

79
24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

Facultad de Ciencias

"DISPERSION DE FRUTOS DEL ARBUSTO
Erythroxylum havanense Jacq. EN CHAMELA, JALISCO."

T E S I S

Que para obtener el titulo de

BIOLOGO

presenta

ELLEN ORLI GRYP RUBENSTEIN

México, D.F. 1990.

FALLA DE CR'GEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

SUMMARY

Fructification and fruit removal patterns of Erythroxyllum havanense Jacq. were studied in Chamela, Jalisco.

Erythroxyllum havanense produces fruit during the rainy season, and has a synchronical and massive fructification pattern at an individual as well as at a populational level. This fructification pattern influences the fruit removal pattern.

The relation between fruit removal rate (number of fruits removed/day) and crop size is described by a linear regression (fruit removal rate = $(0.0797 * \text{initial fruit crop size}) - 0.4093$). Taking into consideration Chamela's seasonality, it seems that when seeds are dispersed sooner, the probabilities that propagules have to survive are increased.

It seems that birds are the main dispersers of these seeds, but mammals could also have an important role as dispersal agents.

Apparently, rodents and mammals of bigger size are the main seed predators in the post-dispersal phase and, according to the results, seed predation is not influenced by density and/or distance from the parent plant.

INDICE

AGRADECIMIENTOS	2
RESUMEN	4
SUMMARY	5
INDICE.	6
INTRODUCCION	8
VENTAJAS DE LA DISPERSION	11
Hipótesis del Escape	12
Hipótesis de la Colonización.	14
Hipótesis de la Dispersión Dirigida.	15
Incremento en la Variación Genética.	16
Limitantes a las hipótesis de dispersión	17
DISPERSION Y COEVOLUCION	18
SINDROMES DE DISPERSION	21
Mirmecocoria	22
Saurocoria	22
Ornitocoria	24
Mastozocoria	24
Otras clasificaciones	24
<u>El caso de frutos y frugívoros</u>	28
OBJETIVOS	30
Objetivo General	30
Objetivos Particulares	30
METODOS	31
SITIO DE ESTUDIO.	31
HISTORIA NATURAL DE <u>Erythroxylum havanense</u>	34
SELECCION DE LOS INDIVIDUOS	35
REMOCION DE FRUTOS.	36
OBSERVACIONES DE FRUGIVOROS.	37
CAPTURA DE FRUGIVOROS.	38
ANALISIS QUIMICO DE LOS FRUTOS.	40
REMOCION DIURNA Y NOCTURNA DE FRUTOS.	42
DEPREDAACION DE SEMILLAS.	42
RESULTADOS	45
PATRON DE FRUCTIFICACION A NIVEL POBLACIONAL	45
PATRON DE FRUCTIFICACION A NIVEL INDIVIDUAL	49
Remoción de frutos como función del tamaño de la planta	51
VISITANTES	57
REMOCION DIURNA Y NOCTURNA DE FRUTOS	60
CALIDAD DE LOS FRUTOS	61
DEPREDAACION DE SEMILLAS	62

DISCUSION	66
DINAMICA DE LA FRUCTIFICACION Y REMOCION	66
<u>Erythroxylum havanense</u> Y SUS CONSUMIDORES	73
Calidad de Frutos e Interacción con los	
Frugivoros	76
DEPREDAACION DE SEMILLAS	79
DISCUSION GENERAL	80
 BIBLIOGRAFIA	 84
APENDICE I	92
APENDICE II	96
APENDICE III	97

INTRODUCCION

Los mutualismos son interacciones que se definen como relaciones entre individuos (casi siempre de diferentes niveles tróficos) en las que la adecuación de cada participante se eleva debido a la acción de la otra parte (Janzen 1985). Los mutualismos se pueden dividir, básicamente, en indirectos y directos, y dentro de los últimos en simbióticos y no simbióticos (Boucher et al. 1982).

Los mutualismos simbióticos u obligados son aquellos en que la interacción es íntima y frecuentemente la desaparición de uno de los interactuantes provoca la desaparición o una disminución notable en la adecuación de la otra parte (Janzen 1985) (ej. la asociación entre hongos y algas verdes formando líquenes (Begon et al. 1986), la asociación entre Rhizobium y leguminosas (Boucher et al. 1982)).

Por su parte, en los mutualismos no simbióticos o facultativos, cada mutualista se beneficia por la interacción, pero no hay dependencia fisiológica entre las partes (ej. peces del género Amphiprion que viven entre las anémonas (Boucher et al. 1982), Heliconia y los colibríes que la polinizan (Jordano 1987)), y en la naturaleza la mayoría de los mutualismos son de este tipo (Janzen 1985).

En particular, la dispersión zoócora es un ejemplo de mutualismo no simbiótico, y se define como un proceso activo de transporte que tiene como consecuencia la distribución espacial de las semillas (van der Pijl 1982).

A grandes rasgos, los mecanismos de dispersión pueden ser divididos en abióticos y bióticos. Teóricamente, estos mecanismos han evolucionado en las angiospermas en concordancia con el medio

físico y biótico donde están inmersas (sin embargo ver Herrera 1986 y 1989a), lo que se refleja en diferencias en la frecuencia entre los síndromes de dispersión en diferentes ambientes (Cuadro 1) (Howe y Smallwood 1982). En los ambientes húmedos predominan especies con dispersión zoócora, mientras que en los ambientes secos existe una proporción considerable de especies dispersadas por medios abióticos (Howe y Smallwood 1982, Dirzo y Domínguez 1986).

Independientemente del tipo de dispersión, la mayoría de las plantas presentan estructuras que pueden interpretarse como adaptaciones para la dispersión de semillas, y se ha supuesto que estas estructuras se han desarrollado y modificado por presiones de selección (pero ver Herrera 1986 y 1989a). Este fenómeno es más conspicuo en aquellas plantas donde la dispersión es zoócora.

Así, la mayoría de las semillas presentan estructuras modificadas que facilitan su dispersión y que, aparentemente, se han desarrollado por presiones de selección (pero ver Herrera 1986 y 1989a). En el caso de las semillas zoócoras estas modificaciones aparentemente surgen por la interacción entre la semilla y su dispersor.

En la dispersión zoócora, la planta invierte un cierto porcentaje de su presupuesto energético en la producción de semillas y estructuras adicionales (ej. pulpa de frutos carnosos o exceso de semillas) que actúan como atrayentes para los dispersores (Herrera 1982a, Janzen 1985). Se espera que los dispersores visiten con mayor frecuencia a las plantas que produzcan frutos más atractivos, ya sea debido a su conspicuidad, abundancia, u otras características. A cambio de esto, la planta logra alejar sus semillas.

Por su parte, el animal obtiene alimento a cambio de alojar en el tracto digestivo semillas que no puede digerir, y que

CUADRO 1. Porcentaje de especies leñosas que presentan modificaciones morfológicas para diferentes tipos de dispersión¹.

LOCALIDAD	PRECIPITACION ANUAL (mm)	VERTEBRADOS ²	% DISPERSADO POR: DISEM-ACUM ³	ABIOTICOS	OTROS	TOTAL SPP.
<u>Bosque deciduo templado</u>						
Condado Jennings, Ind., E.U.A.	1205	54	23	23		26
Condado Orange, Ind., E.U.A.	1091	47	34	18	1	34
SW de Ohio, E.U.A.	1015	10	52	38		21
PROMEDIO		37	36.33	26.33	0.33	81
<u>Bosque tropical no estacional</u>						
Alto Yunda, Colombia	5530	89		3	8	133
<u>Bosque tropical húmedo</u>						
La Selva, Provincia de Heredia, Costa Rica	4000	91		8	1	161
Río Palenque, Ecuador	2650	85		15		324
PROMEDIO		88		11.5	0.5	485
<u>Bosque tropical estacional</u>						
Isla de Barro Colorado, Panamá.	2650	81		19		422
<u>Bosque tropical seco</u>						
Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica.	c.1800	59		41		247
Provincia de Guanacaste, Costa Rica.	1533	51		31	18	104
PROMEDIO		55		36	9	351
<u>Bosque paleotropical</u>						
Monte Kinabalu, Borneo	>3985	35-40		25-28	32-40	360
PROMEDIO TOTAL		60.4	10.9	22.25	6.4	1832

¹ Modificado de Howe y Smallwood (1982).

² Frutos carnosos.

³ Diseminar-acumular. Equivalente a "scatter-hoarder."

depositará como productos de desecho lejos de la planta madre (Janzen 1985).

Teóricamente el balance entre los costos y beneficios será lo que rija las interacciones fruto-frugívoro y determine el éxito o fracaso de la interacción (Howe 1977, Pianka 1983, Janzen 1985, Levey 1986, Jordano 1987).

Aunque desde el punto de vista de la adecuación, no es obvia la ventaja que confiere la dispersión, en la siguiente sección se describen brevemente las hipótesis más plausibles sobre las ventajas de que las semillas se alejen de la planta madre.

VENTAJAS DE LA DISPERSION

Existe mortalidad de semillas antes y después de la dispersión, y cada una tiene distintas consecuencias.

La depredación predispersión reduce el tamaño de la cosecha de la planta provocando uno o varios de los siguientes fenómenos:

- 1) Disminución en el número de dispersores (Janzen 1970, Herrera 1982b, Dirzo y Domínguez 1986).
- 2) Modificación del tamaño óptimo de cosecha (Janzen 1970, Harper 1977, Dirzo y Domínguez 1986).
- 3) Cambios en la sombra de semillas (Janzen 1970, Harper 1977, Dirzo y Domínguez 1986).
- 4) Efectos en la depredación post-dispersión en caso de que ésta sea denso-dependiente (Janzen 1970, Dirzo y Domínguez 1986).

Una vez que las semillas son removidas de la planta, la mortalidad ya no se relaciona directamente con el tamaño de cosecha original, sino con el patrón de distribución que presentan las semillas y plántulas, y cobran importancia otras causas de

mortalidad, como la competencia por recursos y espacio entre individuos de la misma especie. Sin embargo, este patrón de distribución está muy relacionado con la depredación pre-dispersión.

Es posible que la dispersión juegue un papel importante en la dinámica poblacional de las plantas, ya sea en aspectos de colonización de nuevas áreas, en el mantenimiento de poblaciones ya establecidas y/o en el incremento del flujo génico (Harper 1977). Por ello es importante discutir las hipótesis que se han desarrollado para explicar las ventajas que confiere el alejarse del progenitor.

Hipótesis del Escape

Janzen (1970) desarrolló la hipótesis del escape a partir de observaciones de los patrones de distribución de semillas con respecto a la planta madre y postuló que la mayor ventaja de la dispersión es evitar los riesgos de mortalidad asociados con la planta progenitora, ya sean debidos a su cercanía o a las altas densidades de plántulas y semillas (ver también Connell 1971).

Generalmente la densidad de semillas es mayor en la vecindad de la planta madre, disminuyendo rápidamente al aumentar la distancia (Janzen 1970, Smith 1980, Howe y Smallwood 1982), y se espera que la sobrevivencia aumente conforme disminuye la densidad de las semillas y/o la distancia al progenitor (Janzen 1970). Este patrón de sobrevivencia diferencial se ilustra en la figura 1 y se ha explicado de varias maneras.

Por un lado, se habla de la presencia de depredadores que responden ya sea a la alta densidad de las semillas, o a un punto focal (planta madre) cercano al cuál buscarán las semillas (Janzen 1970). Conforme la densidad de adultos reproductivos de una especie aumenta, también aumenta la mortalidad de las semillas, ya que se sobrelapa la sombra de semillas de diferentes individuos y aumenta

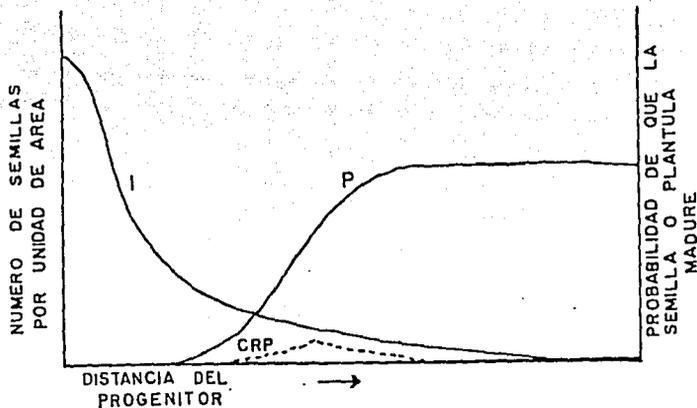


Figura 1. Modelo que muestra la probabilidad de reclutamiento de una semilla o plántula en función de: (1) tamaño de cosecha, (2) tipo de agentes de dispersión, (3) distancia del progenitor, y (4) la actividad de depredadores. Al aumentar la distancia del progenitor, el número de semillas por unidad de área (I) disminuye rápidamente, pero la probabilidad (P) de que una semilla dispersada sobreviva al ataque de patógenos o depredadores aumenta. El producto de las curvas I y P produce una curva de reclutamiento de población (CRP) con un máximo a la distancia donde la probabilidad de que un nuevo adulto se establezca es mayor (tomado de Janzen, 1970).

el número de semillas por unidad de área.

Por otro lado, Clark y Clark (1984) proponen que la alta mortalidad de plántulas en la vecindad del progenitor se debe, por un lado, a la competencia asimétrica con la planta madre, y por otro a la competencia interespecífica provocada por la alta densidad de plántulas en la vecindad de la planta madre, y que limita el acceso a recursos y espacio.

Por estas razones, la distribución de los adultos es distinta a la que se esperaría en función de la distribución de las semillas. Así, aunque en la vecindad de la planta madre se encuentre el mayor número y densidad de semillas, también es en esta área donde la mortalidad de semillas es mayor.

Hipótesis de la Colonización.

La hipótesis de la colonización parte de la suposición de que el ambiente cambia en el tiempo, y que por ello cuanto más amplia sea el área en que una madre distribuye sus semillas, es mayor la probabilidad de que alguna semilla encuentre una situación favorable para establecerse y desarrollarse (Howe y Smallwood 1982). Esta muy relacionada con especies que se establecen en sitios perturbados, se reproducen y mueren en tiempos relativamente cortos, y tienen baja capacidad competitiva (Howe y Smallwood 1982). Sin embargo, se ha comprobado que los claros no sólo son importantes en el establecimiento de plantas "pioneras", sino también para especies de bosque primario (Howe y Vande Kerckhove 1979, Howe y Smallwood 1982, Augspurger 1984, Levey 1988).

Augspurger (1984) realizó experimentos con semillas de nueve especies de árboles y observó, en todos los casos, mayor sobrevivencia de plántulas en los claros que en la sombra. Además, en otro estudio demuestra que la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas de Platypodium elegans aumenta en los claros debido

a que las condiciones de sombra en el sotobosque favorecen el desarrollo de los hongos patógenos causantes del "damping-off". En los claros, dónde hay más luminosidad y menos humedad, los patógenos no pueden desarrollarse y las plántulas son menos vulnerables (Augspurger 1983). Como los claros no se distribuyen regularmente en el tiempo y en el espacio, entre mayor sea el área en que se dispersen las semillas, habrá mayor probabilidad de que estas lleguen a un claro y se establezcan exitosamente (Augspurger 1983, 1984).

La hipótesis del escape y la de colonización no son mutuamente excluyentes. Sin embargo, la importancia relativa de cada una puede variar, dependiendo de la especie en particular, de la abundancia y especificidad, de los parásitos y patógenos, de la etapa sucesional en que se encuentre la comunidad, y de la habilidad competitiva de la especie (Howe y Smallwood 1982).

Hipótesis de la Dispersión Dirigida.

La hipótesis de dispersión dirigida plantea que en especies donde las semillas requieren habitats especiales para germinar y establecerse, los dispersores transportan estas semillas a sitios apropiados para el desarrollo y crecimiento de la planta (Howe y Smallwood 1982).

La hipótesis de la colonización y la de dispersión dirigida se distinguen principalmente porque en el primer caso el movimiento de la semilla ocurre de manera totalmente azarosa, y en la dispersión dirigida interviene la conducta de los dispersores. En la dispersión dirigida los dispersores pueden presentar conductas de almacenamiento de semillas en sitios que son propicios para que la planta se desarrolle (Howe 1986), o visitar preferentemente claros, dónde forrajean y depositan las semillas, y dónde las semillas tienen una mayor probabilidad de establecerse (Levey 1988).

Hay aves, mamíferos y hormigas que realizan este tipo de dispersión. En las especies Viola odorata y V. hirta hay una mayor probabilidad de que emerjan plántulas de semillas que han sido llevadas a hormigueros que de semillas localizadas al azar (Howe y Smallwood 1982, van der Pijl 1982). El ave Dicaeum sanguinolentum lleva semillas del muérdago parásito Loranthus sp. y las deposita en la corteza del huésped al defecar (Howe y Smallwood 1982). Roedores excavadores pueden cavar y transportar diásporas bajo tierra y abandonarlas. En Asia hay ardillas que se alimentan de semillas de Quercus y Castanea, llevando las infrutescencias a sus madrigueras, y ahí algunas semillas son abandonadas. También entierran semillas de Pinus, y esto propicia que germinen cuando no son recuperadas (van der Pijl 1982, Howe 1986).

Incremento en la Variación Genética.

A diferencia de las hipótesis mencionadas anteriormente, la importancia de la dispersión sobre el incremento en la variación genética no reside en la probabilidad de sobrevivencia de la progenie, sino en como influye sobre la variación genética existente dentro y entre poblaciones de una especie.

El movimiento de genes en las angiospermas se lleva a cabo a través de la dispersión de polen y semillas. Las semillas llevan dos alelos en cada locus, y por ello el flujo génico efectivo que se da a través de ellas es el doble que el de un grano de polen (Hamrick y Loveless 1986). •

En las plantas la probabilidad de cruzamiento disminuye rápidamente al aumentar la distancia entre los individuos (Begon et al. 1986). Si los individuos y su progenie permanecen agregados, es muy probable que haya endogamia y esto comunmente provoca una reducción en la vitalidad de la progenie (depresión por consanguinidad). Por otro lado, el entrecruzamiento con otras

poblaciones puede causar la ruptura de combinaciones de genes que han sido seleccionados por determinadas presiones del medio, provocando una depresión por exogamia (Begon et al. 1986).

La dispersión favorece el entrecruzamiento entre la progenie de padres no emparentados, y se puede esperar que la progenie más vigorosa sea producto de estos entrecruzamientos (Ehrlich y Raven 1969, Janzen 1983b, Begon et al. 1986, Dirzo y Domínguez 1986).

Se sabe que la mayoría de las semillas de una planta caen muy cerca del progenitor, y que sólo una proporción muy baja se aleja más de unos cientos de metros, pero en poblaciones naturales no se ha estudiado cuál es la distancia óptima de dispersión para evitar efectos de depresión tanto por consanguinidad como por exogamia.

Limitantes a las hipótesis de dispersión

Con lo anterior se hacen evidentes las probables ventajas que confiere la dispersión. Sin embargo, es conveniente discutir bajo qué condiciones son válidas estas hipótesis.

Si las semillas son acarreadas a sitios donde las condiciones no permiten el establecimiento y desarrollo de plántulas, el escapar de los depredadores se vuelve irrelevante. Por ejemplo, el murciélago frugívoro Artibeus jamaicensis en los Tuxtlas, Veracruz, deposita un gran número de semillas en las cuevas en que habita (Vázquez-Yanes et al. 1975). La mayoría de estas semillas muere, y las plántulas que logran establecerse no pueden desarrollarse (Dirzo y Domínguez 1986). En este caso el alejarse de la madre para evitar competencia y depredación pierde todo sentido.

Por otro lado, el tamaño de las poblaciones está limitado por factores bióticos (como competencia) y por la capacidad del sistema para sostener a un máximo de individuos. En términos demográficos, la depredación de semillas y plántulas puede considerarse como

irrelevante mientras la densidad de semillas se conserve por arriba del nivel que puede sostener el sistema (Harper 1977, Dirzo y Domínguez 1986). Sin embargo, si la depredación es selectiva, los individuos que sobreviven a la mortalidad juvenil son una fracción seleccionada de la cohorte original. Cuando esto sucede, un depredador de semillas puede ejercer presiones de selección importantes aunque no cambie el tamaño de la población (Harper 1977).

DISPERSION Y COEVOLUCION

El concepto de coevolución implica la existencia de cambios evolutivos secuenciales y recíprocos entre poblaciones de categorías taxonómicas lejanas que interactúan durante intervalos prolongados (Roughgarden 1979, Herrera 1982a, Dirzo 1983). En el caso de los mutualismos, existen algunos ejemplos en que aparentemente la relación se ha desarrollado por procesos coevolutivos (ej. la cucurbitácea Angruria y las mariposas Heliconius que las polinizan (Gilbert 1975), las orquídeas del género Catasetum maculatum y los machos de las abejas Eulaema (Janzen 1985)). Sin embargo, en la mayor parte de los casos, los mutualismos han ocurrido porque organismos que coinciden en tiempo y espacio pueden beneficiarse, pero las características que permiten la interacción no surgieron por cambios secuenciales y/o recíprocos, y no existe una historia común entre los mutualistas (Herrera 1985b y 1986, Janzen 1985, ver también Gould y Vrba 1982). Las interacciones mutualistas no implican la existencia de una historia común entre los participantes (Janzen 1985), y no necesariamente hay coevolución entre taxa que han interactuado durante intervalos prolongados (Herrera 1986).

