

Universitas

Enero-Junio
de 2001

SCIENTIARUM

ISSN 0122-7483



$$-\int \frac{Gdm}{S^2} \cos \phi$$



Volu m e m

6

Nº 1



PONTIFICIA
UNIVERSIDAD JAVERIANA
Revista de la Facultad de Ciencias



REMOCIÓN DE SEMILLAS DE CHILCO (*Henriettella fissanthera*) EN EL PARQUE TINIGUA: FACTORES QUE INFLUYEN EN EL TIEMPO DE VISITA

Pablo R. Stevenson¹, María Clara Castellanos², Marta Sofía Agudelo^{3*}
y Mabel Adriana Suescún³

¹Department of Anthropology. State University of New York at Stony Brook. Stony Brook, New York 11794-4364. USA. E-mail: psteven@life.bio.sunysb.edu

² Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook. Stony Brook, New York 11794-2645. E-mail: mcastel@life.bio.sunysb.edu

³ Departamento de Ciencias Biológicas. Universidad de Los Andes. Cra. 1 Nº 18^a-70 Bogotá

* A quien debe ser enviada la correspondencia

RESUMEN

El tiempo de visita de animales frugívoros a las plantas en las que se alimentan puede tener implicaciones en la eficiencia de la dispersión de semillas. En este trabajo se cuantificaron la remoción de semillas y tiempos de permanencia de frugívoros en tres árboles de *Henriettella fissanthera* (Melastomataceae), con el fin de describir tasas de remoción por diferentes vectores y probar tres características de los dispersores que pueden afectar los tiempos de visita: nivel críptico, tipo de dieta y capacidad intestinal. En un total de 85 horas se observaron 3 especies de primates y 24 de aves consumiendo frutos. Como era de esperarse, dado que los frutos de *H. fissanthera* corresponden al síndrome de dispersión por aves, éstas fueron las que removieron la mayoría de las semillas, sin embargo los mamíferos removieron una proporción considerable (40%). Se encontró que el árbol más grande fue más visitado que los más pequeños. Los resultados indicaron que ni el nivel críptico, ni el tipo de dieta están asociados con el tiempo promedio de visita, posiblemente porque los animales no están especialmente expuestos a predación cuando consumen frutos de esta especie y porque las preferencias alimenticias por diferentes tipos de frutos por parte de los dispersores determinan de mayor forma la duración del tiempo de visita. No se encontró una correlación significativa entre peso corporal (como variable aproximada del tamaño intestinal), y tiempo promedio de visita, aunque existe una asociación positiva entre estas dos variables. Esto sugiere que otros factores deben ser tenidos en cuenta para explicar el tiempo de visita a estos árboles por diferentes especies dispersoras (ej. cantidad de frutos, distribución espacial de los árboles y agresiones interespecíficas).

Palabras clave: *Henriettella fissanthera*, Nivel Críptico, Peso corporal, Tiempo de visita, Parque Nacional Tinigua-Colombia, Remoción de semillas, Síndromes de Dispersión.

ABSTRACT

The duration of feeding bouts on fruiting trees by animal dispersers may have an effect on seed dispersal effectiveness. In this study we quantified seed removal rates and visit duration for different animal vectors in three trees of *Henriettella fissanthera* (Melastomataceae). The main purpose was to describe seed removal rates by different dispersers, and test the association of three characteristics of the dispersors that have been proposed to affect bout duration times: crypsis, diet and gut capacity. We observed three primate species and 24 bird species ingesting fruits during a period of 85 h. *H. fissanthera* fruits correspond to the bird-

dispersal syndrome, and they removed the majority of seeds, although primates removed a significant proportion of fruits (40%). The largest tree was visited more often than the medium and small trees. Our results indicated that neither crypsis or diet were associated with the average duration of feeding bouts. Probably these results can be explained by the fact that the frugivores are not very exposed to aerial predators when feeding on *H. fissanthera* fruits, and because particular fruit preferences by frugivores seem to be very important in determining visit times. We found a positive association between average visit time and body weight (as a surrogate variable for gut capacity), but this correlation was not significant, suggesting that other factors may be more important determining the duration of feeding bouts in this plant species (e.g. instantaneous fruit abundance, tree distribution and interspecific aggressions).

