida*, *P. lucuma*, *P. macrocarpa*, *P. macrophylla*, *P. multiflora*, *P. pachycalyx*, *P. pariry*, *P. procera*, *P. psammophila*, *P. ramiflora*, *P. sagotiana*, *P. salicifolia*, *P. sapota*, *P. speciosa*, *P. torta*, *P. ucuqui*, *P. venosa* y *P. viridis*.

Curriola-rasteira, marmixa (*Pradosia brevipes* y *P. lactescens*)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de la pulpa carnosas. Semillas diseminadas por descartes.

Cramari (*Sarcaulus brasiliensis*)

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de la pulpa carnosas. Semillas diseminadas por descartes.

Quixaba (*Sideroxylon obtusifolium*)

Frutos frecuentemente consumidos por poblaciones humanas (Brasil).

SIMAROUBACEAE:**Casca-paratudo (*Simaba cuneata*)**

Frutos recolectados por poblaciones rurales para el consumo de la pulpa carnosas. Semillas diseminadas por descartes.

Simaruba-do-brasil (*Simarouba versicolor*)

Frutos recogidos por poblaciones rurales para el consumo de su pulpa (Brasil).

SOLANACEAE:

Pupunharana (*Duckeodendron cestroides*)

Sus frutos a veces son recolectados por comunidades indígenas.

URTICACEAE:

Cucura, puruma, mapati, imbaúba-de-vinho (*Pourouma cecropiifolia*)

Esta especie se distribuye mayoritariamente por la Amazonía Occidental, donde se conocen tanto poblaciones silvestres como poblaciones cultivadas (Pedrosa et al., 2018). Sus frutos suelen ser recolectados por poblaciones humanas para el consumo de su pulpa carnosa al natural y para la elaboración de “vino” o “chicha”. Las semillas (que suelen ser de medianas dimensiones) frecuentemente son diseminadas por descartes, y aquellas que no pasan por un proceso de cocción suelen germinar alrededor de los asentamientos humanos (Brasil, Bolivia, Colombia, Ecuador y Perú). Las semillas también son diseminadas por aves y mamíferos frugívoros. Grupo: ticuna.

Imbaúba-torém, pau-de-jacu (*Pourouma guianensis*)

Frutos recolectados por poblaciones humanas para el consumo de su pulpa carnosa al natural. Semillas (todas de medianas dimensiones) frecuentemente diseminadas por descartes, así como también por aves y mamíferos frugívoros.

VERBENACEAE:

Tarumã (*Vitex cymosa*)

Frutos recogidos por comunidades indígenas/tradicionales para el consumo de su pulpa carnosa.

VITACEAE:

Uva-do-mato (*Cissus paulliniifolia*)

Liana cuyos frutos a veces son recolectados por poblaciones rurales para el consumo de su pulpa al natural. Semillas (todas de medianas dimensiones) frecuentemente diseminadas por descartes, así como también por aves y mamíferos frugívoros.