En el proceso de dispersión de semillas se ha planteado que al no haber especificidad, la relación frugívoro-planta se ha desarrollado por coevolución difusa y facultativa (Howe y Smallwood

1982, Wheelwright y Orians 1982, Janzen 1985, Herrera 1985a, Levey 1986, Jordano 1987, Wheelwright 1988). Pero en un gran número de casos los frutos aparecieron antes que sus dispersores actuales, por lo que no es correcto hablar de coevolución, debido a que los taxa que interactúan carecen de una historia común, y la relación se basa en "preadaptaciones" (Snow 1981a, Howe y Smallwood 1982, Jordano 1987).

Si se define a un gremio como un grupo de especies que comparten un recurso y lo aprovechan de manera similar (Smith 1980, Krebs 1985), se puede hablar de gremios de dispersores. En general, los gremios de dispersores están formados por especies que con dietas generalistas, y por ello las presiones de selección son débiles tanto espacial como temporalmente (Howe y Smallwood 1982, Wheelwright y Orians 1982, Janzen 1985, Herrera 1985a, Levey 1986, Jordano 1987, Wheelwright 1988). Se puede hablar de mutualismos en la relación frugívoro-planta, pero es difícil distinguir en cuáles casos la relación se ha desarrollado por coevolución.

Herrera (1986) señala varias características de los sistemas fruto-dispersor, y discute las restricciones para que haya coevolución en estos sistemas:

- Prácticamente no se ha considerado el papel de los patógenos e invertebrados en la evolución de las características de los frutos, aún cuando características que atraen a los dispersores también atraen a los depredadores. Al ignorar a patógenos y depredadores se está suponiendo que las presiones ejercidas por no-dispersores son pequeñas. No se han desarrollado estudios que puedan confirmar esto aunque, al parecer, la influencia de los no mutualistas no es despreciable.

- No se han considerado características del medio sobre los que el progenitor no puede influir debido a que sus componentes no

son heredables (como las características del sitio donde crece, la influencia de plantas vecinas, o la interferencia entre coespecíficos), y que provocan un aumento en la varianza no genética, disminuyendo la probabilidad y/o la tasa de cambio evolutivo en los atributos de la dispersión (Herrera 1986).

El establecer patrones coevolutivos requiere un análisis proximal y último del sistema, enfatizando el estudio de relaciones de dependencia débil y de los factores no heredables que pueden influir sobre los patrones de dispersión (Herrera 1986).

Por otra parte, la misma naturaleza de la interacción previene el establecimiento de mutualismos estrechos entre angiospermas y frugívoros ya que:

1) Las plantas no tienen la capacidad de dirigir el destino de las semillas dispersadas (Wheelwright y Orians 1982, Janzen 1983b y 1985, Herrera 1986).

2) Muchas veces la diferencia entre la calidad de dispersión proporcionada por distintos frugívoros es relativamente pequeña (Janzen 1985, Denslow et al. 1986).

3) Es impredecible y difícil determinar los sitios apropiados para depositar las semillas (Wheelwright y Orians 1982, Janzen 1983b y 1985, Herrera 1986).

4) Existen ventajas potenciales al tener un amplio gremio de dispersores (Janzen 1985, Denslow et al. 1986).

5) La naturaleza de los ciclos de vida de los frugívoros no permite que éstos dependan únicamente de un recurso que no esté disponible continuamente en el tiempo (Wheelwright y Orians 1982, Janzen 1985, Denslow et al. 1986).

6) Puede haber organismos que derivan beneficios de una asociación mutualista sin aportar ningún beneficio a la relación (organismos "aprovechados") (Soberón y Martínez del Río 1985). Dentro de estos organismos se pueden mencionar a las leguminosas que producen semillas que mimetizan frutos carnosos dispersados por frugívoros, que compiten con otras plantas por dispersores, y que no dan ninguna recompensa a los frugívoros que las dispersan (Soberón y Martínez del Río 1985).

7) En las comunidades naturales predominan las interacciones débiles y asimétricas. Este tipo de interacciones permiten que las especies poco comunes persistan y ofrecen diferentes rutas de respuesta cuando hay perturbaciones en el sistema, por lo que tienen un papel central en los sistemas mutualistas (Jordano 1987).

De cualquier manera, la existencia de síndromes de dispersión podría apoyar la idea de coevolución entre gremios de plantas y animales.

SINDROMES DE DISPERSION

Un síndrome de dispersión se define como el conjunto de características morfológicas generales compartidas por grupos de frutos o de semillas que asocian a estos frutos con agentes de dispersión determinados (van der Pijl 1982).

Los síndromes se pueden dividir principalmente en zoócoros y abióticos. En las especies con síndromes abióticos, se han "aprovechado" factores físicos como medios de transporte de semillas. Por su parte, la zoocoria aprovecha la presencia de grupos de animales para transportar semillas. En el cuadro 2 se muestra una caracterización de los principales síndromes de dispersión (Snow 1981b, Howe y Smallwood 1982).

En los trópicos, del 50 al 90% de los árboles del dosel y prácticamente el 100% de los arbustos y árboles del sotobosque producen frutos adaptados para la zoocoria, y un gran número de especies de aves y mamíferos dependen, cuando menos parcialmente, de estos frutos (Snow 1971, Morton 1973, Howe y Vande Kerckhove 1979, Howe 1984).

Las preferencias de los frugívoros probablemente están determinadas por factores como tamaño de fruto, recompensa nutricional, color y presentación (Snow 1971, Janzen 1983a, Wheelwright 1988).

Los principales síndromes zoócoros son los siguientes:

Mirmecocoria

Con este nombre se designa al síndrome de dispersión por hormigas. Las semillas dispersadas por estos insectos presentan una estructura lipídica, llamada elaiosoma, de la que se alimentan algunas hormigas (van der Pijl 1982, Horvitz y Schemske 1986). Las hormigas acarrean las semillas, desprenden el elaiosoma y abandonan el resto en cavidades en el suelo (van der Pijl 1982).

Saurocoria

Aunque los reptiles tuvieron gran importancia como dispersores de semillas durante en el Mesozoico y el Pérmico (Willson, Irvine y Walsh 1989), en la actualidad hay pocos reptiles herbívoros. Sin embargo, existen lagartijas, iguanas, tortugas, e incluso lagartos que dispersan semillas. En cuanto a las características morfológicas, los frutos saurócoros no difieren mucho de los dispersados por mamíferos y aves (van der Pijl 1982, Willson, Irvine y Walsh 1989), generalmente son naranja-rojizos, olorosos y basicuales (Snow 1981a, van der Pijl 1982). Algunos ejemplos de

CUADRO 2. Principales síndromes de dispersión de frutos y semillas⁴

Agente dispersor y Adaptación general	Modificación que presenta el fruto	Estructura de la que Deriva la modificación	Forma de Dispersión
Animal (Zoocoria)			
carnoso, nutritivo	Arilo, pericarpio, pulpa	Testa u Ovario	Vetebrados
atrayente químico	Elaiosoma	Integumento de la semilla	Hormigas
estructuras colgantes	Ganchos, material viscoso	Generalmente partes florales	Adhesión al peloje o plumas
mimesis	Testa coloreada	Testa	Aves
Viento (Anemocoria)			
Reducción de tamaño	Semillas muy pequeñas (como polvo)	Semillas	
Proporción superficie/volumen elevada	Alas, plumas o globos	Testa o fruto	
Rodantes	Se separan yemas	Yemas	Se esparcen semillas
Agua (Hidrocoria)			
Resistencia a hundirse	Tricomas o estructuras viscosas	Testa	Transporte debajo del agua
Alta tensión superficial	Pequeñas, impermeables	Testa	Flotan hasta mojarse
Bajo peso específico	Espacios de aire, corcho, aceites	Semilla o fruto	Flota largas distancias
Autocoria			
Frutos explosivos	Diversas	Frutos	Es común el transporte secundario
Diasporas rastreras	Tricomas hidrosfópicos	Frutos	Se dispersan cuando hay variación en la humedad

⁴ Tomado de Howe y Smallwood 1982.

frutos dispersados actualmente por reptiles son: Celtis iguana (por iguanas), Annona palustris (por iguanas y lagartijas), Asimina pygmaea (por tortugas) (Willson, Irvine y Walsh 1989).

Ornitocoria

Las aves se guían principalmente por la vista, y su sentido olfativo es débil o nulo (van der Pijl 1982). Los frutos ornitócoros se caracterizan por tener una estructura comestible atractiva, con colores llamativos (como rojo, negro, azul o combinaciones), son relativamente pequeños (entre 2 y 25 mm de diámetro), la semilla generalmente está protegida para evitar que la digieran los animales, los frutos son poco olorosos, y generalmente se desarrollan en la parte terminal de las ramas (Kantak 1979, Snow 1981b, van der Pijl 1982, Wheelwright 1985).

Mastozoocoria

Los mamíferos tienen un sentido del olfato bien desarrollado y muchos mamíferos frugívoros son de hábitos nocturnos. Los frutos mastozoócoros característicos despiden olores llamativos y, a diferencia de los ornitócoros, sus colores no suelen ser llamativos, y son de mayor tamaño que los frutos dispersados por aves (van der Pijl 1982). Las semillas generalmente presentan testas duras como protección contra daños mecánicos y a veces contienen sustancias tóxicas o amargas (van der Pijl 1982).

Por otro lado se tienen a los dispersores "diseminadores-acumuladores", que colectan y almacenan semillas para consumirlas posteriormente, pero por alguna razón no vuelven por las semillas y éstas germinan. Este tipo de conducta se encuentra en algunas aves, y en roedores que entierran semillas (van der Pijl 1982).

Otras clasificaciones

Existen intentos para clasificar la dispersión en términos funcionales. McKey (1975) define dos estrategias de dispersión en

términos de la inversión de recursos por frutos, y del tipo de frugívoro que atrae:

La dispersión de baja calidad se caracteriza por producir frutos de bajo costo y por atraer dispersores oportunistas. Por su parte, en la dispersión de alta calidad se producen frutos con alto costo y la dispersión la realizan frugívoros especializados.

La "calidad" de la dispersión está expresada en términos de probabilidad de visita, porcentaje de sobrevivencia y trato de la semilla por el dispersor (Snow 1971, McKey 1975, Smith 1980, Howe y Smallwood 1982). Las evidencias que existen acerca de la capacidad de los dispersores para distinguir entre frutos de "alta" y "baja" calidad son débiles. Es muy probable que factores como la abundancia y facilidad de encuentro del recurso influyan más que la calidad nutrimental del fruto en la decisión del animal para consumir los frutos de determinadas especies. En el cuadro 3 se resumen estas estrategias caracterizando a los frutos y plantas, y a los frugívoros asociados.

DINAMICA DE LA INTERACCION FRUGIVORO-PLANTA

Debido a que existen limitantes de energía, tiempo y riesgo que influyen en la elección del animal sobre el alimento que elige, el estudio de la interacción entre frugívoros y plantas puede ser abordado de manera similar al de la interacción depredador-presa (Howe 1986).

Sin embargo, por sus características, los frutos difieren de otras presas. Las plantas se benefician cuando sus frutos son consumidos y las semillas dispersadas, y esto se refleja en la conspicuidad, facilidad de manejo, y abundancia de los frutos respecto a las presas animales, y los frutos que producen representan una fuente importante de alimento para los frugívoros.

CUADRO 3a. Caracterización de los frutos dispersados por animales*

	FRUTOS DE BAJA CALIDAD Numerosos	FRUTOS DE ALTA CALIDAD Relativamente pocos
Frutos por cosecha		
Conspicuidad del fruto	Alta	No necesariamente conspicuos
Características de la pulpa	Suculenta	Firme y densa
Nutrientes que proporcionan	Carbohidratos y agua	Carbohidratos, lípidos y proteínas
Semillas	Generalmente duras, para protegerse del paso por tracto digestivo.	Generalmente suaves y de rápida germinación. Muchas veces tóxicas.
Número de semillas por fruto	Abundantes	Una o pocas
Tamaño de semillas	Pequeñas	Relativamente grandes, con muchas reservas
Costo por propágulo	Bajo	Alto
Patrón de fructificación	Períodos cortos. Masividad y sincronía en la maduración de frutos dentro de la especie. Desplazamiento en el tiempo de fructificación con respecto a otras especies.	Períodos largos de fructificación. Maduran pocos frutos a la vez. Fructificación simultánea con especies que proporcionan otro tipo de nutrientes.
Estrategia reproductiva	Estrategas "r"	Estrategas "K"
Dispersores	Muchos y variados, los frutos son solo un complemento a su dieta. "Oportunistas"	Pocos y especializados. Los frutos constituyen la mayor parte de su dieta. "Especialistas"
No. de especies que producen este tipo de frutos	Numerosas	Pocas

CUADRO 3b. Caracterización de aves frugívoras

	OPORTUNISTAS Pequeños (altas tasas metabólicas)	ESPECIALISTAS Generalmente grandes
Tamaño del animal		
Pico	Picos más delgados	Más planos y anchos, comisuras anchas.
Dependencia por los frutos	Baja. Frutos - complemento de la dieta	Alta
Tipo de dispersión	Baja calidad y gran cantidad	Alta calidad y baja cantidad
Estómago	Sin adaptaciones especiales para no maltratar las semillas	Poco muscularizado, de paredes delgadas, frecuentemente pequeño.

(* Tomado de Snow 1971, McKey 1975, Herrera 1984a).

Por esto los frutos se han considerado como "presas que quieren ser comidas" (Morton 1973, Snow 1981b, Herrera 1985a, Wheelwright 1985).

El tamaño de cosecha, la calidad nutritiva de la pulpa, y la relación entre cantidad de material comestible y masa no aprovechable por el animal son factores que determinan qué tan redituable es el consumo de un tipo de frutos, y esto influye en el comportamiento de forrajeo de los animales (Howe y Vande Kerckhove 1980, Janzen 1983a, Murray 1987). Así, la redituabilidad de la presa (fruto) se puede medir en términos de la cantidad de biomasa obtenida por unidad de tiempo. Al aumentar la densidad de las presas pueden darse dos tipos de respuesta: cada depredador consume más presas en el tiempo (Respuesta Funcional), o bien aumenta el número de depredadores en el área (Respuesta Numérica) (Smith 1980, Krebs 1985).

Se ha planteado que existen estrategias de forrajeo óptimo en las que se maximiza la diferencia entre las ganancias y los costos. Como los frugívoros tienen un conocimiento imperfecto de la disponibilidad de recursos en el tiempo y el espacio deben "muestrear" su entorno para decidir sobre la estrategia de forrajeo en el futuro y así maximizar las ganancias (Pianka 1983, Pyke 1984).

El forrajeo óptimo está en función de varios parámetros que determinan el comportamiento del frugívoro. Entre estos parámetros se pueden considerar a las tasas de encuentro y el tiempo de manejo asociados con cada tipo de alimento (Pyke 1984), la calidad del parche (Pyke 1984), y el tiempo óptimo de permanencia en un parche (MacArthur y Pianka 1966, Pyke 1984, Begon et al 1986).

El caso de frutos y frugívoros

La cantidad de nutrientes que proporcionan los frutos por unidad de peso fresco es muy reducida, pero lo compensa la abundancia estacional del recurso y la facilidad de captura de los frutos con respecto a los animales. Por esta razón el tamaño de la cosecha puede influir en el comportamiento de forrajeo de los dispersores y, como consecuencia, en el éxito reproductivo de la planta (Morton 1973, Herrera 1984a, Murray 1987).

Una manera de evaluar las consecuencias del tamaño de cosecha es analizar los datos de remoción de frutos para plantas con distinto número de frutos (Murray 1987). Por ejemplo, en Guarea glabra el número de semillas removidas incrementó linealmente al aumentar el número de semillas con arilos. Sin embargo, la proporción de semillas removidas no cambió al cambiar el tamaño de cosecha (Howe y De Steven 1979). En seis especies de arbustos de clima templado no se encontró correlación entre el tamaño de la cosecha y la proporción removida, pero hubo una correlación positiva entre el tamaño de cosecha y el número de frutos removidos (Davidar y Morton 1986). Murray (1987) estudió tres especies tropicales: una herbácea (Phytolacca rivinoides), y dos arbustos (Witheringia solanacea y W. coccoloboides). En las tres especies, la proporción de frutos removidos por día fué independiente del tamaño de la cosecha, pero la probabilidad de visita y el número de frutos removidos aumentó al aumentar el tamaño de la cosecha. En Sambucus pubens se estudió la relación entre el tamaño de cosecha y la agregación espacial de los arbustos con los efectos en la remoción de frutos. Tanto en plantas aisladas como en las agregadas, el número de frutos removidos fué mayor en las plantas con tamaños de cosecha mayores, aunque en ningún caso la tasa de remoción se incrementó desproporcionadamente (Denslow et al. 1986). Esto parece indicar que aunque un tamaño de cosecha mayor no incrementa la tasa de remoción, si aumenta el número absoluto de semillas removidas.

Los estudios realizados hasta ahora enfatizan que las tasas de remoción se mantienen constantes y no discuten el incremento en números absolutos. Sin embargo la probabilidad de que una planta deje descendientes no está en función de la proporción de la cosecha que sea removida, sino del número de semillas que sean dispersadas. Entre más semillas se dispersen, mayor será la probabilidad de que alguna encuentre las condiciones adecuadas para establecerse.

Al considerar la proporción de frutos removidos se está suponiendo que la selección favorece la eficiencia en la reproducción, medida en términos de la descendencia que sobrevive con respecto al esfuerzo reproductivo (Murray 1987).

Aún así, la probabilidad de que una planta sea visitada incrementa al aumentar la producción absoluta de frutos (Howe y De Steven 1979, Murray 1987). Aunque la proporción de frutos removidos diariamente decrece, en muchas especies los frutos pueden permanecer en la planta por varios días, por lo que la disminución en la tasa de remoción no necesariamente implica el desperdicio de los frutos (Murray 1987). Además, la recompensa que un animal obtiene tampoco está en función de la proporción, sino del número absoluto de frutos que encuentre y consuma.

Este estudio tratará explicar cómo se relaciona el tamaño de cosecha de Erythroxylum havanense Jacq. (Erythroxylaceae) con la eficiencia en la dispersión. Esta eficiencia será considerada con respecto al número de frutos removidos para distintos tamaños de cosecha y distintos tamaños de parche.

OBJETIVOS

Objetivo General

El objetivo general de este trabajo es describir el patrón de fructificación y remoción de frutos de Erythroxylum havanense, así como determinar cuáles son las principales variables involucradas en este fenómeno.

Objetivos Particulares

1) Describir el patrón de fructificación de los individuos y de la población de E. havanense en Chamela, Jalisco.

2) Evaluar la relación entre la tasa de remoción de frutos y el tamaño de la cosecha, el tamaño del parche de fructificación y el patrón temporal de presentación de frutos.

3) Determinar quienes son y que papel juegan los frugívoros que visitan E. havanense. Esto es importante para conocer el posible destino de las semillas una vez que son removidas.

4) Evaluar experimentalmente la probabilidad de escape a la depredación post-dispersión de semillas en función de variaciones en densidad y distancia con respecto a plantas focales.

METODOS

SITIO DE ESTUDIO.

La Estación de Biología Chamela (U.N.A.M.) se localiza aproximadamente a los 19°30'N y 105°03'W, a menos de 2 km de la costa del Océano Pacífico (figura 2; Lott 1985, Bullock 1986).

Esta región se caracteriza por una marcada estacionalidad. En promedio el 80.9% de la precipitación se presenta entre los meses de julio y octubre, con un largo período de sequía desde noviembre hasta mayo (ver figura 3). La precipitación promedio anual es de 733 mm y la temperatura promedio anual es de 24.9°C con diferencias en las temperaturas medias mensuales menores a 5°C (promedio de 1977 a 1983). El clima corresponde al grupo de los más secos de los cálidos subhúmedos (Awo(x')i según Köppen modificado por García) (Lott 1985, Bullock 1986, García 1988).

El tipo de vegetación dominante en la región de Chamela es Selva Baja Caducifolia (Miranda y Hernández X. 1963). Esta selva se distribuye sobre las zonas de lomeríos o en las pendientes con suelos someros. La altura del dosel tiene, en promedio, entre 5 y 10 metros. La mayoría de las especies arbóreas pierden las hojas durante la sequía (Lott 1985).

En contraste, en sitios con suelos profundos y a lo largo de los arroyos, existe Selva Mediana Subperennifolia a Subcaducifolia. En estos sitios solamente del 50 al 75% de las especies arbóreas pierden las hojas en la época de sequía (Lott 1985, Lott et al. 1987).

En Chamela, el 16% de las especies de plantas son endémicas de la región, y la riqueza florística de esta zona sobrepasa a la del resto de las selvas secas hasta ahora muestreadas (Lott et al. 1987).