Key words: *Henriettella fissanthera*, Crypsis, Body weight, Visit time, National Park Tinigua-Colombia, Seeds Removal, Dispersal Syndrome.

INTRODUCCIÓN

El tiempo durante el cual los animales consumen frutos puede afectar la eficiencia de la dispersión de las semillas, ya que si los frugívoros permanecen durante más tiempo del que requieren las semillas para pasar por el tracto digestivo, entonces los animales no estarían contribuyendo a reducir los efectos negativos que sufren las semillas que caen debajo de la copa de los árboles parentales. Estos efectos pueden incluir mayor depredación por factores dependientes de la densidad, localización de depredadores específicos, competencia intra-específica y mayor propensión a infecciones fúngicas (Augsburger 1983, Connell 1971, Janzen 1970).

Existe evidencia de que las semillas y plántulas de muchas especies tienen mayor éxito de supervivencia cuando son alejadas del parental (Clark & Clark 1984), lo que también puede ser muy importante para especies con semillas pequeñas que necesitan ser desplazadas a lugares con mayor irradiación solar que la que hay debajo del dosel cerrado (Foster & Janson 1985), especialmente si no hay capacidad de dormancia.

Se han identificado varios factores que pueden afectar la duración de la visita de frugívoros a árboles fructificados. Por ejemplo, se ha postulado que ellos están expuestos a depredación durante el tiempo en el que se alimentan (Howe 1979). Por esta razón se podría predecir que los animales de coloración críptica, es decir verdes y cafés (*sensu* Pratt & Stiles, 1983), que se espera estén menos expuestos a depredación que

animales menos crípticos (negros o azules *sensu* Pratt & Stiles 1983) podrían permanecer durante mayor tiempo consumiendo frutos. Por otra parte, se tiene evidencia de que el tiempo de estadía en árboles con frutos tiene relación, no solo con el grado de coloración críptica, sino con el tipo de dieta (Pratt & Stiles 1983). En este último caso se puede predecir que los animales mayormente frugívoros deben tener tiempos de visita más largos que los de especies omnívoras, ya que para estas últimas los frutos son una parte menos importante de la dieta y pueden complementar su alimentación yendo a otros lugares a consumir alimentos. Sumado a lo anterior, la capacidad intestinal puede imponer un límite máximo al tiempo de visita (Howe & Estabook 1977). Desde el punto de vista de la planta, el tiempo de alimentación puede depender de la cantidad de alimento que esté disponible en la planta en un momento dado (Chapman 1988).

El objetivo de este estudio fue cuantificar la remoción de semillas por diferentes dispersores en una especie de Chilco (*Henriettella fissanthera* Gleason) y probar algunas de las hipótesis propuestas para explicar los tiempos de duración de visita de diferentes frugívoros. En particular, se quiso responder a las siguientes preguntas: 1) ¿Qué animales remueven más semillas en esta especie con síndrome de dispersión por aves? 2) ¿Está relacionado el tiempo total de visita de frugívoros con el tamaño del árbol (como medida indirecta del tamaño de la cosecha)?, 3) ¿Tienen frugívoros crípticos tiempos promedio de visita más largos que ani-

males conspicuos? 4) ¿Demoran más por visita los animales frugívoros especializados que los más omnívoros? 5) ¿Existe una correlación entre el peso del animal (asumiendo que éste está correlacionado con el volumen intestinal) y el tiempo de visita?

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio y Especie Examinada

La presente investigación se llevó a cabo en el Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena (CIEM), ubicado en un bosque húmedo tropical, a 350-400 m.s.n.m., entre la Cordillera Oriental y la Serranía de la Macarena, sobre el margen derecho del río Duda, aproximadamente a 13 km de su desembocadura en el río Guayabero (Stevenson *et al.* 1994). El CIEM se encuentra en el Parque Nacional Natural Tinigua. La temperatura es relativamente constante con un promedio anual de 25°C, pero la precipitación es muy estacional. La época seca va de diciembre a marzo, y la estación lluviosa ocupa el resto del año (Kimura *et al.* 1995). El promedio anual de precipitación es cercano a 2.600 mm. En el área de estudio se distinguen 4 tipos de bosque: bosque maduro, bosque abierto degradado, bosque inundable y bosque ripario (Stevenson *et al.* 1994).