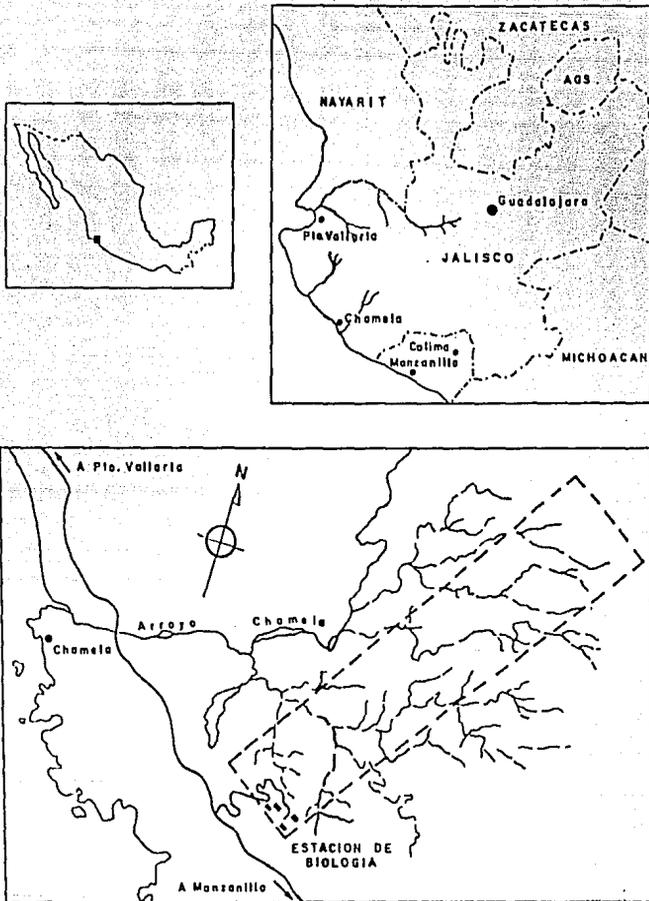


Figura 2. Mapa que muestra la localización de la estación de Biología Chamela (Tomado de Lott 1985)

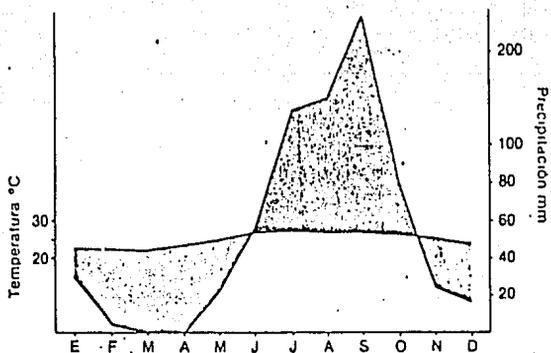


Figura 3. Climograma ombrotérmico de la Estación de Biología Chamela (tomado de Bullock 1986).

HISTORIA NATURAL DE Erythroxyllum havanense

Erythroxyllum havanense Jacq. (Erythroxylaceae) es un arbusto muy abundante en la selva baja de Chamela. Alcanza hasta 6 m de altura, aunque en la estación de Chamela no sobrepasa los 3 m. (ver Britton 1907, Croat 1978).

E. havanense es una especie caducifolia, y su crecimiento y reproducción se restringen a la época húmeda del año. La expansión foliar empieza durante la primera semana de la temporada de lluvias (Dominguez 1990). El ciclo reproductivo de E. havanense se puede dividir en 2 fases, seguidas por el establecimiento de nuevos individuos. Tanto las fases de reproducción como la de establecimiento se llevan a cabo durante el período de lluvias (aproximadamente 3 meses) y se pueden describir brevemente de la siguiente manera:

a) Floración: Es sincrónica y masiva. Inicia alrededor de 7 días después de las primeras lluvias. El tiempo de vida de las flores individuales es un día, los individuos tienen flores un máximo de 3 días y el período completo de floración de la población dura aproximadamente 7 días. Las flores son heterostilicas, y son polinizadas principalmente por abejas del género Trigona (Dominguez 1990).

b) Fructificación: Este período comprende el desarrollo, maduración y remoción de los frutos. La maduración de frutos comienza aproximadamente 20 días después de la floración, y la fructificación también es masiva y sincrónica. Los frutos de E. havanense son drupas de color rojo, y se ajustan al síndrome de dispersión ornitócoro descrito por Van der Pijl (1982) (cuadro 5).

c) Germinación de semillas y establecimiento de plántulas: Las semillas germinan aproximadamente 3 días después de caer al

suelo (Dominguez 1990, Avila no publ. y obs. pers.), y si sobreviven, continúan su desarrollo como plántulas hasta el fin de la temporada húmeda.

Los nuevos individuos se mantienen como plántulas durante toda la sequía.

CUADRO 5. Morfología de los frutos de E. havanense

	X	d.s.	rango	n
FRUTOS				
Longitud	7.3 mm	0.538	5.5-8.5 mm	165
Diámetro	5.1 mm	0.591	3.8-6.7 mm	165
Peso (Pulpa + semilla)	0.137 g	0.04	0.010-0.236 g	165
SEMILLAS				
Longitud	6.5 mm	0.500	5.3-7.8 mm	165
Diámetro	3.1 mm	0.309	2.3-3.9 mm	165
Peso (semilla)	0.047 g	0.01	0.025-0.083 g	165

SELECCION DE LOS INDIVIDUOS

En Chamela, los individuos de E. havanense tienen una distribución agregada (Pescador com. pers.) y es probable que la masividad y sincronía en la fructificación (tanto a nivel individual como poblacional), combinada con la distribución y densidades en que se presenta esta especie tengan consecuencias sobre el patrón de remoción de los frutos.

Para evaluar la importancia de la producción de frutos y de la agregación de los individuos sobre la tasa de remoción de frutos, se buscaron plantas en parches de distinto tamaño, utilizándose 51 individuos distribuidos en 6 parches (cuadro 6). En estos mismos parches se realizaron las observaciones de frugívoros, y éstos individuos se utilizaron como puntos focales en los experimentos de depredación de semillas en 1989.

La ubicación de cada individuo dentro del parche se determinó usando un telémetro y una brújula Branton, midiendo la distancia

y la orientación de cada planta con respecto a un punto de referencia.

CUADRO 6. Composición final de los parches de E. havanense'

PARCHE	NO. DE INDIVIDUOS	PROMEDIO DE FRUTOS/PLANTA	RANGO
1	26	260	2-1602
2	11	289	46-1278
3	4	340	126-581
4	2	266	40-492
5	5	112	3-211
6	3	45	7-14

REMOCION DE FRUTOS.

Los frutos de un individuo no maduran simultáneamente y diariamente hay remoción de frutos, por lo que el recurso que una planta ofrece a los frugívoros varía constantemente. Para ver el efecto del tamaño de la cosecha sobre la tasa de remoción, se contaron diariamente el número de frutos maduros e inmaduros en cada planta. El conteo se inició desde que cada individuo empezó a madurar frutos hasta que todos desaparecieron.

A partir de estos datos se calcularon los siguientes estimadores:

a) Número de frutos totales por día por planta: se calculó como la suma de los frutos maduros e inmaduros.

$$\text{Frutos totales} = \text{Frutos Inmaduros} + \text{Frutos Maduros}$$

b) Número de frutos que maduran por día: Se restó el número de frutos inmaduros presentes el día $n+1$ al número presente al día n .

$$\text{Frutos que maduran por día} = \text{Frutos Inmaduros}_{(tn)} - \text{Frutos Inmaduros}_{(tn+1)}$$

dónde t =día. Para calcular el número de frutos que maduran por día se partió del supuesto de que los frugívoros no remueven frutos inmaduros, y que una vez que empieza la maduración no caen frutos inmaduros de la planta.

c) Frutos removidos: se restó el total de frutos presentes el día $n+1$ del número de frutos el día n .

$$\text{Frutos Dispersados por Día} = \text{Frutos Totales}_{(tn)} - \text{Frutos Totales}_{(tn+1)}$$

d) Número de frutos maduros en el parche: se calculó la sumatoria del número de frutos maduros en las plantas de cada parche para cada día.

$$\text{Frutos Maduros en el Parche} = \Sigma(\text{Frutos Maduros en } i)$$

dónde i =planta i ésima del parche.

e) Número de frutos dispersados por parche: Se sumó el número de frutos dispersados en las plantas de cada parche para cada día.

$$\text{Frutos Dispersados del Parche/día} = \Sigma(\text{Frutos Dispersados en } i)$$

OBSERVACIONES DE FRUGÍVOROS.

Con el objeto de construir una lista de especies y caracterizar a las aves que consumen frutos de E. havanense, se realizaron censos durante las temporadas de fructificación de 1988 y 1989. Las observaciones se realizaron entre las 6:15 y 19:00 hrs, completando 29 horas de observación entre el 21 de julio y el 4 de agosto de 1988, y 20 horas más entre el 25 de julio y 8 de agosto de 1989.

Las observaciones fueron hechas en los diferentes parches utilizados. Se utilizaron escondites hechos con tela de tul negra. Por la densidad de la vegetación en el sotobosque generalmente sólo se podían ver simultáneamente entre una y 3 plantas situadas entre

3 y 5 m del sitio de observación. Para realizar las observaciones se utilizaron binoculares (8x30) y la identificación de las aves se hizo utilizando guías de campo (ver Robbins et al. 1983 y Peterson y Chalif 1973 en la bibliografía).

La información obtenida en los censos consistió en el registro de la especie (en especies con dimorfismo también se anotaba el sexo), la hora de llegada, el tiempo de permanencia en la planta y en el parche, y la manera en que el ave manipulaba el fruto. La información se vació en formas como la que se muestra en la figura 4. Cuando fué posible, se contó el número de frutos consumidos por el individuo.

CAPTURA DE FRUGIVOROS.

Para complementar la información sobre los consumidores de frutos se capturaron aves con redes ornitológicas (redes de neblina) colocadas en la cercanía de parches de E. havanense. En total se completaron 35 hrs de muestreo entre el 5 y el 13 de agosto de 1988 y 54 hrs entre el 25 de julio y el 8 de agosto de 1989.

Con las aves capturadas se siguieron los siguientes pasos:

1) Se anotó la especie, sexo (en especies con dimorfismo) y hora de captura.

2) Con objeto de saber que aves consumían frutos de E. havanense, las aves frugívoras se mantuvieron en bolsas de manta durante una hora o hasta que defecaran.

La pulpa de E. havanense tiñe de rojo intenso las telas, por lo que se consideraba que el frugívoro había consumido éstos frutos cuando se encontraba pulpa con éste color en el excremento o se

encontraban semillas de E. havanense. Es posible confundir la pulpa de E. havanense con la de Erythroxyllum mexicanum que fructifica en la misma época; sin embargo, E. havanense es mucho más abundante, por lo que se supuso que los restos eran de ésta especie. Aparentemente en ese momento no había otros frutos que pudieran teñir del mismo color.

Además se anotaba si se encontraban semillas de E. havanense, y la condición de éstas semillas. Después de esto se liberaba al animal. Las semillas encontradas no se guardaron, pero observaciones aisladas parecen indicar que cuando la semilla no se ve dañada, la viabilidad no es afectada por el paso por el tracto digestivo del animal.

Con esta información y la obtenida por observación directa se pudo clasificar a los consumidores de E. havanense de la siguiente manera:

a) Dispersores eficientes: Aquellos que tragan el fruto completo y no destruyen la semilla. Como no permanecen mucho tiempo sobre la planta en que forrajean, se puede suponer que estos animales transportan la semilla lejos de la planta madre.

b) Dispersores poco eficientes: Se consideró dentro de este grupo a aquellas especies que únicamente consumen la pulpa y dejan caer las semillas bajo las plantas progenitoras.

c) Depredadores: Aquellas especies que al consumir el fruto destruyen las semillas.

ANALISIS QUIMICO DE LOS FRUTOS.

Con fines comparativos, se evaluó el contenido de nutrimentos de frutos y semillas de E. havanense por medio de un análisis

químico. Los frutos fueron colectados y refrigerados hasta reunir la cantidad suficiente para poder realizar el análisis. Se separaron pulpa y semillas y se pesaron, colocándose en una estufa a 56°C. Posteriormente se pesaron diariamente hasta ya que no hubo variación en el peso.

El análisis químico proximal de pulpa y semillas se realizó en el laboratorio de análisis químicos para alimentos de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la U.N.A.M. . Este tipo de análisis permite agrupar a las sustancias de acuerdo a semejanzas en cualidades o composición y obtener la contribución relativa de cada grupo a la composición total (Flores Menéndez 1977). A estos grupos se les llama principios inmediatos, y se pueden dividir, de acuerdo a Flores Menéndez (1977) en:

I. Agua

II. Materia seca

- A. Porción incombustible. Incluye a las sustancias que no contienen carbono, como cenizas, sales minerales y sales orgánicas.
- B. Porción combustible.
 - 1. Proteína cruda. Se determina el porcentaje de proteína y compuestos nitrogenados. Cada gramo de nitrógeno corresponde a 6.25 gramos de proteína.
 - 2. Extracto etéreo. Formado principalmente por lípidos. También incluye a todas las sustancias solubles en eter sulfúrico como carotenos, algunas vitaminas, y clorofila (entre otros).
 - 3. Fibra cruda. Lignina y celulosa.
 - 4. Elementos libres de nitrógeno. Corresponde a azúcares libres y coloidales que son hidrolizables y se desintegran.

Además se calcula las Kcal/Kg aproximadas que proporciona el fruto.

Estos análisis permiten evaluar la cantidad de nutrientes que el fruto está proporcionando al dispersor.

REMOCION DIURNA Y NOCTURNA DE FRUTOS.

Los frutos de E. havanense se ajustan al síndrome de dispersión ornitócoro (de acuerdo con van der Pijl 1982); sin embargo, es importante comprobar en cada caso quienes son los consumidores reales de los frutos.

Las aves frugívoras únicamente están activas durante el día, por lo que para saber si éstos son los principales consumidores de frutos de E. havanense se marcaron 30 frutos maduros en 11 plantas elegidas aleatoriamente, entre el 5 y el 8 de agosto de 1988. Estos frutos se distribuyeron en un mínimo de 3 ramas en cada planta y se contaron a las 6:30 y 18:30 hrs todos los días, hasta que desaparecieron todos los frutos marcados.

Es importante mencionar que en estos experimentos únicamente se tomó en cuenta el número de frutos que desaparecieron en el día y en la noche, pero no se pudo distinguir entre los frutos dispersados y los frutos que se pierden por depredación pre-dispersión.

DEPREDACION DE SEMILLAS.

En julio de 1989 se realizó un experimento con objeto de comprobar si hay depredación diferencial de semillas de E. havanense con respecto a la distancia de la planta madre y a la densidad en que se encuentren las semillas. Este experimento se hizo partiendo del supuesto de que todas las semillas que

desaparecen del suelo son depredadas.

El diseño fué un experimento factorial con los siguientes factores:

1) Densidad- Suponiendo que distintos frugívoros depositarian diferente número de semillas, se hizo un tratamiento con dos niveles:

-Alta densidad (15 semillas) y

-Baja densidad (3 semillas).

suponiendo que ésto es una aproximación al máximo y mínimo que los frugívoros dispersan.

2) Distancia- Con dos niveles:

-Cerca de una planta focal (a no más de 1.5 m del final de la copa).

-Lejos (al menos a 20 m de la misma planta).

3) Exclusión:

-Colocando las semillas dentro de una jaula que no permitiera el acceso a las semillas a ratones y animales de mayor tamaño.

-Sin exclusión, colocando las semillas en el suelo, y sin ningún tipo de protección.

y se colocaron 15 réplicas de cada tratamiento.

Las semillas se colocaron en un área de 20 x 20 cm. Para localizar el área, se colocaron 2 clavos que coincidían con las perforaciones practicadas en un cuadro portátil hecho de aluminio.

Las exclusiones se elaboraron con malla de gallinero. Se construyeron cajas sin tapa con dimensiones de 22 x 22 cm de base y 10 cm de altura. La luz de la malla no permitía la exclusión de

insectos.

La variable de respuesta fué el número de semillas remanentes. Los registros se hicieron cada 2 a 3 días hasta completar 8 días para cada réplica.

RESULTADOS

PATRON DE FRUCTIFICACION A NIVEL POBLACIONAL

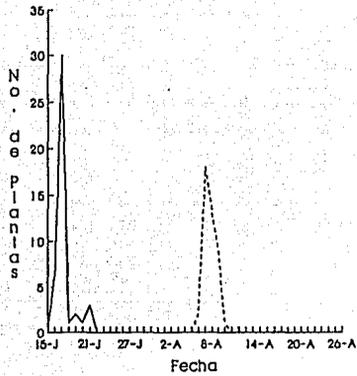
En las plantas de Erythroxylum havanense existe una relación temporal fija entre la floración y la fructificación. Para dos años consecutivos los intervalos transcurridos entre estos eventos fueron constantes y, como señalan los datos, el patrón de fructificación refleja el patrón de floración.

Tanto en 1987 como en 1988 el tiempo promedio transcurrido entre la floración de una planta y su fructificación fué de 21 días (1987 d.s.=4.6996, 1988 d.s.=4.093, n=45) (Dominguez 1990). Sin embargo, a nivel poblacional, tanto el patrón de floración como el de fructificación fueron distintos en los dos años. Mientras que en 1987 hubo un pico de floración y uno de fructificación, en 1988 la floración tuvo tres picos y esto se reflejó en el patrón de fructificación.

En la figura 5 se aprecian las diferencias en los patrones de floración y fructificación de 45 plantas estudiadas en 1987 (fig. 5a) y 1988 (fig. 5b) (Dominguez 1990). Para cada planta se consideró la fecha en que el número de flores fué máximo y el día de inicio de la maduración de los frutos.

A pesar de que todas las plantas responden al estímulo del agua para iniciar su ciclo reproductivo anual, la variación provocada por factores físicos o biológicos, puede reflejarse en distintos tiempos de respuesta entre los individuos. Esta diferencia en la respuesta se observa en el patrón de floración, y por lo tanto, en el patrón de fructificación. Por ello podemos esperar que si la floración en E. havanense es sincrónica y masiva, el patrón de fructificación también lo sea.

(a) 1987



(b) 1988

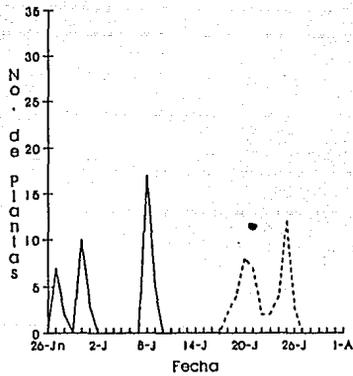


Figura 5. Patrones de floración y fructificación de *E. havanense* en (a) 1987 y (b) 1988. La línea continua representa el día con más flores y la punteada el primer día con frutos maduros (n=45) (Jn=junio, J=julio, A=agosto)

Para que la fructificación sea sincrónica y masiva es necesario que todos los individuos de la población produzcan frutos simultáneamente y que el periodo de fructificación de cada planta sea corto. Aquí cabe aclarar que los términos de sincronía y masividad son relativos, y sólo tienen sentido cuando se utilizan con fines comparativos con otras especies.

En una muestra de 45 plantas de E. havanense, transcurrieron sólo 8 días entre el inicio de la maduración de frutos en la primer planta y el inicio de la maduración en la última. Por otro lado, para una muestra de 51 individuos, el tiempo que transcurrió entre la maduración de los primeros frutos y la remoción de los últimos fué de 37 días. Este periodo, comparado con el de otras especies, está muy por abajo del promedio ($\bar{x}=108$ días, d.s.=60 días, n=107 especies) (figura 6). E. havanense queda en la segunda columna del histograma, junto con especies cuyos periodos de fructificación son de más de uno y menos de dos meses.

Cabe mencionar que el año de 1988 fué aparentemente atípico, ya que hubo 3 picos de floración, y sólo hubo uno en 1987. Esto provocó que la fructificación tuviera una duración mayor. Es probable que en años "típicos" el periodo de fructificación sea menor a un mes. De ser así, E. havanense quedaría ubicada en la primera columna del histograma, junto con otras cinco especies con periodos de fructificación muy cortos.

Los datos que se proporcionan en otros estudios sobre la duración de los periodos de fructificación son poco precisos, e impiden hacer una caracterización más fina de los periodos de fructificación (para información sobre otras especies consultar el apéndice I). Sin embargo, comparando las características del patrón de fructificación de E. havanense con el de otras especies, es posible considerar que, en términos relativos, la fructificación de E. havanense es sincrónica, masiva y de corta duración.

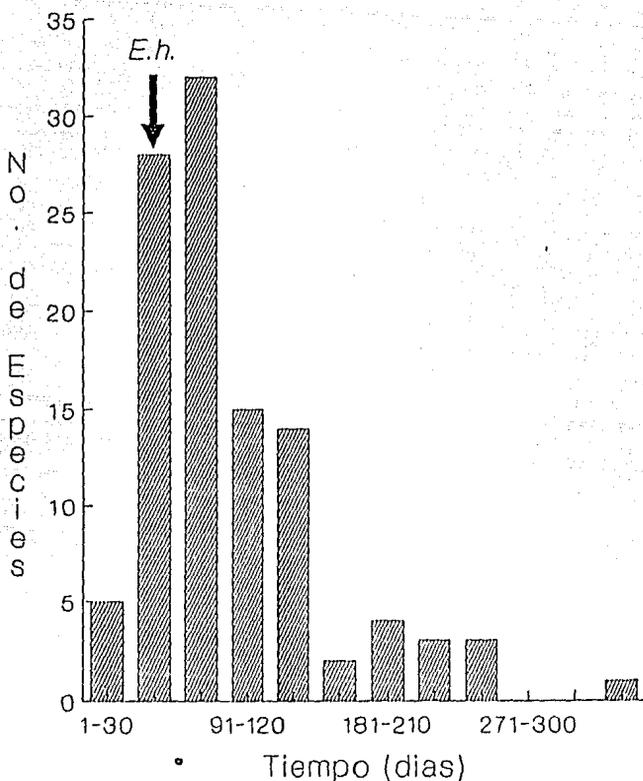


Figura 6. Duración del período de fructificación para 107 especies (fuentes citadas en el apéndice I). Este período se considera como el tiempo transcurrido desde el inicio de la maduración de frutos hasta la remoción del último fruto. *E. havanense* se sitúa en la segunda columna del histograma (ver texto). Cada barra equivale a un intervalo de 30 días.

Otro aspecto que es importante definir, es la relación que existe entre los procesos de maduración y remoción de frutos en una población durante una temporada de fructificación. Esto se definió como dinámica de la fructificación.

La dinámica de fructificación en E. havanense durante 1988 se determinó en una muestra de 51 plantas. En la figura 7 se muestra el destino de los frutos producidos por las 51 plantas consideradas en este trabajo. El área correspondiente a frutos inmaduros disminuye rápidamente, debido a que el 90% de los frutos madura en un período de sólo 20 días, y como lo muestra la figura 7, el área que corresponde a frutos maduros no aumenta en la misma proporción. Esta diferencia entre los frutos que maduran y los frutos maduros presentes muestra que la tasa de remoción es muy alta y que después de madurar, el fruto permanece muy poco tiempo en la planta. En la misma figura se puede observar que el patrón de maduración de frutos fué bimodal. Como ya se había mencionado, este patrón fué sólo un reflejo del patrón de floración.

PATRON DE FRUCTIFICACION A NIVEL INDIVIDUAL

Es probable que factores como el tamaño de la cosecha, la duración del período de fructificación y la dinámica temporal en la disponibilidad de frutos, sean factores que influyen en la tasa de remoción de frutos por frugívoros (Howe y De Steven 1979, Howe y Vande Kerckhove 1980, Howe y Vande Kerckhove 1981, Jordano 1982, Davidar y Morton 1986, Murray 1987). Esta relación entre el patrón de fructificación y la dinámica de remoción fué explorada para E. havanense. En primer lugar se describieron aspectos particulares del patrón de fructificación individual y posteriormente se analizaron las relaciones entre éstas características y la dinámica de remoción.

En 1988 el número total de frutos producidos por individuo

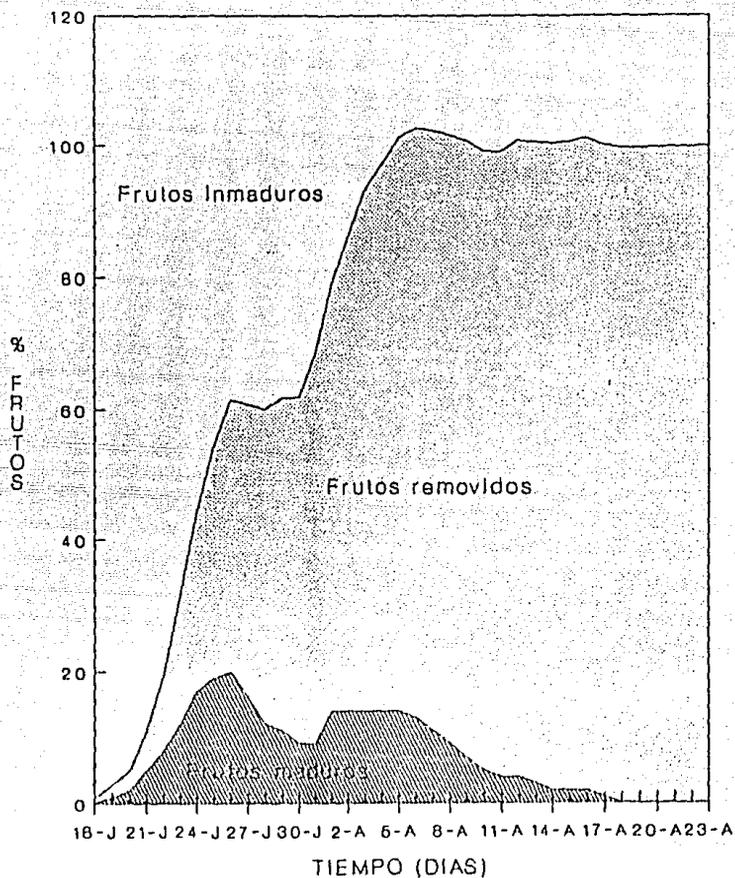


Figura 7. Dinámica de fructificación en 1988. El área sin sombreada representa al porcentaje de frutos inmaduros por día, las líneas inclinadas al porcentaje acumulado de frutos maduros a lo largo del período de fructificación, y el área punteada representa a los frutos que han sido removidos (J=julio, A=agosto).

varió en un rango entre 2 y 1602 (\bar{x} =247 frutos, d.s.=315.3, n=51) (figura 8). El tiempo promedio transcurrido entre la maduración del primer fruto y la maduración del 95% de la cosecha fué de 13 días (d.s.=3.905, n=51) y la tasa promedio de maduración fué de 20 frutos por día (d.s.=26.20, n=51). A nivel individual la duración del período de fructificación varió entre 6 y 30 días (figura 9).

Remoción de frutos como función del tamaño de la planta

En esta sección se explora la relación entre el tamaño de la cosecha y los patrones de remoción de frutos por planta. Con el objeto de resumir la dinámica de fructificación y remoción de cada planta se hizo una regresión entre el número de frutos por planta y el tiempo. De esta manera, la ordenada en el origen y la pendiente resumen toda la información para un individuo particular, ya que la ordenada al origen es una estimación del tamaño inicial de cosecha, y la pendiente representa la tasa de remoción de frutos por día de cada planta. Las plantas cuyo tamaño de cosecha fué menor a 10 frutos no fueron incluidas en el análisis, quedando 45 de las 51 plantas iniciales (ver apéndice II). En los 45 casos se obtuvo una $r^2 > 0.66$ (en 41 casos $r^2 > 0.85$), y todos los ajustes fueron significativos ($p < 0.04$), por lo que estos estimadores pueden considerarse adecuados en la regresión lineal, y se puede afirmar que la tasa de remoción es constante para cada planta.

La variación en la tasa de remoción como función del tamaño inicial de la cosecha se calculó utilizando los valores obtenidos para cada planta, y se hizo una regresión de la tasa de remoción individual contra el tamaño de cosecha inicial.

Los parámetros estimados permiten evaluar la relación entre el tamaño de la cosecha inicial de un individuo y la tasa de remoción de frutos (número de frutos removidos/día). Los resultados muestran que la tasa de remoción aumenta linealmente al aumentar

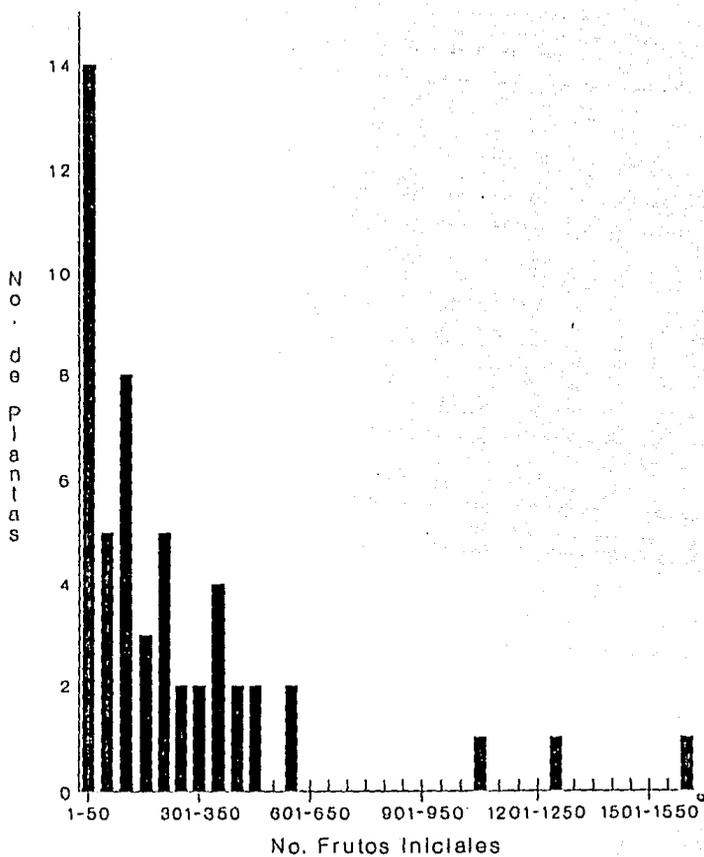


Figura B. Tamaño de cosecha en individuos de *E. havanense* expresado como número inicial de frutos (n=51).

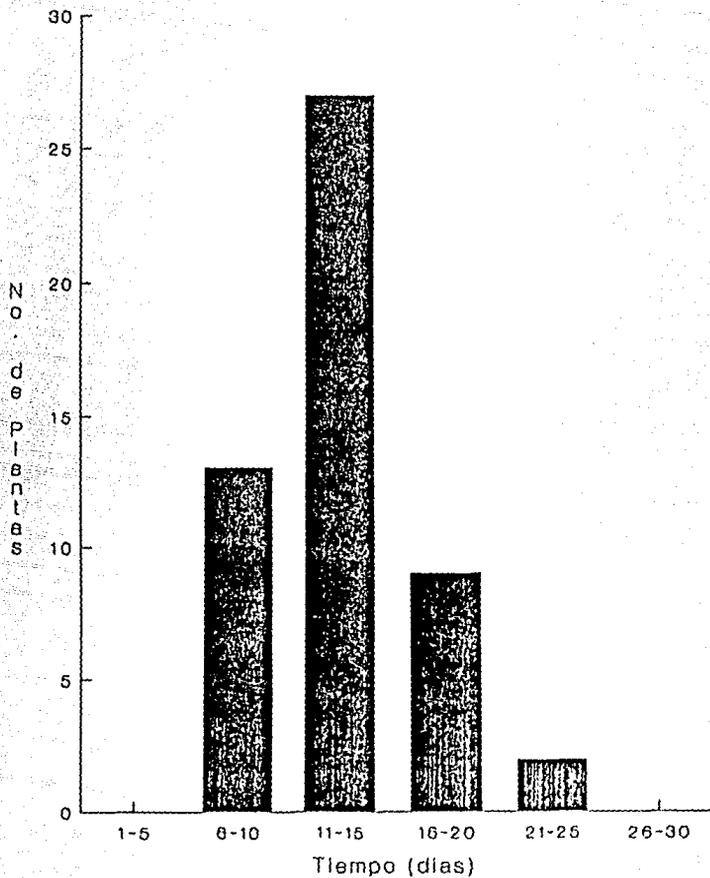


Figura 9. Duración del período de fructificación considerado como el número de días con frutos maduros en individuos de *E. havanense* (n=51).

el número inicial de frutos ($r^2 = 0.8145$) (cuadro 7, figura 10).

Cuadro 7. Análisis de varianza de la regresión lineal entre la tasa de remoción y el tamaño inicial de cosecha.

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	F	Probabilidad
Modelo	36098.544	1	188.824	.00001
Error	8220.5493	43		
Total (corr.)	44319.093	44		

Este resultado podría deberse a la variación en las tasas de maduración de frutos entre las plantas con cosechas grandes y cosechas pequeñas. Como el tamaño inicial de la cosecha no refleja la variación diaria en el número de frutos maduros que una planta presenta a los dispersores (Thompson y Willson 1979, Fleming 1981, Howe y Vande Kerckhove 1981, Jordano 1982, Estrada 1984, Herrera 1984b, Moermond *et al.* 1986, en *E. havanense* no se observaron frugívoros consumiendo frutos inmaduros), la tasa de remoción podría ser una función de la tasa de maduración de frutos, sobre todo suponiendo que los frugívoros consumen los frutos maduros independientemente del tamaño total de la cosecha de la planta.

Por otro lado, en Chamela *E. havanense* está distribuido en parches de distintos tamaños, por lo que el número de frutos maduros disponibles varía de acuerdo al tamaño de la agregación.

Por lo anterior, es importante determinar de manera más fina la forma de las relaciones numéricas entre la cantidad de frutos maduros disponibles diariamente y la intensidad de la remoción cuando se excluye el efecto de la tasa de maduración.

Este análisis se hizo por medio de una correlación múltiple entre el número de frutos removidos por planta por día como variable dependiente; y el número de frutos maduros por planta por día, y el número de frutos maduros por parche por día, como variables independientes.

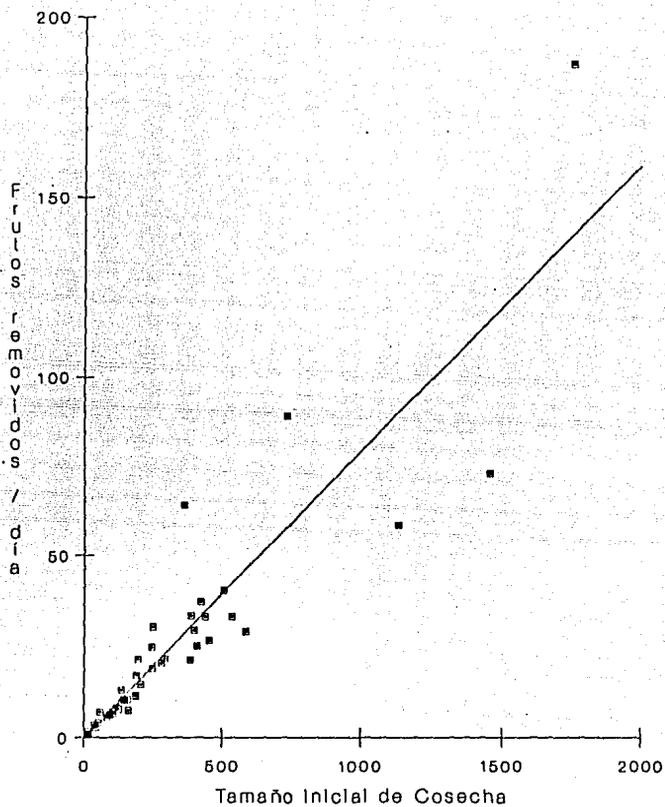


Figura 10. Regresión del tamaño Inicial de la cosecha contra la tasa de remoción de frutos por día para una muestra de 45 plantas de *E. havanense* (tasa de remoción = $(0.0797 \cdot \text{tamaño de cosecha inicial}) - 0.4093$, $r = 0.8247$).

El análisis parte de las siguientes suposiciones, que no son excluyentes entre sí:

1) Cada día es independiente del anterior.

2) Los pájaros no aprenden, es decir, que el visitar un parche en una ocasión no influye sobre las visitas subsiguientes. 3) La respuesta de los frugívoros depende de las condiciones del parche para cada día.

El análisis de regresión múltiple fué altamente significativo (cuadro 8), y las dos variables independientes tienen un efecto sobre el número de frutos removidos por planta por día ($r^2 = 0.4515$) (cuadro 9). El número de frutos maduros por planta por día genera un incremento en el número de frutos removidos por planta (c.f. cuadro 9). En cambio, la relación entre el tamaño del parche y el número de frutos removidos por planta es menor que en parches pequeños (c.f. cuadro 9). Este último resultado podría deberse a un efecto de dilución generado por el tamaño del parche.

Cuadro 8. Análisis de varianza de la regresión múltiple del número de frutos removidos por día como función del tamaño de la planta y del tamaño del parche.

Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	g.l.	F	Probabilidad
Modelo	468687	2	363.180	.0000
Error	566533	878		
Total (Corr.)	1035221	880		

Cuadro 9. Ajuste del modelo de los frutos dispersados por planta contra los frutos maduros por planta por día y los frutos maduros por parche por día.

Variable Independiente	coeficiente	Err. Estand.	t	significancia
CONSTANTE	4.09963	1.410847	2.9058	0.0038
FR. MADUROS POR PLANTA POR DIA	0.336939	0.012679	26.5749	0.0001
FR. MADUROS POR PARCHE POR DIA	-0.004318	0.001602	-2.6963	0.0071

VISITANTES

En observaciones directas, sólo se registraron individuos de tres especies de aves consumiendo frutos de Erythroxylum havanense. Estas especies son: Cyanocompsa parellina (Emberizidae), Myiarchus sp (Tyrannidae). y Cyanocorax sanblasiana (Corvidae). Los datos obtenidos se resumen en el cuadro 10.

A pesar de que el mayor número de registros fueron de Cyanocompsa parellina, es probable que esta especie tenga poca importancia como dispersor, ya que los individuos desprenden el fruto perchados en la planta, sólo consumen la pulpa, y tiran la semilla bajo la misma planta. Al parecer, las semillas no sufren ningún daño.

Por otro lado, tanto Myiarchus sp. como Cyanocorax sanblasiana consumen el fruto completo y no permanecen mucho tiempo en el parche. Esto hace suponer que son dispersores eficientes que transportan las semillas lejos de las plantas progenitoras.

Cuadro 10. Observaciones directas de frugívoros consumidores de E. havanense.

ESPECIE	FECHA	HORA	PERMANENCIA	TECNICA	DESPLAZAMIENTO	OTROS
<u>Cyanocorax sanblasiana</u>	21-Jul-88	7:38	más de 1 min	Perchado	Fuera del parche	
<u>Cyanocorax sanblasiana</u>	23-Jul-88	8:17		Perchado		
<u>Myiarchus sp.</u>	23-Jul-88	9:50		Volando	Se va a un árbol vecino a comer	
<u>Cyanocompsa parellina</u>	28-Jul-88	9:25	4 min 42 seg	Perchado		Solo come fr. maduros Tira la semilla. Hembra. Macho
<u>Cyanocompsa parellina</u>	28-Jul-88	9:30				
<u>Cyanocompsa parellina</u>	28-Jul-88	9:50	1 min 33 seg	Perchado y volando		Solo come fr. maduros Tira la semilla. Hembra.
<u>Cyanocompsa parellina</u>	28-Jul-88	10:40	1 min 12 seg	Volando		Solo come fr. maduros. Macho.
<u>Cyanocompsa parellina</u>	30-Jul-88	9:25	9 seg	Perchado		Solo come fr. maduros Hembra.
<u>Cyanocompsa parellina</u>	30-Jul-88	10:06	3 min 11 seg	Colgado y perchado		Tira la semilla y parte de la pulpa. Hembra. Hembra.
<u>Cyanocompsa parellina</u>	30-Jul-88	11:15	2 min 1 seg	Perchado		Hembra.
<u>Cyanocompsa parellina</u>	30-Jul-88	11:50	1 min 52 seg	Perchado		Hembra.
<u>Myiarchus sp.</u>	4-Ago-89	17:25	menos de 1 min	Perchado		
<u>Cyanocorax sanblasiana</u>	8-Ago-89	13:00				

En ningún caso se observó consumo de frutos inmaduros, por lo que se puede suponer que sólo se dispersaron semillas de frutos maduros. Esto corrobora las suposiciones de la sección anterior.

De manera complementaria se realizó un muestreo con redes. Todas las aves frugívoras capturadas se mantuvieron en bolsas de lona por un periodo de media hora. Este diseño permitió analizar el contenido de las excretas, ya que casi todas las aves defecaron dentro de las bolsas. De ésta manera es posible determinar el estado de las semillas de E. havanense excretadas y además identificar aves frugívoras que no fueron observadas directamente.

En los muestreos con redes se encontraron restos de frutos de E. havanense en individuos de 4 especies de aves:

Myiarchus tuberculifer - Uno de tres individuos defecó restos de pulpa, aparentemente de E. havanense.

Cyanocompsa parcellina - 5 de 11 individuos defecaron restos de pulpa de E. havanense.

Trogon citreolus - 2 de 2 individuos defecaron restos de pulpa de E. havanense, y además uno de estos individuos defecó semillas de E. havanense en buen estado.

Vireo olivaceus flavoviridis - 1 de 15 individuos defecó restos de semilla y 4 de 15 defecaron restos de pulpa, aparentemente tanto las semillas como la pulpa eran de E. havanense.

En el cuadro 11 se muestran los datos obtenidos sobre estas especies en los muestreos con redes. Además, se observaron individuos de Ortalis poliocephala defecando más de 30 semillas de E. havanense por excreta (C. Martínez del Río, com.pers.).

Con estos datos se hicieron categorías de dispersor como sigue: i) dispersor de "alta calidad", aquel que aleja a las semillas de la planta progenitora y las deposita en sitios dónde

Cuadro 11. Consumidores de E. havanense. Individuos capturados en redes (j=juvenil, h=hembra, m=macho).