La especie *Henriettella fissanthera* son árboles de porte mediano y pequeño, de la familia de las Melastomataceas, con diámetro a la altura del pecho entre 15-35 cm para individuos adultos. Tiene raíces tabloides muy poco desarrolladas y corteza muerta color marrón clara y de superficie estriada. Son características sus hojas pequeñas, ásperas, pubescentes cuando jóvenes y con nervios paralelos suprabasales. Presentan fascículos laterales, con flores con pétalos blancos y pedicelos de 0.6-1.2 cm de largo. El fruto es una baya globosa de 0.3-0.5 cm de largo, de color verde que se torna negruzco al madurar (Stevenson *et al.* 2000). Cada fruto tiene numerosas semillas (promedio = 209 ± 39.11 , $n=4$) de menos de 1 mm de longitud y de color marrón. Se puede considerar que sus frutos tienen síndrome de dispersión por aves (*sensu* Janson 1983), dado que los frutos y semillas son

pequeños, sin protección externa y de color negruzco al madurar.

Esta especie en la región del Parque Tinigua florece todos los años a mediados de la época lluviosa (junio-julio) y produce frutos a finales de este período (julio-agosto). La especie se encuentra en densidades intermedias (Stevenson *et al.* 2000), especialmente en bosques no inundables de dosel abierto que presentan suelos inestables y pendientes fuertes. Las semillas dispersadas por micos churucos (*Lagothrix lagothricha*) pueden germinar unos pocos días después de la dispersión, indicando que no existe latencia obligada en esta especie (P. Stevenson & M.C. Castellanos obs. pers.).

Toma de datos

Se ubicaron tres árboles de *H. fissanthera* de diferentes tamaños: pequeño, mediano y grande, el tamaño de cada árbol es una medida subjetiva basada en la experiencia de los observadores. Se hicieron observaciones diurnas de frugivoría en estos árboles, durante 20 días en la época de fructificación (julio 1998). Los muestreos se realizaron entre las 6:00-11:00 y las 14:00-17:00 horas, en los que se identificaron los animales frugívoros que visitaron los árboles focales y se contabilizó la duración de cada visita realizada. Para determinar tasas de ingestión de frutos (# frutos/tiempo) se hicieron observaciones de individuos focales de la mayor parte de las especies. Cada muestreo focal duraba 30 segundos para mamíferos y 10 segundos para aves, en los cuales se tuvo buena visibilidad de los individuos y se pudo determinar el número de frutos ingeridos durante ese período. Las tasas promedio de alimentación se obtuvieron promediando para cada especie las tasas obtenidas anteriormente. El tiempo promedio de visita por especie, corresponde a la suma del tiempo de todas las visitas sobre el número de visitas para cada especie (Minutos totales/# visitas). Para obtener la estimación de frutos totales ingeridos, cada tasa promedio (de 10" o 30") se multiplicó por el tiempo total de las visitas. La estimación de total de frutos tomados para especies de las cuales no se tenían datos de tasas tomadas, se realizó utilizando las

tasas promedio de especies con dietas y peso corporal similares.

Se hizo un análisis de correlación no paramétrico (Spearman) para determinar la relación entre peso corporal (Isler *et al.* 1999, Rowe 1996, Winkler *et al.* 1995, Dunning 1993, Oniki & Willis 1991) y el tiempo promedio de visita para cada especie. Para determinar asociaciones entre la duración del tiempo promedio de visita y tanto el grado de crípsis: Críptico/No críptico (*sensu* Pratt & Stiles 1983), como el tipo de dieta: Frugívoro/No frugívoro (*sensu* Isler *et al.* 1999, Pratt & Stiles 1983, Hilty & Brown 1986), separamos los tiempos de visita en mayores y menores al tiempo promedio para todas las especies. Para estos análisis se tuvieron en cuenta solamente especies con mínimo tres visitas. Para el primer análisis (de crípsis) se tuvieron en cuenta solamente las especies que no presentan dimorfismo sexual (Tabla 2). Con estas frecuencias se realizaron pruebas G de independencia y de Fisher en tablas de 2×2 .