ESPECIE	FECHA	HORA	CULMEN EXP. (mm)	COMISURA (mm)	ALA (mm)	TARSO (mm)	PESO (gr)	DEFECACION
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u>	6-ago-88	8:00	14	10	65	20	16.5	Sin semillas
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> h.	10-ago-88	11:45	9	12	65	15	17.25	Insectos. Semillas de otra especie
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> h.	7-ago-89	17:45	13.05	8.55	60.5	19	17	Pulpa morada (¿Guapira?)
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.	13-ago-88	10:30	11	8	70	15	17	
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.	5-ago-88	11:00	14	9	68	19	16	
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.	5-ago-88		14	8	69	17	15.5	Pulpa roja*
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.	5-ago-88		14	8	70	17	14.5	Pulpa roja*
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.	7-ago-88	12:00	13	9	70	21	15.5	Heces con pulpa
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.	9-ago-88	tarde	14	8	67	21	17	
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.	6-ago-89	16:30	14.8	9.9	67.75	18.05	17	Pulpa morada
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.j.	5-ago-88		14	7	63	16	14.5	Pulpa roja*
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.j.	6-ago-88	13:00	14.3	8	68	16	19	Pulpa roja*
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.j.	7-ago-88	10:40	14	10	66	21	15	
<u>Cyanocompsa</u> <u>parellina</u> m.j.	28-jul-89	17:30	11	10.5	59.75	18.4	16.5	Pulpa roja*
<u>Myiarchus</u> <u>tuberculifer</u>	5-ago-88	11:00	15	12	75	20	16.5	
<u>Myiarchus</u> <u>tuberculifer</u>	6-ago-88	11:30	22.1	11.8	87	23	26.25	Pulpa roja*
<u>Myiarchus</u> <u>tuberculifer</u>	7-ago-88	12:00	18	16	76	22	18	
<u>Trogon</u> <u>citreolus</u> h.	5-ago-88		21	20	138	18	67.5	Pulpa roja*
<u>Trogon</u> <u>citreolus</u> m.	5-ago-88	13:30	20	15	128	15	74	Semillas de <u>E.h.</u>
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	10-ago-88	11:00	6	15	78	15	19.25	Insectos
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	10-ago-88	11:45	6	14	72	13	15.75	
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	12-ago-88	13:45	16	10	79	16	21.5	
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	23-ago-89		18	8	77	17	18.5	
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	23-ago-89		15	9	78	16	17.5	
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	5-ago-88		15	8	75	20	15.5	
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	6-ago-88	11:30	14.9	8.6	81	19	17.5	Pulpa roja*
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	6-ago-88	9:00	16	11	82	21	17.5	Semillas destruidas**
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	6-ago-88	13:00	14.1	10.1	85	16	19	Pulpa roja*
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	26-jul-89	14:00	12	8.9	72.6	23	17	Defecación amarilla
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	30-jul-89	12:00	17.35	11.6	80.25	20.55	18.5	Defecación naranja
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	2-ago-89	12:00	14.3	9.3	70	12.3	17	
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	2-ago-89	12:30	15.7	10.15	72.9	21.25	19.5	Defecación amarilla
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	4-ago-89	9:00	14.3	10.2	74.3	18.3	18	
<u>Vireo</u> <u>p.</u> <u>flavoviridis</u>	4-ago-89	18:30	13.8	8.1	71.4	22	20.5	Pulpa roja*

* Pulpa de E. havanense** Depredador de semillas de E. havanense

podieran llegar a desarrollarse, ii) dispersor de "baja calidad", aquel que generalmente no transporta las semillas fuera de la cobertura del progenitor, pero no destruye las semillas, y iii) depredador, el animal que destruye las semillas. Se agruparon a los consumidores de E. havanense de acuerdo a estas categorías.

Ortalis poliocephala, Myiarchus sp., Trogon citreolus y Cyanocorax sanblasiana se clasificaron como dispersores de "alta calidad", Cyanocompsa parellina como dispersor de "baja calidad", y Vireo olivaceus flavoviridis como depredador.

REMOCION DIURNA Y NOCTURNA DE FRUTOS

Con objeto de saber si la remoción de frutos de E. havanense ocurre principalmente durante las horas de luz o durante la noche, se comparó el promedio de frutos removidos durante el día contra el promedio de frutos removidos en la noche en las 11 plantas donde se marcaron frutos. Debido a que la distribución de los datos no es normal, se utilizó una prueba no paramétrica (U de Mann-Whitney) para comparar las dos muestras.

Cuadro 12. Análisis de la remoción diurna y nocturna de frutos

	DIA	NOCHE
No. de observaciones	11	11
Promedio	17.3636	11.2727
Desv. Estandard	6.10365	5.90069
Mediana	16	9
Rango promedio	14.2727	8.72727

U = -1.97498
p = 0.0482707

La remoción diurna fué significativamente mayor que la nocturna (cuadro 12). Debido a las aves frugívoras están activas durante las horas de luz, y muchos mamíferos frugívoros son de hábitos nocturnos, se consideró que las aves son los principales consumidores de frutos de E. havanense. Sin embargo, es probable

que los consumidores nocturnos también tengan un papel importante en la dispersión de semillas de esta especie.

CALIDAD DE LOS FRUTOS

Los resultados de los análisis bromatológicos de los frutos de E. havanense se presentan en el cuadro 13.

Se consideró la calidad de los frutos haciendo referencia únicamente al contenido de nutrientes, y en éstos términos se utilizaron datos de la literatura y se elaboró un índice relativo para evaluar la calidad de los frutos de E. havanense comparados con los de otras especies (ver datos en el apéndice III).

Este índice se construyó considerando por separado el porcentaje de base seca de los 3 grandes grupos de nutrientes (lípidos, carbohidratos y proteínas) y el contenido energético de los frutos (expresado en kilocalorías/gramo). Se convirtieron a términos relativos los porcentajes (y las kcal/gr), asignándose un valor de 1 al máximo reportado para cada grupo de nutrimentos.

Cuadro 13. Composición de los frutos y semillas de E. havanense (los porcentajes son en peso seco)¹

	PULPA	SEMILLA
% de agua	73.13	53.3
Base seca		
X Proteína Cruda ²	8.5	11.92
X Grasa Cruda ³	34.99	7.4
X Cenizas	1.69	1.63
Carbohidratos		
X Fibra cruda	6.7	5.68
X Elementos libres de nitrógeno	48.09	73.37
Kcal/gr aprox.	5.85097	4.0824

¹ Análisis realizados en la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, U.N.A.M., 1988.

² Proteína + compuestos nitrogenados

³ Lípidos + sustancias solubles en éter

Con respecto éste índice, la pulpa de E. havanense tuvo los siguientes valores:

Lípidos: 0.522

Carbohidratos: 0.529

Proteínas: 0.395

Kcal/gramo: 0.818

Haciendo referencia únicamente al contenido de nutrientes, estos frutos se pueden considerar como frutos de alta calidad, ya que presentan contenidos de lípidos, carbohidratos y proteínas, así como de kilocalorías por gramo, por arriba del promedio, de la mediana y de la moda (figura 11, cuadro 14). En el apéndice III se encuentran los datos para cada especie, así como la referencia del trabajo de dónde se tomó cada dato.

Cuadro 14. Resumen de los índices nutrimentales para varias especies de frutos (datos para cada especie en el apéndice III).

Variable	Índice Lipídico	Índice de Carbohidratos	Índice de Proteínas	Índice Energético (kcal/gr)
Tamaño de Muestra	60	33	58	48
Promedio	0.277	0.370	0.307	0.334
Moda	0.011	0.584	0.22	2.237×10^{-3}
Desviación estandar	0.274	0.053	0.191	0.353
Mínimo	5.373×10^{-3}	0.306	0.075	1.398×10^{-4}
Máximo	1	1	1	1

DEPREDAION DE SEMILLAS

Con el objeto de evaluar las consecuencias a corto plazo de la dispersión de semillas en términos de la probabilidad de sobrevivencia en las primeras etapas del desarrollo de E. havanense (semillas y/o plántulas), se realizó un experimento simulando varias situaciones de densidad de semillas y distancia con respecto a la planta madre, acordes con las observaciones de campo.

Se colocaron semillas tanto debajo de la planta madre, tal como lo harían los dispersores de baja calidad; como semillas

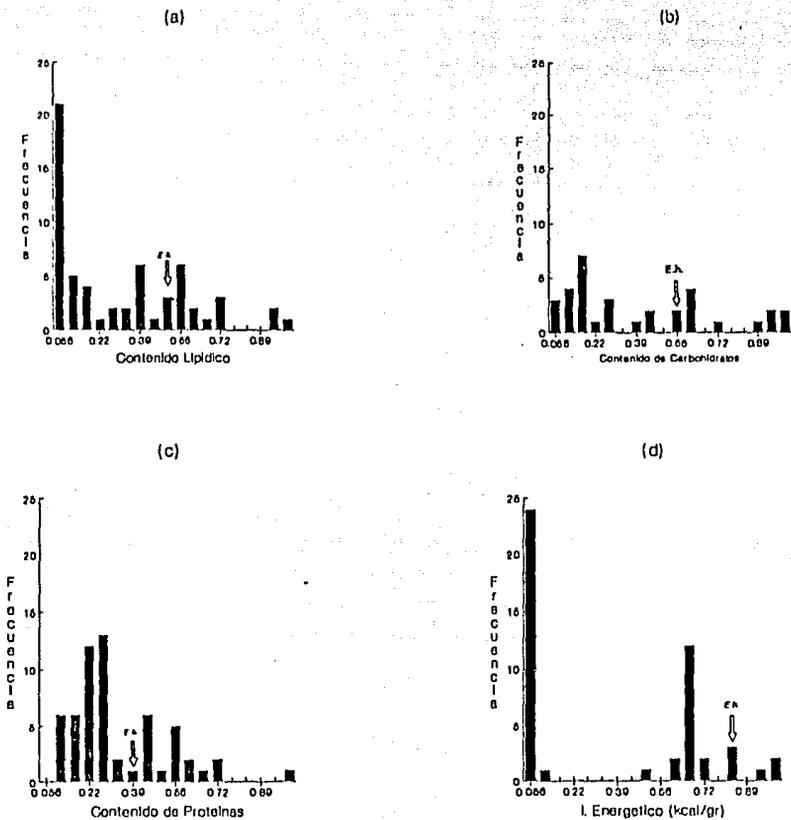


Figura 11. Contenido energético y de nutrientes para varias especies de frutos. En todos los casos, *E. havanense* queda por arriba de la media, la mediana y la moda.

alejadas aproximadamente 20 m de éstas plantas, por suponerse que casi lo harían los dispersores de alta calidad. En cuanto a la densidad, se simuló, por un lado, el tipo de dispersión realizada por animales como chachalacas, que depositan las semillas de manera agregada, y por otro, simulando la dispersión que realizan frugívoros de menor talla, que depositan pocas semillas a la vez.

Se realizó un análisis de varianza de 3 factores (distancia, densidad y exclusión) cada uno con dos niveles. Se utilizó una transformación de arcoseno (esta transformación se usa cuando se trabaja con porcentajes o proporciones que tienen una distribución binomial (Zar 1974)), y la variable de respuesta fué la proporción de semillas remanentes. El análisis supone que la desaparición de semillas sólo se debió a depredación.

En el cuadro 15 se muestra el resultado del análisis de varianza, y en el cuadro 16 los promedios de cada tratamiento. Ni la densidad ni la distancia fueron significativas, pero el tratamiento de exclusión fué altamente significativo ($p < 0.001$). Este resultado indica que la depredación de semillas es muy alta, ya que las semillas protegidas tienen una probabilidad mucho mayor de escapar de los depredadores que las semillas no protegidas.

Cuadro 15. Análisis de varianza de la probabilidad de sobrevivencia en semillas de *E. havanense*

Fuente de variación	Suma de Cuadrados	g.l.	F	Nivel de Significancia
EFFECTOS PRINCIPALES	9.0632099	3	15.499	.0000
DENSIDAD	.0014973	1	.008	.9313
DISTANCIA	.1399042	1	.718	.4077
EXCLUSION	8.9218085	1	45.771	.0000
INTERACCIONES DE 2 FACTORES	.3638328	3	.622	.6021
DENSIDAD X DISTANCIA	.1399042	1	.718	.4077
DENSIDAD X EXCLUSION	.1975473	1	1.013	.3162
DISTANCIA X EXCLUSION	.0263812	1	.135	.7176
RESIDUAL	22.026494	113		
TOTAL (CORR.)	31.453537	119		

Es muy probable que los principales depredadores de semillas sean roedores o animales de mayor tamaño (ej. Nasua nasua o Didelphis virginiana), ya que la luz de la malla utilizada permitía el paso de insectos.

Cuadro 16. Tabla de promedios del análisis de varianza de la probabilidad de sobrevivencia de semillas de E. havanense.

Tratam.	Número de Réplicas	Promedio	Error Estandard
DENSIDAD			
A	60	5.716	0.640
B	60	1.233	0.145
DISTANCIA			
C	60	3.116	0.498
L	60	3.833	0.591
EXCLUSION			
E	60	5.483	0.631
SE	60	1.466	0.259
DENSIDAD por DISTANCIA			
A C	30	5.000	0.852
A L	30	6.433	0.953
B C	30	1.233	0.196
B L	30	1.233	0.218
DENSIDAD por EXCLUSION			
A E	30	9.266	0.770
A SE	30	2.166	0.455
B E	30	1.700	0.199
B SE	30	.766	0.177
DISTANCIA por EXCLUSION			
C E	30	4.966	0.838
C SE	30	1.266	0.267
L E	30	6.000	0.948
L SE	30	1.666	0.445
Total	120	3.475	0.231

A= alta densidad
 B= baja densidad
 C= cerca de la planta madre
 L= lejos de la planta madre
 E= con exclusión
 SE= sin exclusión

DISCUSION

DINAMICA DE LA FRUCTIFICACION Y REMOCION

La fructificación y la dispersión de semillas comprenden la fase final del proceso de reproducción y el inicio del desarrollo de nuevos individuos (Van der Pijl 1982, Janzen 1983b). El patrón de dispersión de semillas está determinado por elementos temporales y espaciales (Harper 1977). El elemento temporal está determinado por el patrón de maduración de frutos y por el tiempo que transcurre hasta que estos frutos son removidos de la planta (patrón de fructificación) (Harper 1977). Bajo ciertas condiciones (por ej. sequía prolongada), el patrón de fructificación puede ser de gran importancia para determinar el éxito o fracaso en el establecimiento de nuevos individuos. Por otro lado, el elemento espacial está definido por la manera en que los dispersores distribuyen las semillas. En especies con diásporas zoócoras, cuando el patrón de fructificación influye sobre la atracción de frugívoros, también influye sobre la distribución espacial de las semillas. Por estas razones es importante conocer la dinámica de la fructificación y de la dispersión de semillas.

En este trabajo se describió el patrón de fructificación y remoción de frutos de E. havanense, tratando de distinguir las posibles consecuencias de estos patrones sobre el éxito reproductivo de las plantas.

En la literatura es común encontrar que el éxito en la dispersión se evalúa a través del efecto del tamaño de la cosecha sobre la proporción de frutos removidos (Howe y De Steven 1979, Fleming 1981, Davidar y Morton 1986, Murray 1987). Dicha proporción se ha usado como un estimador de la adecuación relativa de los individuos, ya que se ha supuesto que la selección natural actúa favoreciendo los tamaños de cosecha donde se maximiza la proporción de progente dispersada / esfuerzo reproductivo (Murray 1987).

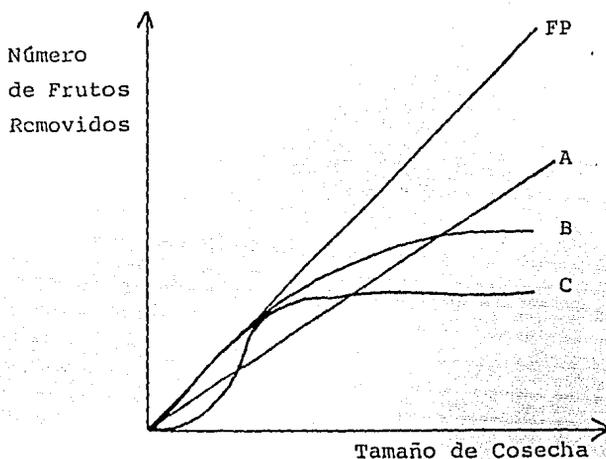
Esta suposición se basa en la idea de que un incremento en el esfuerzo reproductivo en una estación se refleja en un decremento en la función reproductiva en las estaciones subsiguientes (Harper 1977, Howe y Smallwood 1982, Murray 1987).

En particular, en E. havanense la asignación para la función reproductiva es independiente entre los años y por lo tanto el tamaño de la cosecha de una estación no influye sobre el tamaño en el siguiente año (Dominguez 1990). Por lo tanto, en E. havanense la inversión en la función reproductiva en un año no afecta el desempeño posterior de la planta. Si se parte del supuesto de que E. havanense es una excepción, en otros casos se esperaría encontrar tamaños de cosecha óptimos, en los que se maximizara la proporción frutos removidos/frutos producidos. Sin embargo, al consultar la literatura se observa que no existe un patrón definido entre la proporción de frutos removidos y el tamaño de la cosecha. Por ejemplo, en Virola surinamensis y en Guarea glabra la proporción de semillas removidas es independiente del tamaño de cosecha (Howe y Vande Kerckhove 1981, Howe y De Steven 1979). Tampoco hay relación entre estos dos parámetros en Phytolacca americana, Lindera benzoin, Sassafras albidum, Toxicodendron radicans, Aralia spinosa o en Viburnum dentatum (Davidar y Morton 1986). Por otro lado, tanto en Phytolacca rivinoides como en Witheringia solanacea y W. coccoloboides la proporción de frutos removidos por día disminuye al aumentar el tamaño de la cosecha (Murray 1987). La conclusión a la que se ha llegado al no encontrar una relación positiva entre la proporción de semillas removidas y el tamaño de cosecha es que la adecuación de los individuos no incrementa al aumentar su inversión en la producción de frutos.

Sin embargo, la adecuación de un individuo está definida en gran medida por el número relativo de descendientes con que contribuye a la siguiente generación (Begon et al. 1986), y esto

no necesariamente está ligado a la eficiencia en el uso de recursos (Harper 1977). Visto de esta manera, la adecuación de un individuo no depende de la proporción, sino del número absoluto de semillas dispersadas, y las plantas con cosechas grandes tienen el potencial de dispersar más frutos.

Teóricamente la relación entre el número de frutos removidos y el número de frutos producidos puede comportarse de distintas formas. En particular podemos pensar en los tres casos generales que se ilustran gráficamente en el siguiente modelo:



Dónde FP=frutos producidos. Este sería el caso ideal, en que todos los frutos producidos son removidos y $m=1$.

En el caso A, el número de frutos removidos siempre es menor que el número de frutos producidos, pero el número de frutos removidos aumenta de manera constante al aumentar el tamaño de la

cosecha. En este caso, lo más relevante es el valor de la pendiente de la recta A, ya que este valor nos indica la eficiencia en la dispersión. Si el valor de la pendiente de A es cercano a 1, prácticamente todos los frutos producidos son removidos. En cambio, si la pendiente es cercana a cero, el incremento que pueda existir al aumentar el tamaño de la cosecha probablemente no influye de manera importante sobre la adecuación de la planta. Al aumentar el tamaño de la cosecha, la diferencia entre los frutos producidos y los dispersados aumenta (es decir $m_{\text{prod}} - m_{\text{disp}}$ aumenta con el tamaño de cosecha), pero la proporción de semillas dispersadas se mantiene constante, y el número dispersado aumenta.

En el caso B, cuando las cosechas son pequeñas, prácticamente todos los frutos producidos son removidos. Conforme aumenta el tamaño de cosecha, la proporción de frutos removidos disminuye. Aunque el número de frutos removidos aumenta, cada vez el incremento es más lento. En este caso hay un proceso de saturación, y pasando determinado tamaño de cosecha, los frugívoros ya no tienen la capacidad de agotar el recurso. El número de frutos removidos sigue aumentando con el tamaño de la cosecha. Sin embargo, tanto la diferencia como la proporción entre el número de frutos producidos y los dispersados incrementa al aumentar el tamaño de cosecha, y es probable que las presiones de selección actúen en contra de un incremento sin límite en el número de frutos producidos.

Por último, en el caso C, se presenta un umbral de respuesta. Cuanto se tienen tamaños de cosecha pequeños, el recurso no resulta atractivo para los dispersores, y el número de frutos removidos es cercano a cero. Conforme aumenta el tamaño de cosecha, el número de frutos removidos aumenta exponencialmente hasta que, pasado cierto tamaño, el número de frutos dispersados se mantiene constante aunque aumente el tamaño de cosecha. Sólo

en este caso podemos hablar de un tamaño de cosecha óptimo que probablemente se vea favorecido por presiones de selección. En este caso, el tamaño de cosecha óptimo está definido por el punto en que la curva C es tangente a la recta que representa a los frutos producidos (*).

E. havanense se ajusta al caso A, ya que el número de frutos removidos aumenta linealmente al incrementar el tamaño de cosecha. De acuerdo con los datos reportados en la literatura (Howe y De Steven 1979, Howe y Vande Kerckhove 1981, Murray 1987, Davidar y Morton 1986) se observa que en varios casos hay un incremento lineal en el número de frutos removidos conforme aumenta el tamaño de la cosecha. Al observar esta relación, y por las razones que a continuación se plantean, es factible pensar que la contribución en número de hijos a la siguiente generación aumenta en las plantas que producen más frutos.

En primer lugar, se debe considerar que el éxito en el establecimiento de la progenie es un evento azaroso que depende, en gran medida, del sitio donde la semilla se deposita (Wheelwright y Orians 1982, Janzen 1983b, Herrera 1985b). Aunque es posible caracterizar sitios que física o microclimáticamente pueden favorecer el establecimiento de nuevos individuos (Augspurger y Kelly 1984, Sork 1987), las plantas no tienen manera de dirigir la dispersión hacia esos sitios ni en el tiempo ni en el espacio (Wheelwright y Orians 1982, Herrera 1986). Los dispersores depositan las semillas de manera aleatoria y en pocas ocasiones en sitios adecuados (Wheelwright y Orians 1982, Janzen 1983b), y otros factores, como la presencia de depredadores, también actúan sobre la sobrevivencia de nuevos individuos (Dirzo y Domínguez 1986, Sork 1987, Howe 1989). En la fase post-dispersión, entre más semillas se dispersan, hay mayor probabilidad de que alguna escape a la depredación y/o llegue a un sitio adecuado para establecerse. Además, si el número de

semillas es suficientemente grande, también aumenta la probabilidad de que un individuo deje un mayor número de descendientes.

Hasta este punto, se ha supuesto que el número de semillas removidas varía de acuerdo al tamaño de cosecha. Pero en E. havanense todos los frutos de una planta son removidos eventualmente. Por esta razón la discusión anterior parece perder todo sentido ya que aparentemente un tamaño de cosecha grande no confiere ninguna ventaja en términos de la proporción de la cosecha que es removida. Sin embargo, existe una gran variación en el tiempo en que los frutos son removidos, y en las plantas con cosechas grandes los frutos son removidos en menos tiempo. Las diferencias en el tiempo que las semillas permanecen en la planta pueden ser determinantes en el éxito del establecimiento de propágulos por las siguientes razones:

a) si los frutos permanecen menos tiempo en el progenitor las semillas están menos expuestas a depredación o mortalidad pre-dispersión (Janzen 1970, Thompson y Willson 1978 y 1979, Herrera 1982b).

b) E. havanense no forma banco de semillas permanente (Dominguez 1990 y obs. pers.) y en Chamela la temporada de sequía es larga y severa. Esta especie fructifica al principio de la época de lluvias, y las semillas germinan a los pocos días de caer al suelo. Es de esperarse que cuanto antes se disperse y germine la semilla, más tiempo tendrá para desarrollarse y almacenar reservas antes del inicio de la sequía (ver Janzen 1967). Por lo tanto, en las plantas con tamaños de cosecha grande, además de la ventaja asociada con la mayor producción de prole, hay una ventaja adicional por la remoción temprana de las semillas, lo que podría incrementar sus probabilidades de establecimiento.

Otro punto que vale la pena discutir es el referente al efecto que tiene una agregación de individuos sobre la remoción de frutos a nivel individual. Cuando los individuos se encuentran agregados, generalmente hay una mayor disponibilidad de frutos que cuando las plantas están aisladas. Por esta razón se podría esperar que para un frugívoro resultaría más redituable forrajear en parches que en plantas aisladas (Kacelnik y Krebs 1985, Janson et al. 1986), que y por lo tanto hubiera mayor remoción en agregaciones que en individuos aislados. En E. havanense se encontró que este fenómeno ocurre a nivel de parche, sin embargo, en términos de una planta individual, el número de frutos removidos por día es menor entre más grande es el parche.

El caso de E. havanense no es excepcional. Se ha visto que las tasas de remoción de frutos están influidas por el tamaño de las plantas vecinas (Thompson y Willson 1978, Denslow et al. 1986, Herrera 1986). Por ejemplo, en Sambucus pubens en plantas con cosechas grandes se removían más frutos, pero cuando los arbustos estaban agregados, la remoción en plantas del mismo tamaño era desproporcionadamente más lenta cuanto mayor fuera el tamaño de la agregación (Denslow et al. 1986).

Una posible explicación de por qué la remoción es más lenta en plantas agregadas es que el efecto de un dispersor se "diluye" entre todas las plantas que visite. Así, aunque el número total de frutos dispersados pueda ser mayor en parches grandes que en parches pequeños, la remoción individual es menor en los parches grandes. Por esto se puede pensar que, en términos energéticos, al animal le "conviene" forrajear en parches grandes (Kacelnik y Krebs 1985), mientras que para la planta es más conveniente encontrarse aislada y producir un tamaño de cosecha grande.

Erythroxylum havanense Y SUS CONSUMIDORES

En E. havanense solamente se registraron 6 especies de aves frugívoras aunque, como se discutirá más adelante, es probable que el número de consumidores sea mayor.

La mayoría de las aves observadas son frugívoros "no especializados" (ej. Myiarchus sp., Cyanocorax sanblasiana, Cyanocompsa parellina), es decir, que consumen otros alimentos y no pueden subsistir únicamente a base de frutos (Snow 1981b). Las aves que consumen frutos de E. havanense conforman un grupo heterogéneo donde los miembros difieren entre sí tanto morfológica como taxonómicamente y también en sus hábitos alimenticios. Diferentes especies tienen distintos papeles en la dispersión y existen desde depredadores (Vireo olivaceus flavoviridis) hasta "dispersores eficientes" (Ortalis poliocephala y Trogon citreolus). Antes de discutir el papel de cada uno de los consumidores vale la pena hacer hincapié en algunos puntos.

En muchos estudios de frugivoría se conoce la identidad de los consumidores, su frecuencia de visita, e incluso la proporción de frutos que cada especie consume (Howe 1977, Howe y De Steven 1979, Howe y Vande Kerckhove 1979 y 1980, Skutch 1980, Snow 1981a), pero en muchos casos no se conoce el manejo posterior de las semillas. Sin embargo, después de que un animal consume un fruto, la semilla puede tener dos posibles caminos: o ser digerida o dañada por el animal, o ser expulsada sin sufrir daño (Harper 1977), y un mismo animal puede ser tanto dispersor como depredador de una especie (Janzen 1983a, Herrera 1989a), o puede ser dispersor de unas especies y depredador de otras.

Desde el punto de vista de la planta es de suma importancia el manejo posterior de la semilla, ya que para que la dispersión

sea exitosa no basta que los frutos sean removidos. Cuando el frugívoro digiere las semillas reduce la adecuación de las plantas al destruir los propágulos. Por esta razón, el estudio de la interacción entre frugívoros y plantas no debe limitarse a conocer quienes consumen los frutos, sino que debe incluir observaciones acerca del destino que tienen las semillas después de ser consumidas.

De acuerdo con la evidencia que se tiene sobre el manejo de las semillas de E. havanense, tanto Trogon citreolus como Ortalis poliocephala son dispersores, ya que tragan el fruto completo y expulsan la semilla sin dañarla.

Por otro lado, aunque V. olivaceus flavoviridis dispersa frutos de Guarea glabra (Howe y De Steven 1979) y de Allophylus edulis (Foster 1978), destruye las semillas de E. havanense. Esto señala la importancia de conocer la condición de las semillas cuando las expulsa el animal, ya que el consumo del fruto no implica la dispersión de las semillas (Janzen 1983a), y un animal puede ser dispersor en unos casos y depredador en otros.

Otro aspecto que es importante resaltar es que a pesar de que en E. havanense la especie que se observó con mayor frecuencia fué Cyanocompsa parellina, los individuos de ésta especie dejan caer las semillas bajo la planta madre. Aunque de acuerdo con los resultados, ésto no tiene consecuencias a corto plazo sobre la sobrevivencia de las semillas, no se sabe si en etapas posteriores la mortalidad de plántulas sea mayor bajo la planta madre. Esto indica que una mayor frecuencia de visita no necesariamente implica ser mejor dispersor.

Por otro lado, como ya se mencionó, es probable que no todos los consumidores de E. havanense hayan sido registrados ya que la probabilidad de registrar un consumidor varía por razones como

las siguientes:

1) Distintas especies de aves vuelan a diferentes alturas, por lo que no todas tienen la misma probabilidad de caer en las redes.

2) Algunos animales son más sensibles a la presencia de observadores.

3) Las probabilidades de observar individuos de una especie son menores cuanto menor es la abundancia de dicha especie.

4) Las horas de observación pueden no coincidir con las horas de visita.

Esto puede explicar que a pesar de que se hayan observado pocos visitantes, las tasas de remoción de frutos sean muy altas.

De cualquier manera, se pueden hacer inferencias acerca de quienes son los posibles consumidores.

En E. havanense la remoción diurna es mayor que la nocturna. Si a esto se suma que todos los consumidores observados fueron aves y que los frutos de E. havanense se ajustan al síndrome de dispersión ornitócoro (van der Pijl 1982), es muy probable que los principales consumidores de E. havanense sean aves frugívoras. En Chamela existen varias especies de aves frugívoras que podrían ser consumidores de E. havanense (ej. Melanerpes chrysogenys y Campephilus guatemalensis (Picidae), Atila spadiceus (Tyrannidae), Icterus pustulatus (Icteridae)). Pero además, existen mamíferos, tanto diurnos como nocturnos, que incluyen frutos en sus dietas.

Entre los mamíferos frugívoros, hay una ardilla (Sciurus colliaei) (Ceballos y Miranda 1986). En particular, un individuo de Sciurus colliaei fué observado cerca de un parche de E. havanense, pero cuando se "percató" de que estaba siendo observado se alejó del sitio. Además de los frugívoros, hay

varias especies de mamíferos omnívoros y herbívoros (ej. Marmosa canescens (Didelphidae) y Odocoileus virginianus (Cervidae)) (Ceballos y Miranda 1986), y factible que algunos carnívoros consuman estos frutos (ver Herrera 1989b). Además, existe la posibilidad de que los animales consuman tanto los frutos de los arbustos como los que caen al suelo. Por lo anterior, es muy probable que varios animales que no fueron observados consuman los frutos de E. havanense, pero no se conoce su identidad, ni el papel que tienen con relación a la planta.

Por otro lado, por la forma de la planta, y la manera en que crecen los frutos, es poco probable que los murciélagos frugívoros (fam. Phyllostomatidae) consuman frutos de E. havanense.

Calidad de Frutos e Interacción con los Frugívoros

Una de las primeras definiciones sobre calidad de frutos la dió McKey (1975). Este autor dividió a los frutos en dos grandes grupos de acuerdo con sus características y las de los frugívoros que los consumen: frutos de alta calidad y frutos de baja calidad. Para este autor, los frutos de alta calidad son aquellos que tienen altos contenidos de nutrientes (por lo tanto, un alto costo por fruto), semillas grandes y suaves, cosechas pequeñas, temporadas de fructificación largas y tasas de maduración bajas. Estos caracteres debían haber sido moldeados por coevolución con pequeños gremios de frugívoros "especializados" que realizaran dispersión de "alta calidad". Sin embargo, McKey (1975) no define cuantitativamente los términos que utiliza, por lo que no se pueden comparar datos obtenidos en el campo con los frutos que McKey caracteriza.

Por otra parte, en sistemas tropicales generalmente la dependencia entre frugívoros y plantas es débil (Jordano 1987), y es poco probable existan procesos de coevolución cuando los

consumidores de una planta incluyen a animales de varios taxa, que se alimentan de otros frutos y varios tipos de alimento y no dependen de los frutos de la planta para poder sobrevivir (ver Wheelwright y Orians 1982, Herrera 1985b y 1986, Jordano 1987, Levey 1987). Por estas razones, es difícil pensar que las características de los frutos zoócoros en general, y las de los frutos de E. havanense en particular, hayan sido moldeadas por un proceso de coevolución entre las plantas y los animales que consumen sus frutos. Aún cuando las características de los dispersores se ajusten a las de los frutos zoócoros (ej. cuando los tamaños del pico y requerimientos nutrimentales se ajustan a los tamaños de frutos y nutrientes en la pulpa) no se puede inferir que haya ocurrido coevolución si no existen evidencias de que entre ambos grupos de organismos exista una historia común (Herrera 1985b).

Además es difícil pensar en una dependencia estrecha entre los frugívoros y las plantas cuyos frutos dispersan por varias razones. Por un lado, la disponibilidad de alimento se restringe, en la mayoría de los casos, a ciertas épocas del año. Los dispersores generalmente son mamíferos o aves que están activos durante todo el año, y por lo tanto no pueden depender para su alimentación de recursos que sólo se presentan en periodos cortos (Herrera 1985b). Por otro lado, las tasas de evolución son más lentas en la mayoría de las plantas zoócoras que en los frugívoros, ya que generalmente las plantas tienen ciclos de vida más largos (Herrera 1985b). Además también se debe tomar en cuenta las presiones ejercidas por organismos no dispersores (como parásitos) sobre la constitución de los frutos, ya que las plantas y los frugívoros no se encuentran en un sistema aislado, sino que están en contacto con otros elementos que intervienen en la interacción (Herrera 1985b y 1986).

Aunque la caracterización de McKey tiene fallas, es importante rescatar la inquietud de definir la calidad del recurso. Idealmente la calidad de los frutos debería estar definida en términos de la interacción entre los frugívoros y la planta, considerando qué tan apropiados son estos recursos para las necesidades de los consumidores en términos de su adecuación (ver Soberón 1986).

Para evaluar la calidad de los frutos en estos términos, sería necesario evaluar como cambia la adecuación de los frugívoros al variar su dieta y al cambiar la intensidad del uso de recursos (Soberón 1986), lo que llevaría a conocer la dependencia entre los frugívoros y las plantas (Jordano 1987). Evaluar esto tiene grandes dificultades. Por un lado para cada especie de frugívoro y e diferentes épocas del año, cambia la dependencia y los beneficios obtenidos por el consumo de determinados frutos. Por ejemplo, se sabe que durante la época de reproducción los frutos son una parte muy importante en la dieta de las aves adultas, y que un mismo animal puede ser insectívoro al ser recién nacido o juvenil, y ser principalmente frugívoro cuando es adulto (Morton 1973). También es difícil evaluar la dependencia entre animales y plantas porque en la mayoría de los casos, los hábitos conductuales, alimenticios y reproductivos de los animales sólo se conocen superficialmente.

Una manera menos precisa pero más sencilla de evaluar la calidad de los frutos es considerando únicamente los contenidos energéticos y de nutrientes. Para ello se elaboró un índice de calidad relativa entre los frutos de un gran número de especies. En estos términos los frutos de E. havanense pueden considerarse como frutos de "alta calidad" ya que comparados con los de otras especies tienen un alto contenido de lípidos, proteínas, carbohidratos y energía. Es lógico pensar que producir frutos de alta calidad implica un alto costo para el individuo, lo que

podría sugerir una elevada inversión en la atracción de dispersores y por lo tanto una ventaja asociada con ello. Los consumidores de los frutos de E. havanense están constituidos por animales que difieren morfológica y taxonómicamente y tienen hábitos alimenticios muy distintos entre sí. Aunque es poco probable que los frutos de E. havanense hayan coevolucionado con algún dispersor en particular, se puede pensar que el gremio de frugívoros en su conjunto haya ejercido presiones de selección, determinando algunas características de los frutos (ver Herrera 1985b).

DEPREDAION DE SEMILLAS

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

En E. havanense no hubo diferencias en la sobrevivencia de semillas asociadas ni con la distancia a la planta madre ni con la densidad de las semillas. Sin embargo, las semillas protegidas por exclusiones tuvieron una sobrevivencia mayor que las expuestas. Esto indica que la depredación post-dispersión es muy intensa, por lo que la probabilidad de sobrevivencia de una semilla es muy pequeña. Lo anterior refuerza la hipótesis de que a mayor número de semillas dispersadas, la probabilidad de dejar más descendientes aumenta.

Debido a que la malla de la exclusión permitía el paso de insectos y otros animales de talla semejante, y la depredación fué menor dentro de las exclusiones, se concluye que la mayor mortalidad de semillas en la fase de post-dispersión se debe a depredación por roedores o animales de mayor tamaño. Las semillas de E. havanense son suaves y presentan un alto contenido de nutrientes y una vez localizadas no tienen ningún costo de captura adicional, por lo que estas semillas son una "presa" atractiva para los depredadores.

De acuerdo con la hipótesis del escape (Janzen 1970, Connell 1971), se esperaría que al colocar semillas a densidades y distancias contrastantes, la probabilidad de sobrevivencia de una semilla disminuiría a mayores densidades y menores distancias. Los resultados indican que la probabilidad de sobrevivencia de las semillas de E. havanense no se ajustan al modelo de Janzen-Connell, aunque es probable que las diferencias en los tratamientos de densidad y distancia no fueron adecuadas. Por un lado, es difícil evaluar la distancia a la que se deben colocar las semillas, ya que se desconoce cómo es la sombra de semillas de esta especie. Por otro lado, después de haber iniciado el experimento, en dos ocasiones se encontraron agregaciones de semillas viables de E. havanense en excretas de animales. En una de las agregaciones se encontraron 23 semillas y en la otra 43 (obs. pers.), es decir, casi tres veces el número de semillas utilizadas para el tratamiento de alta densidad.

Sin embargo, es muy probable que aún así el experimento haya reflejado lo que ocurre en condiciones naturales, ya que la distribución agregada en la que se encuentran las plantas podría señalar que la mayoría de las semillas caen y germinan dentro del parche. Por lo tanto, el éxito de una semilla en germinar y establecerse parece ocurrir como un proceso azaroso de escape a depredadores y probablemente también influido por condiciones microclimáticas.

DISCUSION GENERAL

La información analizada en las secciones anteriores puede integrarse para obtener un panorama general de como ocurre la dispersión en E. havanense y de esta manera entender la importancia que tiene este proceso en el ciclo de vida de las plantas.

La fructificación rápida, sincrónica y masiva tiene al menos dos consecuencias que pueden influir sobre el éxito en el establecimiento de nuevos individuos. Por un lado, como la fructificación ocurre en la primera mitad de la temporada de lluvias, hay un período suficientemente largo como para que las semillas germinen y las plántulas alcancen un desarrollo que les permita sobrevivir a lo largo de toda la sequía. Por otro lado la dispersión se lleva a cabo en menos tiempo que si la maduración fuera lenta y se extendiera por un tiempo largo tanto dentro como entre individuos. Este punto está apoyado por el hecho de que cuantos más frutos maduros existan en la planta, mayor es la tasa de remoción.

Además, existen otras ventajas que confiere el patrón de maduración y que, aunque no fueron objeto de este estudio, vale la pena mencionar. Las semillas de E. havanense son parasitadas por un curculiónido. Los insectos adultos ovipositan en las semillas cuando los frutos todavía no han madurado. La intensidad del ataque de estos parásitos varía, pero en los años en que el parasitismo es fuerte, en las plantas que florecen (y por tanto fructifican) en asincronía con la población existe una mayor incidencia de parasitismo (Domínguez 1990). Estos parásitos destruyen la semilla, pero el fruto se desarrolla hasta madurar. Por esta razón, la planta es afectada de dos formas. Por un lado, se reduce su adecuación, ya que las semillas son destruidas, y por otro lado, la planta invierte recursos en "mantener a los parásitos", ya que los frutos parasitados también maduran. Existen además otros animales que destruyen los frutos antes de que sean dispersados (por ej. larvas de Lepidoptera y algunos Orthoptera), pero no se evaluó el efecto que tienen estos depredadores.

De lo anterior se desprende que cuando las semillas se dispersan rápidamente, reducen el riesgo de ser depredadas en la

fase pre-dispersión, y se podría pensar que éste es otro factor que favorece la maduración sincrónica y masiva. En contra de esta hipótesis podría argumentarse que la dispersión masiva también aumenta el riesgo de depredación post-dispersión cuando hay respuestas funcionales y/o numéricas por parte de los depredadores. De ocurrir esto, se esperaría una mayor mortalidad en semillas cercanas a la planta madre (ver Janzen 1970, Clark y Clark 1984). Sin embargo, en E. havanense no se observó mayor grado de depredación asociado a distancia o a densidad, por lo que podría pensarse que la depredación está más asociada a las rutas de forrajeo de los depredadores que a la distribución espacial de las semillas.

Por último, se debe señalar que en Chamela E. havanense se distribuye de manera agregada (Pescador com. pers.). Esta distribución parece no estar determinada por factores abióticos, ya que hay individuos de E. havanense tanto en Selva Baja como en la zona de Selva Mediana, y se encuentra tanto en terrenos con pendientes pronunciadas como en terrenos planos. Al parecer, el patrón de distribución que presenta E. havanense está determinado por factores relacionados con la dispersión, y puede deberse a una o varias de las siguientes razones:

- La dispersión es poco eficiente. Esto se refiere a que las semillas no se alejan grandes distancias de la planta madre. De ocurrir esto, las plantas crecerían agregadas, y el flujo génico entre los parches sólo se llevaría a cabo por medio de la polinización.

- Los dispersores viajan de un parche a otro y expulsan las semillas del parche anterior en el parche que visitan posteriormente. Esto provocaría una agregación de plantas, pero habría flujo génico debido a la dispersión.