RESULTADOS

En total se completaron cerca de 85 horas de muestreo en las que se observaron 27 especies animales visitantes, de las cuales 25 ingirieron frutos de *H. fissanthera*: 3 especies de mamíferos y las restantes de aves (Tabla 1). De estas 25 especies, todas fueron observadas ingiriendo frutos enteros y no hubo evidencia de que devolvieran o regurgitaran semillas consumidas durante las visitas. Se observó el 78% de las especies visitantes durante las primeras 50 horas de muestreo. Aunque más especies de aves visitaron los árboles de *H. fissanthera* y removieron la mayor cantidad de frutos (60%), los mamíferos (todos primates) ingirieron un porcentaje alto de frutos (40%), especialmente si se considera la remoción por especie visitante (Tabla 1). El tiempo promedio de visita fue variable entre especies y entre individuos de la misma especie (Tabla 1). No se obtuvo una correlación significativa entre peso corporal relativo y el promedio de tiempo de estadía ($p > 0.05$, $n = 13$), aunque existe una asociación positiva entre estas variables ($r = 0.49$).

No se encontró que el tiempo promedio de alimentación estuviera asociado con el grado de crípsis de los animales (Fisher's $p = 0.58$). Este resultado prevaleció cuando no fueron incluidos los primates en el análisis (Fisher's $p = 0.52$). Tampoco pareció haber una diferencia en tiempos de alimentación al comparar machos conspicuos y hembras camufladas de especies dimórficas, sin embargo en este caso el número de datos fue muy pequeño para hacer análisis estadísticos. De manera similar, los tiempos promedio de visita no se encontraron asociados al tipo de dieta preponderante del dispersor (Fisher's $p = 0.66$). Por último, se encontró que en total el tamaño de los árboles parentales está asociado al tiempo total de visita de animales potencialmente dispersores, dado que éstos visitan durante más tiempo el árbol más grande, que el mediano, y este más que el más pequeño (Figura 1).

DISCUSIÓN

Varios resultados de esta investigación no concuerdan con lo esperado de acuerdo a predicciones teóricas. Por ejemplo, ya que los frutos de esta especie concuerdan básicamente con los que tienen síndrome de dispersión por aves (Janson 1983), se podrían esperar que el mayor de frutos fueran consumidos por aves. Sin embargo, en todos los árboles observados, algunas especies de primates fueron los más importantes consumidores y en términos de cantidad de frutos ingeridos por especie, potenciales dispersores. De cualquier manera, la teoría de síndromes de dispersión en el Neotrópico propuesta por Janson (1983), indica que este tipo de frutos evolucionaron para ser dispersados por una de dos clases principales de dispersores (aves y mamíferos), y nuestros datos no indican que esto no haya pasado. Nuestros datos ecológicos indican que los primates pueden estar jugando un papel importante en el éxito reproductivo de *H. fissanthera*. Para acercarse un poco al problema de qué tan fuertes pueden ser las presiones de selección originadas por un éxito reproductivo diferencial debido a la dispersión por aves y mamíferos, sería necesario tener en cuenta muchas otras consideraciones. Por ejemplo, sería necesario conocer el éxito de

supervivencia de las semillas dispersadas por los diferentes dispersores y el grado de heredabilidad de las características que puede usar la planta para intentar excluir a los dispersores ineficientes. A este respecto se puede especular que las aves y especialmente los primates, son eficientes en términos de remover grandes cantidades de semillas. También es sensato pensar que los primates pueden depositar las semillas en mayores densidades en sus heces que las aves, lo que podría contribuir a una mayor competencia intra-específica y depredación y de ser así serían malos dispersores (Connell 1971, Janzen 1970). Sin embargo, esto no ha sido medido y sería necesario tener en cuenta el efecto de dispersión secundaria por cucarrones estercoleros, pues numerosas especies acuden a las heces de estos primates (Castellanos *et al* 1999) y son muy eficientes relocalizando semillas, especialmente las pequeñas (Andresen 1999, Estrada & Coatesestrada 1991, Shepherd & Chapman 1998).