- Los dispersores dejan caer semillas bajo los sitios dónde habitualmente perchan, o a lo largo de las rutas que viajan. Si los sitios de perchado o las rutas que recorren son relativamente constantes, habrá una agregación de semillas en estos sitios. La probabilidad de que estas semillas sean o no depredadas probablemente estará determinada por la coincidencia de los sitios visitados por los dispersores con los sitios visitados por los depredadores. Probablemente habrá agregaciones de semillas que no sean detectadas, y habrá un patrón de distribución agregado.

La discusión anterior señala la importancia de estudiar el patrón de remoción de frutos en E. havanense, y en general, el estudio de los patrones de remoción puede ayudar a entender:

Qué factores afectan la adecuación de los individuos de una especie

Las relaciones de dependencia entre las plantas y los frugívoros que dispersan sus semillas

La relación temporal que existe entre los depredadores y el período de fructificación y dispersión de semillas

Los patrones de fenología que se observan, que pueden estar influidos por factores abióticos (ej. por la escasez de agua), como por factores bióticos (ej. competencia por dispersores)

La importancia que tiene la dispersión para determinar la estructura genética de las poblaciones.

Muchos de estos puntos no fueron estudiados en este trabajo, pero el panorama general que se obtuvo puede tomarse como base para iniciar estudios posteriores abarcando uno o más de estos aspectos.

BIBLIOGRAFIA

- Augspurger, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, Platypodium elegans, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. Journal of Ecology 71: 759-771.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. Ecology 65: 1705-1712.
- Augspurger, C.K. and C.K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. Oecologia 61: 211-217.
- Begon, M., J.L. Harper and C.R. Townsend. 1986. Ecology: Individuals, Populations, and Communities. Sunderland, Massachusetts.
- Boucher, D.H., S. James and K.H. Keeler. 1982. The ecology of mutualism. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 315-347.
- Britton, N.L. 1907. Erythroxylaceae. North American Flora 25 (I): 59-66.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the South Coastal Region of Mexico. Arch. Met. Geoph. Biocl., Ser. B 36: 297-316.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los mamíferos de Chamela. U.N.A.M. 436 pp.
- Clark, D.A. and D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: Evaluation of the Janzen-Connell Model. Am. Nat. 124: 769-788.
- Croat, T.B. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford University Press, Stanford, California. 943 pp.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. in Den Boer, P.J. and G. Gradwell (eds.) Dynamics of Populations. Wageningen: PUDOC. pp. 298-312.
- Davidar, P. and E.S. Morton. 1986. The relationship between fruit crop sizes and fruit removal rates by birds. Ecology 67: 262-265.
- Denslow, J.S., T.C. Moermond and D. Levey. 1986. Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. in Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Fruivores and Seed

- Dispersal in the Tropics. W. Junk publishers, the Netherlands. pp. 37-44.
- Dirzo, R. 1983. Sobre el significado del "co" en co-evolución. Boletín de la Sociedad Botánica de México 44: 91-94.
- Dirzo, R. and Domínguez, C.A. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. in Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Fruigivores and Seed Dispersal in the Tropics. W. Junk publishers, the Netherlands. pp. 237-250.
- Domínguez, C.A. 1990. Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masivo de Erythroxylum havanense Jacq. (Erythroxylaceae). Tesis Doctoral. Centro de Ecología / UACPyP.
- Ehrlich, P.R. and P.H. Raven. 1969. Differentiation of Populations. Science 165: 1228-1232.
- Estrada, A. 1984. Resource use by howler monkeys (Alouatta palliata) in the Rain Forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Int. Jour. of Primatology 5: 105-131.
- Fleming, T.H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in Piper amalago (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. Oecologia 51: 42-46.
- Flores Menéndez, J.A. 1977. Bromatología Animal. Ed. Limusa, México. 683 pp.
- Foster, M.S. 1978. Total frugivory in tropical passerines: a reappraisal. Tropical Ecology 19: 131-154.
- Foster, M.S. and R.W. McDiarmid. 1983. Nutritional value of the aril of Trichilia cuneata, a bird-dispersed fruit. Biotropica 15: 26-31.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. México.
- Gilbert, L.E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In Gilbert, L.E. and P.H. Raven (eds.). Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press, U.S.A. pp. 210-240.
- Gould, S.J. and E.S. Vrba. 1982. Exaptation - a missing term in the science of form. Paleobiology 8: 4-15.
- Hamrick, J.L. and M.D. Loveless. 1986. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. in Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.)

Frugivores and Seed Dispersal in the Tropics. W. Junk publishers, the Netherlands. pp. 211-224.

- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, N.Y. 892 pp.
- Herrera, C.M. 1982a. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. Ecology 63: 773-785.
- Herrera, C.M. 1982b. Defense of ripe fruit form pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. Am. Nat. 120: 218-241.
- Herrera, C.M. 1984a. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. Ecology 65: 609-617.
- Herrera, C.M. 1984b. Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. Oikos 42: 203-210.
- Herrera, C.M. 1985a. Habitat-Consumer interactions in frugivorous birds. in Cody, M.L. (ed.) 1985. Habitat Selection in Birds. Academic Press, Inc. Florida. pp. 341-365.
- Herrera, C.M. 1985b. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. Oikos 44: 132-141.
- Herrera, C.M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. in Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Frugivores and Seed Dispersal in the Tropics. W. Junk publishers, the Netherlands. pp. 5-18
- Herrera, C.M. 1989a. Seed dispersal by animals: a role in angiosperm diversification? Am. Nat. 133: 309-322.
- Herrera, C.M. 1989b. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. Oikos 55: 250-262.
- Horvitz, C.C. and D.W. Schemske. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. in Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Frugivores and Seed Dispersal in the Tropics. W. Junk publishers, the Netherlands. pp. 169-186.
- Howe, H.F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. Ecology 58: 539-550.
- Howe, H.F. 1979. Fear and Frugivory. Am. Nat. 114: 923-931.

- Howe, H.F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. Biological Conservation 30: 261-281.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. in Murray, D.R. (ed.) Seed Dispersal. Academic Press, Australia. pp. 123-189.
- Howe, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. Oecologia 79: 417-426.
- Howe, H.F. and D. De Steven. 1979. Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of Guarea glabra in Panama. Oecologia 39: 185-196.
- Howe, H.F. and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 201-228.
- Howe, H.F. and G.A. Vande Kerckhove. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. Ecology 60: 180-189.
- Howe, H.F. and G.A. Vande Kerckhove. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. Science 210: 925-927.
- Howe, H.F. and G.A. Vande Kerckhove. 1981. Removal of wild nutmeg (Virola surinamensis) crops by birds. Ecology 62: 1093-1106.
- Janson, C.H., E.W. Stiles and D. W. White. 1986. Selection on plant fruiting traits by brown capuchin monkeys: a multivariate approach. in Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Fruivores and Seed Dispersal in the Tropics. W. Junk publishers, the Netherlands. pp. 83-92.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees with the dry season in Central America. Evolution 21: 620-637.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. Am. Nat. 940:501-528.
- Janzen, D.H. 1983a. Dispersal of seeds by vertebrate guts. in Futuyma, D.J. and M. Slatkin (eds.) Coevolution. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England. pp. 232-262.
- Janzen, D.H. 1983b. Seed and pollen dispersal by animals: convergence in the ecology of contamination and sloppy harvest. Biol. J. Linn. Soc. 20: 103-113.
- Janzen, D.H. 1985. The Natural History of Mutualism. in Boucher, D.H. (ed.) The Biology of Mutualism. Oxford University Press, N.Y. pp. 40-99.

- Johnson, R.A., M.F. Willson, J.N. Thmpson and R.I. Bertin. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. Ecology 66: 819-827.
- Jordano, P. 1982. Migrant birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. Oikos 38: 183-193.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. Am. Nat. 129: 657-677.
- Kacelnik, A. and J.R. Krebs. 1985. Learning to exploit patchily distributed food. in Sibli, R.M. and R.H. Smith (eds.) Behavioural Ecology: Ecological consequences of adaptive behaviour. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 189-205.
- Kantak, G.E. 1979. Observations on some fruit-eating birds in Mexico. Auk 96: 183-186.
- Krebs, C.J. 1985. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, Publishers, New York. 800 pp.
- Levey, D.J. 1986. Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. in Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Frugivores and Seed Dispersal in the Tropics. W. Junk publishers, the Netherlands. pp. 147-158.
- Levey, D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. Am. Nat. 129: 471-485.
- Levey, D.J. 1988. Tropical wet forest gaps and distributions of understory birds and plants. Ecology 69: 1076-1089.
- Lott, E.J. 1985. Listados Floristicos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, U.N.A.M. 47 pp.
- Lott, E.J., S.H. Bullock and J.Á. Solís-Magallanes. 1987. Floristic Diversity and Structure of Upland Arroyo Forest of Coastal Jalisco. Biotropica 19: 228-235.
- MacArthur, R.H. and E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. Am. Nat. 100: 603-609.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. in Gilbert, L.E. and P.H. Raven (eds.) Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press, U.S.A. pp. 159-191.

- McPherson, J.M. 1987. A field study of winter preferences of Cedar Waxwings. Condor 86: 293-306.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 28: 29-179.
- Moermond, T.C., J.S. Denslow, D.J. Levey and E. Santana C. 1986. The influence of morphology on fruit choice in neotropical birds. in Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Frugivores and Seed Dispersal in the Tropics. W. Junk publishers, the Netherlands. pp. 137-146.
- Morton, E.S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. Am. Nat. 107: 8-22.
- Murray, K.G. 1987. Selection for optimal fruit-crop size in bird-dispersed plants. Am. Nat. 129: 18-31.
- Peterson, R.T. and E.L. Chalif. 1973. A field guide to Mexican birds. Houghton Mifflin Company, Boston. 298 pp.
- Pianka, E.R. 1983. Evolutionary Ecology. Harper and Row, Publishers, New York. 416 pp.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 523-575.
- Robbins, C.S., B. Bruun and H.S. Zim. 1983. A guide to field identification birds of North America. Golden Press, N.Y. 360 pp.
- Roughgarden, J. 1979. Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction. MacMillan Publishing Co., Inc. New York. 612 pp.
- Skutch, A.F. 1960. Life histories of Central American birds. Vol. II. Cooper Ornithological Society. Berkeley, California.
- Skutch, A.F. 1980. Arils as food of Tropical American birds. Condor 82: 31-42.
- Smith, R.L. 1980. Ecology and Field Biology. Harper and Row Publishers, New York. 835 pp.
- Snow, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis 113: 194-202.
- Snow, D.W. 1981a. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. Biotropica 13: 1-14.

- Snow, D.W. 1981b. Coevolution of birds and plants. in Forey, P.L. (ed.) The Evolving Biosphere. Cambridge University Press. pp. 169-178.
- Soberón M., J. 1986. The relationship between use and suitability of resources and its consequences to insect population size. Am. Nat. 127: 338-357.
- Soberón M., J. and C. Martínez del Rio. 1985. Cheating and taking advantage in mutualistic associations. in Boucher, D. (ed.) The Biology of Mutualism. Ecology and Evolution. Croom Helm Ltd. pp. 192-216.
- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in Gustavia superba. Ecology 68: 1341-1350.
- Stiles, E.W. 1980. Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. Am. Nat. 116: 670-688.
- Stiles, E.W. and D.W. White. 1986. Seed deposition patterns: influence of season, nutrients, and vegetation structure. In Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Frugivores and Seed Dispersal in the Tropics. W. Junk publishers, the Netherlands. pp. 45-54.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. In Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Frugivores and Seed Dispersal in the Tropics. W. Junk publishers, the Netherlands. pp. 371-384.
- Thompson, J.N. and M.J. Willson. 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. Science 200: 1161-1163.
- Thompson, J.N. and M.J. Willson. 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: Phenological strategies. Evolution 33: 973-982.
- van der Pijl, L. 1982. Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 215 pp.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, G. Francisco and L. Trejo. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. Biotropica 7: 73-76.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. Ecology 66: 808-818.
- Wheelwright, N.T. 1988. Fruit-eating birds and bird-dispersed plants in the tropics and temperate zone. Trends in Ecology and Evolution 3: 270-274.

Wheelwright, N.T. and G.H. Orians. 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. Am. Nat. 119: 402-413.

Willson, M.F., A.K. Irvine and N.G. Walsh. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. Biotropica 21: 133-147.

Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J. 620 pp.

APENDICE I. DURACION DEL PERIODO DE FRUCTIFICACION DE ESPECIES CON DISPERSION ZOOCORA

ESPECIE	LOCALIDAD	FORMA DE VIDA	PRODUCCION DE FRUTOS	PERIODO DE FRUCTIFICACION FUENTE
Fam. Anacardiaceae				
<u>Rhus aromatica</u>				Ago-sig.verano Stiles, 1980
<u>Rhus copallina</u>				Sep-sig.verano Stiles, 1980
<u>Rhus glabra</u>				Sep-sig.verano Stiles, 1980
<u>Rhus trilobata</u>				Ago-sig.verano Stiles, 1980
<u>Rhus typhina</u>				Jul-sig.verano Stiles, 1980
Fam. Aquifoliaceae				
<u>Ilex cornuta</u>	Oklahoma			Dic-abril McPherson, 1987
<u>Ilex decidua</u>	Oklahoma			Dic-abril McPherson, 1987
<u>Ilex glabra</u>				sept-invierno Stiles, 1980
<u>Ilex opaca</u>	Oklahoma			Dic-abril McPherson, 1987
<u>Ilex opaca</u>				sept-invierno Stiles, 1980
<u>Ilex vomitoria</u>	Oklahoma			Dic-abril McPherson, 1987
<u>Ilex vomitoria</u>				oct-invierno Stiles, 1980
<u>Ilex montana</u>				sept-invierno Stiles, 1980
Fam. Araliaceae				
<u>Aralia hispida</u>				Ago-sep Stiles, 1980
<u>Aralia spinosa</u>				Sep-oct Stiles, 1980
Fam. Burseraceae				
<u>Protium sp.</u>	Valle El General, C.R.	Arbol alto		Sept-oct Skutch, 1980
Fam. Caprifoliaceae				
<u>Lonicera canadensis</u>				Jul-sep Stiles, 1980
<u>Lonicera dioica</u>				Jun-oct Stiles, 1980
<u>Lonicera glaucescens</u>				Ago-sep Stiles, 1980
<u>Lonicera hirsuta</u>				Jul-oct Stiles, 1980
<u>Sambucus canadensis</u>				Ago-mar
<u>Sambucus glauca</u>				Sept-Invierno
Fam. Celastraceae				
<u>Celastrus scovellii</u>				Sept-Invierno Stiles, 1980
<u>Euonymus alatus</u>				Jul-ago Stiles, 1980
<u>Euonymus americanus</u>				Ago-Invierno Stiles, 1980
<u>Euonymus atropurpurens</u>				Sept-invierno Stiles, 1980
<u>Euonymus spp.</u>	Oklahoma			Dic-marzo McPherson, 1987
Fam. Cornaceae				
<u>Cornus alterniflora</u>				Jul-sept Stiles, 1980
<u>Cornus amomum</u>				Ago-sept Stiles, 1980
<u>Cornus canadensis</u>				Ago-oct Stiles, 1980
<u>Cornus drummondii</u>				Ago-invierno Stiles, 1980
<u>Cornus florida</u>				Sept-nov Stiles, 1980
<u>Cornus racemosa</u>				Sept-oct Stiles, 1980
<u>Cornus stolonifera</u>				Sept-invierno Stiles, 1980
Fam. Cupressaceae				
<u>Juniperus ashei</u>				sept-mar Stiles, 1980
<u>Juniperus chinensis</u>	Oklahoma			Dic-abril McPherson, 1987
<u>Juniperus communis</u>				sept-oct Stiles, 1980
<u>Juniperus silicicola</u>				Jul-sept Stiles, 1980
<u>Juniperus virginiana</u>	Oklahoma			Dic-abril McPherson, 1987
<u>Juniperus virginiana</u>				Sept-mar Stiles, 1980

ESPECIE	LOCALIDAD	FORMA DE VIDA	PRODUCCION DE FRUTOS	PERIODO DE FRUCTIFICACION	FUENTE
Fam. Dilleniaceae <u>Davilla Kunthii</u> <u>Dollicarpus dentatus</u>	Valle El General, C.R. Valle El General, C.R.	Liana Liana		Abril-may Abril-may	Skutch, 1980 Skutch, 1980
Fam. Elaeagnaceae <u>Elaeagnus commutata</u>				Ago-oct	Stiles, 1980
Fam. Ericaceae <u>Arctostaphylos uva-ursi</u> <u>Gaultheria hispida</u> <u>Gaultheria procumbens</u> <u>Gaylussacia baccata</u>				Ago-mar Otoño-primavera Sept-primavera sept-mar	Stiles, 1980 Stiles, 1980 Stiles, 1980 Stiles, 1980
Fam. Euphorbiaceae <u>Alchornea latifolia</u>	Valle El General, C.R.	Arbol alto		Abril	Skutch, 1980
Fam. Flacourtiaceae <u>Casuarina arborea</u> <u>Casuarina corymbosa</u> <u>Casuarina sylvestris</u> <u>Lacistema aggregatum</u>	Valle El General, C.R. Finca La Selva, C.R. Valle El General, C.R. Valle El General, C.R.	Arbol delgado Arbol dosel Arbol pequeño Arbol pequeño	0-25000	Sept 5dic-6feb Marzo Abril-jun	Skutch, 1980 Howe, 1977 Skutch, 1980 Skutch, 1980
Fam. Grossulariaceae <u>Ribes americanum</u> <u>Ribes cynosbata</u> <u>Ribes missouriense</u> <u>Ribes rotundifolium</u>				Jun-sep Jul-sep Jun-sept Jul-sept	Stiles, 1980 Stiles, 1980 Stiles, 1980 Stiles, 1980
Fam. Guttiferæ <u>Clusia spp.</u>	Valle El General, C.R.	Arbol pequeño		Mar-jul	Skutch, 1980
Fam. Icacinaceae <u>Calatola sp.</u>	Cocha Cashu, Peru			Mayo-Junio	Terborgh, 1986
Fam. Lauraceae <u>Lindera benzoin</u>				Sept-oct	Stiles, 1980
Fam. Marcgraviaceae <u>Souroubea guianensis</u>	Valle El General, C.R.	Liana		Jun-jul	Skutch, 1980
Fam. Meliaceae <u>Guarea glabra</u>	Barro Colorado, Pan.	Arbol sotobosq.	8-1735	mar-may	Howe-De Steven, 1979
Fam. Monimiaceae <u>Siparuna nicaraguensis</u>	Valle El General, C.R.	Arbusto		Marzo-jun	Skutch, 1980
Fam. Moraceae <u>Morus rubra</u>				Jun-Ago	Stiles, 1980
Fam. Myricaceae <u>Myrica cerifera</u> <u>Myrica gale</u> <u>Myrica pennsylvanica</u>				Ago-invierno Jul-invierno Sep-invierno	Stiles, 1980 Stiles, 1980 Stiles, 1980
Fam. Myristicaceae <u>Compsonera Sprucei</u> <u>Virola Koschnyi</u>	Valle El General, C.R. Valle El General, C.R.	Arbol pequeño Arbol grande		Abr-may Jun-ago	Skutch, 1980 Skutch, 1980

ESPECIE	LOCALIDAD	FORMA DE VIDA	PRODUCCION DE FRUTOS	PERIODO DE FRUCTIFICACION	FUENTE
<u>Viola surinamensis</u>	Barro Colorado, Pan.	Arbol dosel	214-10412	20may-7-sep	Howe y Vande Kerckhove, 1980
Fam. Nandinaeae <u>Nandina domestica</u>	Oklahoma			Dic-abril	McPherson, 1987
Fam. Nyssaceae <u>Nyssa aquatica</u>				Sep-nov	Stiles, 1980
<u>Nyssa ogeche</u>				Jul-ago	Stiles, 1980
<u>Nyssa sylvatica</u>				Sep-dic	Stiles, 1980
Fam. Oleaceae <u>Liquidum sinense</u>	Oklahoma			Dic-marzo	McPherson, 1987
Fam. Palmæ <u>Astrocaryum sp.</u>	Cocha Cashu, Peru	Arbol		Abril-junio	Terborgh, 1986
<u>Iriartea ventricosa</u>	Cocha Cashu, Peru	Arbol		Mayo-Julio	Terborgh, 1986
<u>Sabal etonia</u>				Ago-mar	
<u>Scheelea sp.</u>	Cocha Cashu, Peru	Arbol		Todo el año	Terborgh, 1986
Fam. Phytolaccaceae <u>Phytolacca rivinoides</u>	Monteverde, C.R.	Hierba	1500-30,000	6-12 meses	Hurray, 1987
Fam. Rhomnaceae <u>Rhynmus alnifolius</u>				Ago	Stiles, 1980
Fam. Rosaceae <u>Amelanchier alnifolia</u>				Jul-ago	Stiles, 1980
<u>Amelanchier arborea</u>				Jun-ago	Stiles, 1980
<u>Amelanchier canadensis</u>				May-jun	Stiles, 1980
<u>Amelanchier laevis</u>				Jun-ago	Stiles, 1980
<u>Amelanchier sanguinea</u>				Jul-sep	Stiles, 1980
<u>Aronia arbutifolia</u>				Sep-primavera	Stiles, 1980
<u>Aronia melanocarpa</u>				Sep-invierno	Stiles, 1980
<u>Aronia prunifolia</u>				Sep-invierno	Stiles, 1980
<u>Crataegus mollis</u>				Sept-otoño	Stiles, 1980
<u>Crataegus arnoldiana</u>				Sept-invierno	Stiles, 1980
<u>Crataegus crus-galli</u>				Oct-invierno	Stiles, 1980
<u>Crataegus douglasii</u>				Sept-otoño	Stiles, 1980
<u>Crataegus succulenta</u>				Sept-oct	Stiles, 1980
<u>Malus sp. 1</u>	Oklahoma			Dic-abril	McPherson, 1987
<u>Malus sp. 2</u>	Oklahoma			Dic-marzo	McPherson, 1987
<u>Photinia serrulata</u>	Oklahoma			Dic-marzo	McPherson, 1987
<u>Prunus angustifolia</u>				May-jul	Stiles, 1980
<u>Prunus caroliniana</u>	Oklahoma			Dic-marzo	McPherson, 1987
<u>Prunus munsoniana</u>				Ago-sep	Stiles, 1980
<u>Prunus pennsylvanica</u>				Ago-sep	Stiles, 1980
<u>Prunus pumila</u>				Ago-sep	Stiles, 1980
<u>Prunus serotina</u>				Ago-sep	Stiles, 1980
<u>Prunus virginiana</u>				Ago-oct	Stiles, 1980
<u>Pyracantha coccinea</u>	Oklahoma			Dic-marzo	McPherson, 1987
<u>Rosa blanda</u>				Sept-invierno	Stiles, 1980
<u>Rosa setigera</u>				Ago-invierno	Stiles, 1980
<u>Rubus allegheniensis</u>				Ago-sep	Stiles, 1980
<u>Rubus canadensis</u>				Jul-sep	Stiles, 1980
<u>Rubus flagellaria</u>				Jun-sep	Stiles, 1980
<u>Rubus hispidus</u>				Ago-oct	Stiles, 1980
<u>Rubus idaeus</u>				Jul-oct	Stiles, 1980
<u>Rubus occidentalis</u>				Jun-ago	Stiles, 1980