Otra predicción que no fue respaldada por los datos de este trabajo, es la concerniente a que los animales más camuflados pueden permanecer más tiempo en los árboles fructificados. Creemos que hay por lo menos dos factores que pueden haber afectado este resultado y que tienen que ver con características propias de esta especie de planta. Por una parte, es posible que siendo estos árboles de mediano y pequeño porte, los frugívoros no estén tan expuestos a predadores aéreos, lo que relajaría los costos de mantenerse más tiempo en el árbol. Este mismo efecto también puede producirse porque los animales que se están alimentando no tienen que estar en las partes más periféricas del árbol, dado que por efecto de la caulifloría los frutos son asequibles desde partes más centrales de la copa. Sería necesario un estudio comparativo con otras especies de diferente tamaño y ubicación de los frutos, para poder estimar el verdadero peso de estos factores en el tiempo de permanencia de frugívoros en árboles fructificados. Finalmente, la otra predicción que no se ajustó a nuestros resultados es que los animales frugívoros tuvieran tiempos de visitas más largos, por ser más dependientes de este recurso que especies omnívoras. Nuestros resultados sugieren prin-

cialmente, que la calidad de los frutos puede influir en este resultado. Por ejemplo, dentro de los primates que visitaron esta especie, el frugívoro más especialista (*Ateles belzebuth*) fue el que visitó menor tiempo, comparado con las otras dos especies. Este resultado tiene sentido cuando se piensa que *A. belzebuth* en esta zona tiene una preferencia marcada por frutos ricos en lípidos (Ahumada *et al.* 1998, Stevenson *et al.* 1999), y este no es el caso de los frutos de *H. fissanthera*. Por lo tanto tiempos de permanencia prolongados de consumo en estos árboles no son de gran importancia para este frugívoro especializado en términos de nutrición general. El hecho de que las cosechas más grandes atraigan mayor número de visitantes (Figura 1), también sugieren que el caso de *H. fissanthera* se podría catalogar como un sistema de dispersión generalista (*sensu* Howe 1993).

Dentro de los factores incluidos en este estudio para intentar explicar los tiempos de visita de los animales frugívoros, el peso corporal relativo, como un índice de capacidad intestinal, fue el único que mostró una asociación positiva. Sin embargo, esta correlación no resultó significativa, indicando que otros factores están afectando los tiempos de visita. Creemos que entre los más importantes a tener en cuenta en futuros estudios están, primero la cantidad de frutos maduros en el árbol durante el tiempo de la visita. Buenas descripciones o manipulaciones experimentales pueden ser de gran ayuda para probar si el comportamiento de diferentes frugívoros está de acuerdo a modelos teóricos de forrajeo (Charnov 1976), que tienen en cuenta la cantidad residual de frutos en un parche de alimentación. Otro factor que puede tener una fuerte influencia es la ubicación de otras plantas fructificadas (Larson 1996). En el caso de *H. fissanthera* en el Parque Tinigua, los árboles de esta especie se encuentran agrupados en zonas de suelos inestables con pendientes fuertes y muchas veces para los dispersores, varios árboles de esta especie pueden realmente hacer el papel de un solo parche de alimentación, lo cual tiene repercusión bajo consideraciones de la teoría de forrajeo. Finalmente, el papel de agresiones interespecíficas parece tener un efecto importante en los tiempos de visita. Por ejemplo,

varias de las visitas observadas por aves finalizaban con un comportamiento agresivo por parte de otra especie y no era común observar aves en los árboles focales cuando éstos estaban siendo visitados por primates. Es posible que estas interacciones influyan de manera indirecta, reduciendo los tiempos de visita, que siempre para los primates y en la mayor parte de los casos para las aves, fueron muy cortos (en promedio 2.72 min), lo que posiblemente podría evitar defecación de semillas debajo de los parentales.

Se concluye que muchos de los factores que se han observado afectando el tiempo de duración de animales en árboles en fruto no resultaron tener un efecto importante en el caso de *H. fissanthera* en el Parque Tinigua ya que el tiempo de visita a los árboles en fruto está determinado por múltiples y simultáneos factores, entre los cuales es muy difícil discernir, más aún en sistemas tan complejos como los bosques tropicales. Además otros factores deben ser tenidos en cuenta en estudios que intenten explicar la duración de la visita por animales dispersores, como la disponibilidad de frutos en el árbol, la distribución de los árboles fructificados en el espacio y el efecto de agresiones intraespecíficas. Igualmente, sugiere tener prudencia en el momento de hacer generalizaciones acerca de procesos ecológicos en los complejos bosques tropicales.