ESPECIE	LOCALIDAD	FORMA DE VIDA	PRODUCCION DE FRUTOS	PERIODO DE FRUCTIFICACION	FUENTE
<u>Rubus odoratus</u>				Jul-sep	
Fam. Rubiaceae					
<u>Mitchella repens</u>				Jul-invierno	Stiles, 1980
Fam. Rutaceae					
<u>Zanthoxylum procerum</u>	Valle El General, C.R.	Arbol mediano		Oct	Skutch, 1980
Fam. Sapindaceae					
<u>Allophylus scrobiculatus</u>	Cocha Cashu, Peru			Mayo-junio	Terborgh, 1986
<u>Dipterodendron elegans</u>	Valle El General, C.R.	Arbol alto		Abril-may	Skutch, 1980
Fam. Sapotaceae					
<u>Bumelia lanuginosa</u>				Oct-invierno	Stiles, 1980
Fam. Solanaceae					
<u>Witheringia coccoloboides</u>	Monteverde, C.R.	Arbusto	4-1150	Mayo-dic	Murray, 1987
<u>Witheringia solanacea</u>	Monteverde, C.R.	Arbusto	5-1084	Mayo-dic	Murray, 1987
Fam. Ulmaceae					
<u>Celtis iguanae</u>	Cocha Cashu, Peru			Marzo-agosto	Terborgh, 1986
<u>Celtis lacvigata</u>				Oct-invierno	Stiles, 1980
<u>Celtis occidentalis</u>				Oct-invierno	Stiles, 1980
<u>Celtis spp.</u>	Oklahoma			Dic-abril	McPherson, 1987
Fam. Viscaceae					
<u>Phoradendron serotinum</u>	Oklahoma			Dic-marzo	McPherson, 1987
Fam. Vitaceae					
<u>Parthenocissus quinquefolia</u>				Sep-feb	Stiles, 1980

APENDICE II. Valores de los parámetros de la regresión de la tasa de remoción de frutos para las 45 plantas utilizadas.

ORDENADA		PENDIENTE	F	Prob.	r ²
PLANTA	ORIGEN				
15	143	-10.267	16.09	0.005	0.697
16	438	-33.103	57.48	0.0000	0.878
50	363	-64.4	99.28	0.002	0.971
51	732	-89.286	59.23	0.0002	0.901
40	401	-29.482	159.46	0.0000	0.923
41	1138	-58.623	2005.4	0.0000	0.991
801	1759	-187.31	262.5	0.0000	0.97
802	247	-18.797	255.12	0.0000	0.959
803	411	-25.146	511.84	0.0000	0.973
804	135	-9.635	318.62	0.0000	0.964
805	91	-6.321	224.29	0.0000	0.949
806	18	-0.851	1.185	0.2886	0.053
807	42	-2.688	220.95	0.0000	0.949
808	161	-7.404	484.11	0.0000	0.964
809	389	-33.482	79.48	0.0000	0.898
813	96	-6.049	310.61	0.0000	0.957
815	11	-0.741	103.90	0.0000	0.896
817	38	-3.441	66.843	0.0000	0.87
821	188	-11.482	101.67	0.0000	0.857
823	125	-7.636	181.42	0.0000	0.933
825	14	-0.876	224.69	0.0000	0.941
826	294	-21.581	80.68	0.0000	0.852
827	585	-29.13	303.34	0.0000	0.944
828	453	-26.699	43.49	0.0000	0.784
840	115	-8.063	98.854	0.0000	0.908
855	505	-40.357	92.46	0.0000	0.894
930	136	-12.818	171.13	0.0000	0.955
940	15	-1.648	56.39	0.0000	0.875
1100	283	-20.35	72.471	0.0000	0.878
1101	157	-10.174	294.67	0.0000	0.952
1102	103	-7.018	136.19	0.0000	0.913
1103	246	-24.933	42.66	0.001	0.895
1104	205	-14.427	69.075	0.0000	0.874
1105	1458	-73.287	424	0.0000	0.964
1107	387	-21.424	202.14	0.0000	0.931
1108	188	-16.948	139.89	0.0000	0.933
1109	423	-37.355	670	0.0000	0.987
1110	58	-6.833	110.14	0.0000	0.948
1111	148	-10.056	81.602	0.0000	0.845
1200	51	-3.892	120.82	0.0000	0.924
1201	536	-33.2	74.41	0.0033	0.961
1300	106	-6.5	9.917	0.0254	0.665
1301	251	-30.381	82.091	0.0001	0.932
1302	196	-21.5	253.51	0.0005	0.988
1303	82	-5.543	10.128	0.0334	0.716

APENDICE III. CONTENIDO DE NUTRIENTES EN VARIAS ESPECIES DE FRUTOS

ESPECIE	Localidad	% Lípid.	% Prot	%Carbo hidrat	% Agua	Kcal/fruto	Kcal/gr	FUENTE
Fam. Anacardiaceae								
<u>Rhus copallina</u>		26.1						Stiles, 1980
<u>Rhus glabra</u>		22.4						Stiles, 1980
<u>Rhus radicans</u>	Illinois							7.151 Johnson et al., 1985
<u>Sporoxias montini</u>					88			0.042 Horton, 1973
<u>Toxicodendron radicans</u>	N.Jersey	47.2						Stiles & White, 1986
Fam. Annonaceae								
<u>Annona reticulata</u>					74.2			0.092 Horton, 1973
<u>Cananga odorata</u>						2.575		Foster, 1978
Fam. Apocynaceae								
<u>Stemmadenia donnell-smithii</u>						0.114		Foster, 1978
Fam. Aquifoliaceae								
<u>Ilex cornuta</u>	Oklahoma				42.95			McPherson, 1987
<u>Ilex decidua</u>	Oklahoma		4.31		41.25			0.016 McPherson, 1987
<u>Ilex opaca</u>	Oklahoma	7.9	5.39		41.69			0.003 Stiles, 1980; McPherson, 1987
<u>Ilex vomitoria</u>	Oklahoma	7.7	2.54		40.63			0.025 Stiles 1980, McPherson, 1987
Fam. Araceae								
<u>Arisaema triphyllum</u>	Illinois	3.52	5.54	35.9				4.588 Johnson et al., 1985
Fam. Araliaceae								
<u>Didymopanax morototoni</u>	Guyana	33.5	11.9		68			Modif. Snow 1981a
<u>Kissodendron australinum</u>						0.076		Foster, 1978
<u>Panax quinquefolius</u>	Illinois		9.24					4.383 Johnson et al., 1985
<u>Tieghemopanax elegans murrayi</u>						0.042		Foster, 1978
Fam. Arecaceae								
<u>Archontophoenix alexandreae</u>						0.244		Foster, 1978
Fam. Burseraceae								
<u>Canarium australianum</u>						3.44		Foster, 1978
<u>Dacryodes sp.</u>	Trinidad	24	11		60			Modif. Snow 1981a
<u>Dacryodes sp.</u>						2.465		Foster, 1978
Fam. Caprifoliaceae								
<u>Sambucus canadensis</u>	Illinois	2.8	7.08	12.6				5.047 Johnson et al., 1985
Fam. Caricaceae								
<u>Carica papaya</u>					90.8			0.032 Horton, 1973
Fam. Celastraceae								
<u>Celastrus orbiculatus</u>	N.Jersey	1.7						Stiles & White, 1986
<u>Celastrus scandens</u>	Illinois	3.92	8.18					4.611 Johnson et al., 1985
<u>Euonymus spp.</u>	Oklahoma		11.36		24.89			0.209 McPherson, 1987
<u>Euonymus americanus</u>		33.7						Stiles, 1980
<u>Euonymus atropurpureus</u>	Illinois	31.16	9.15	4.7				5.581 Johnson et al., 1985
Fam. Cornaceae								
<u>Cornus florida</u>	N.Jersey	24						Stiles & White, 1986
<u>Cornus racemosa</u>	Illinois	39.86	3.26	10				6.778 Johnson et al., 1985
Fam. Cupressaceae								
<u>Juniperus chinensis</u>	Oklahoma		5.17		48.28			0.003 McPherson, 1987
<u>Juniperus virginiana</u>	Oklahoma		3.14					0.016 McPherson, 1987

ESPECIE	Localidad	% Lípid.	% Prot	% hidrat	% XCarbo	% XAgua	Kcal/ fruto	Kcal/ gr	FUENTE
Fam. Dilleniaceae <u>Hibbertia scandes</u>							0.25		Foster, 1978
Fam. Ebenaceae <u>Euclen natalensis</u>	Natal	0.7	2.3	90.9	70.3				Modif. Snow 1981a
Fam. Elaeocarpaceae <u>Aceratium megalospermum</u>							0.639		Foster, 1978
<u>Elaeocarpus grahamii</u>							0.303		Foster, 1978
<u>Elaeocarpus grandis</u>							7.1		Foster, 1978
<u>Elaeocarpus largiflorens</u>							1.445		Foster, 1978
Fam. Erythroxylaceae <u>Erythroxylum havanense</u>	Chamela, Jal.	34.99	8.53	48.09				5.851	
Fam. Euphorbiaceae <u>Alchornea latifolia</u>	Costa Rica								Skutch, 1980
<u>Breynia stipitata</u>							0.139		Foster, 1978
<u>Bridelia micrantha</u>	Natal	0.6	5.1	82.3	84.2				Modif. Snow 1981a
<u>Homalanthus populifolius</u>							0.173		Foster, 1978
Fam. Flacourtiaceae <u>Dorvalis longispina</u>	Natal	0.8	4.8	87.2	87.5				Modif. Snow 1981a
<u>Lacistema aggregatum</u>	Costa Rica								Skutch, 1980
Fam. Guttiferae <u>Calophyllum thalictroides</u>	Illinois	1.62	5.24	3.3				4.464	Johnson et al, 1985
Fam. Icacinaceae <u>Apodytes dimidiata</u>	Natal	35.5	12	36.8	78.3				Modif. Snow 1981
Fam. Lauraceae <u>Cinnamomum laubatii</u>							2.986		Foster, 1978
<u>Cinnamomum elongatum</u>	Trinidad	44	9						Modif. Snow 1981a
<u>Cryptocarya hypospodia</u>							0.583		Foster, 1978
<u>Cryptocarya mackinnoniana</u>							0.801		Foster, 1978
<u>Cryptocarya sp.</u>							0.437		Foster, 1978
<u>Endiandra hypoleptra</u>							0.675		Foster, 1978
<u>Endiandra montana</u>							3.202		Foster, 1978
<u>Endiandra wuelleri</u>							1.188		Foster, 1978
<u>Litsea leucara</u>							0.598		Foster, 1978
<u>Lindera benzoin</u>	N.Jersey	34.6							Stiles & White, 1986
<u>Lindera benzoin</u>	Illinois	33.24	4.22	3.4				6.389	Johnson et al., 1985
<u>Neolitsea delabata</u>							0.379		Foster, 1978
<u>Ocotea sp.</u>	Guyana	22	6.6		63				Modif. Snow 1981a
<u>Ocotea sp.</u>	Guyana	35.5	10.8		53				Modif. Snow 1981a
<u>Ocotea wachenheimii</u>	Trinidad	34	14		75		2.45		Foster, 1978; Snow 1981a
<u>Persea gratissima</u>					80.3			0.121	Morton, 1973
Fam. Liliaceae <u>Smilacina racemosa</u>	Illinois	0.54	1.63	12.6				4.431	Johnson et al, 1985
Fam. Loranthaceae <u>Notothixos subaureus</u>							0.075		Foster, 1978
Fam. Meliaceae <u>Dysoxylum sp.</u>							3.781		Foster, 1978
<u>Ekebergia capensis</u>	Natal	8.6	21.6	53.7	74.6				Modif. Snow 1981a

ESPECIE	Localidad	% Lípid.	% Prot	%Carbo hidrat	% Agua	Kcal/fruto	Kcal/gr	FUENTE
<u>Melia azederach</u>						1.063		Foster, 1978
<u>Trichilia cuneata</u>	Guanacaste, C.R.	59.68	15.11	22.34	53.68	0.6639		Foster y McDiarmid, 1983
<u>Trichilia emetica</u>	Natal	46.9	8.5	31.1	57.6			Modif. Snow 1981a
Fam. Menispermaceae								
<u>Hypseron laurina</u>						0.546		Foster, 1978
<u>Menispermum canadense</u>	Illinois	0.86	4.75	23.2			4.962	Johnson et al., 1985
Fam. Nonimiaceae								
<u>Tetrasynandra laxiflora</u>						0.76		Foster, 1978
Fam. Moraceae								
<u>Ficus carica</u>					85.2		0.052	Horton, 1973
<u>Ficus leptoclada</u>						0.505		Foster, 1978
<u>Ficus platyphylla</u>					83		0.056	Horton, 1973
<u>Ficus vogelii</u>	Natal	3.3	4.6	62.5	84.8			Modif. Snow 1981a
Fam. Myricaceae								
<u>Myrica perifera</u>		23.2						Stiles, 1980
Fam. Myristicaceae								
<u>Myristica muelleri</u>						4.25		Foster, 1978
<u>Viola sp.</u>						4.669		Foster, 1978
<u>Viola surinamensis</u>	Barro Colorado, Pan.	63.1	2.5	9.2		6.5		Howe y Vande Kerckhove, 1980
Fam. Myrsinaceae								
<u>Ardisia revoluta</u>	Costa Rica	2.9	1.9	81.5	87.8	0.127		Foster, 1978; Snow 1981a
<u>Embelia sp.</u>						0.043		Foster, 1978
Fam. Myrtaceae								
<u>Eugenia johnsonii</u>						0.219		Foster, 1978
<u>Psidium sp.</u> (Guava)					82.2		0.064	Horton, 1973
<u>Syzygium kuranda</u>						13.688		Foster, 1978
Fam. Nandinaeae								
<u>Nandina domestica</u>	Oklahoma		5.09		42		0.038	McPherson, 1987
Fam. Nyssaceae								
<u>Nyssa sylvatica</u>	N.Jersey	14.8						Stiles & White, 1986
Fam. Oleaceae								
<u>Ligustrum sinense</u>	Oklahoma		4.75		23.85		0.01	McPherson, 1987
<u>Linociera raniflora</u>						2.1165		Foster, 1978
Fam. Palmae								
<u>Bactris cuesa</u>	Trinidad	39	13					Modif. Snow 1981a
<u>Elaeis guineensis</u>					26.2		0.54	Horton, 1973
<u>Jessenia oligocarpa</u>	Trinidad	26	5					Modif. Snow 1981a
Fam. Passifloraceae								
<u>Passiflora incarnata</u>					72.5		0.111	Horton, 1973
Fam. Phytolaccaceae								
<u>Phytolacca americana</u>	Illinois	0.73	5.37	53.1			4.468	Johnson et al., 1985
Fam. Piperaceae								
<u>Piper sp.</u>						0.066		Foster, 1978

ESPECIE	Localidad	% Lipid.	% Prot	%Carbo hidrat	% Agua	Kcal/fruto	FUENTE
Fam. Rosaceae							
<u>Crataegus marshallii</u>		8.6					Stiles, 1980
<u>Malus sp. 1</u>	Oklahoma	12.46		64.52		0.01	McPherson, 1987
<u>Malus sp. 2</u>	Oklahoma	2.99		66.8		0.001	McPherson, 1987
<u>Photinia serrulata</u>	Oklahoma	8.49		58.86		0.022	McPherson, 1987
<u>Polygonatum commutatum</u>	Illinois	1.61	5.41	47.2		4.420	Johnson et al., 1985
<u>Prunus caroliniana</u>	Oklahoma	4.27		30.94		0.019	McPherson, 1987
<u>Prunus serotina</u>	Illinois	0.42	2.02	19.9		4.058	Johnson et al., 1985
<u>Prunus turnerana</u>						4.455	Foster, 1978
<u>Prunus virginiana</u>		3.89					Stiles, 1980
<u>Pyraecantha coccinea</u>	Oklahoma	1.64		71.94		0.013	McPherson, 1987
<u>Rubus allegheniensis</u>	Illinois					4.340	Johnson et al., 1985
Fam. Rubiaceae							
<u>Antirhea tenuiflora</u>						0.183	Foster, 1978
<u>Canthium coprosmoides</u>						0.278	Foster, 1978
<u>Mitchella repens</u>		7.4					Stiles, 1980
Fam. Rutaceae							
<u>Vepris undulata</u>	Natal	18.4	11.5	51.4	59.3		Modif. Snow 1981a
Fam. Sapindaceae							
<u>Sapindus senegalensis</u>						71.4	0.099 Morton, 1973
Fam. Sapotaceae							
<u>Bumelia lanuginosa</u>		19.7					Stiles, 1980
<u>Planchonella obovoidea</u>						0.741	Foster, 1978
<u>Sideroxylon inerme</u>	Natal	5.8	5.8	79.3	70.7		Modif. Snow 1981a
Fam. Smilacaceae							
<u>Smilax hispida</u>	Illinois	0.84	3.96	8.2			4.707 Johnson et al, 1985
<u>Smilax lasioneura</u>	Illinois	0.73	4.09	15			4.433 Johnson et al, 1985
Fam. Solanaceae							
<u>Solanum americanum</u>	Illinois	0.73	5.37	53.1			4.468 Johnson et al, 1985
<u>Solanum torquatum</u>						0.375	Foster, 1978
<u>Solanum viride</u>						0.074	Foster, 1978
Fam. Strelitziacae							
<u>Strelitzia nicholai</u>	Natal	67	3.6	10.8	3.3		Modif. Snow 1981a
Fam. Symplocaceae							
<u>Symplocos stawellii</u>						0.121	Foster, 1978
Fam. Ulmaceae							
<u>Celtis laevigata</u>		6.9					Stiles, 1980
<u>Celtis occidentalis</u>	Illinois	0.36	3.48	11.6			4.434 Johnson et al., 1985
<u>Celtis spp.</u>	Oklahoma		4.63	12.38			0.057 McPherson, 1987
<u>Trema orientalis</u>	Natal	47.6	15	20.6	62.5		Modif. Snow 1981a
Fam. Verbenaceae							
<u>Larndaya splendida</u>						22.984	Foster, 1978
<u>Gnetina fasciculiflora</u>						0.993	Foster, 1978
Fam. Viscaceae							
<u>Phoradendron serotinum</u>	Oklahoma	5.25		72.37			0.016 McPherson, 1987

ESPECIE	Localidad	% Lípid.	% Prot	%Carbo hidrat	% Agua	Kcal/fruto	Kcal/gr	FUENTE
Fam. Vitaceae								
<u>Cissus sterculiifolius</u>						0.517		Foster, 1978
<u>Parthenocissus quinquefolia</u>	N. Jersey	16.2						Stiles & White, 1986
<u>Parthenocissus quinquefolia</u>	Illinois	25.66	3.85	11.1			5.592	Johnson et al., 1985
<u>Vitis spp</u>	N. Jersey	1.8						Stiles & White, 1986
<u>Vitis vulpina</u>	Illinois	0.81	2.24	12.4			4.384	Johnson et al., 1985
<u>Acetacea rubra</u>	Minnesota	1.64	5.41	5.1			3.569	Johnson et al., 1985
Valor minimo		0.36	1.63	3.3	3.3	0.042	0.001	
valor maximo		67	21.6	90.9	90.8	22.984	7.151	
no. datos		60	58	33	43	50	48	