AGRADECIMIENTOS

Primero queremos agradecer al Convenio Japón-Colombia para el Estudio Cooperativo de Primates de las Universidades de Los Andes y Myiagi, al igual que a la Unidad de Parques del Ministerio del Medio Ambiente, por permitirnos realizar investigaciones en el CIEM, PNN Tinigua. Al Dr. Charles Janson y al Profesor Carlos Mejía por sus útiles comentarios. También queremos agradecer a los participantes del Curso Técnicas de Campo de la Universidad de Los Andes (julio 1998) por su colaboración en la toma de datos y por la agradable convivencia. Por último, gracias especiales a Ramiro Montealegre y Carlos Andrés García por su ayuda en la realización de este curso.

LITERATURA CITADA

- AHUMADA, J.A., STEVENSON, P.R. & QUINONES, M.J. 1998. Ecological response of spider monkeys to temporal variation in fruit abundance: The importance of flooded forest as a keystone habitat. *Primate Conservation*, 18: 10-14.
- ANDRESEN, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, 31: 145-158.
- 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.
- CASTELLANOS, M.C., ESCOBAR, F. & STEVENSON, P.R. 1999. Dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) attracted to woolly monkey (*Lagothrix lagothricha* Humboldt) dung at Tinigua National Park, Colombia. *The Coleopterists Bulletin*, 53: 155-159.
- CHAPMAN, C. 1988. Patch Use and Patch Depletion By the Spider and Howling Monkeys of Santa-Rosa National-Park, Costa-Rica. *Behaviour*, 105: 99-116.
- CHARNOV, E.L. 1976. Optimal Foraging, Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology*, 9: 129-136.
- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1984. Spacing Dynamics of a Tropical Rain-Forest Tree - Evaluation of the Janzen-Connell Model. *American Naturalist*, 124: 769-788.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: den Boer, P.J & Gradwell, G.R. (eds.) Dynamics of populations, Wageningen:Pudoc . 298-312 pp.
- DUNNING, J.B. (ed.). 1993. CRC Handbook of avian body masses. CRC Press, Boca Raton.

- ESTRADA, A. & COATESESTRADA, R. 1991. Howler Monkeys (*Alouatta-Palliata*), Dung Beetles (Scarabaeidae) and Seed Dispersal - Ecological Interactions in the Tropical Rain-Forest of Los-Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 459-474.
- FOSTER, S.A. & JANSON, CH. 1985. The Relationship Between Seed Size and Establishment Conditions in Tropical Woody-Plants. *Ecology*, 66: 773-780.
- HILTY, S.L. & BROWN, W.L. 1986. Birds of Colombia. Princeton University Press, USA.
- HOWE, H.F. 1979. Fear and frugivory. *American Naturalist*, 114: 925-931.
- HOWE, H.F. 1993. Specialized and Generalized Dispersal Systems - Where Does the Paradigm Stand. *Vegetatio*, 108: 3-13.
- HOWE, H.F. & EASTBOOK, G.F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist*, 111: 817-832.
- ISLER, M.L., ISLER, P.R. & PARKER, T.A. 1999. The Tanagers: Natural history, distribution and identification. Smithsonian Institution Press. USA
- JANSON, CH. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science*, 219: 187-189.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501-528.
- KIMURA, K., NISHIMURA, A., IZAWA, K. & MEJIA, C.A. 1995. Annual changes of rainfall and temperature in the tropical seasonal forest at La Macarena Field Station Colombia. *Field Studies of New World Monkeys. La Macarena, Colombia*, 9: 1-3.
- LARSON, D.L. 1996. Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: The plant's perspective. *Oikos*, 76: 113-120.
- ONIKI, Y. & WILLIS, E. 1991. Morphometrics, molt, cloacal temperatures and ectoparasites in Colombian Birds. *Caldasia*, 16:519-524.
- PRATT, T.K. & STILES, E.W. 1983. How Long Fruit-Eating Birds Stay in the Plants Where They Feed - Implications For Seed Dispersal. *American Naturalist*, 122: 797-805.
- ROWE, N. 1996. The pictorial guide to the living primates. Pogonias Press. East Hampton, NY. USA
- SHEPHERD, V.E. & CHAPMAN, C.A. 1998. Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 199-215.
- STEVENSON, P.R., QUINONES, M.J. & AHUMADA, J.A. 1994. Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at La Macarena, Colombia. *American Journal of Primatology*, 32: 123-140.
- STEVENSON, P.R., QUINONES, M.J. & AHUMADA, J.A. 1999. Influence of fruit availability on ecological overlap among four Neotropical primates at Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*, in press.
- STEVENSON, P.R., QUINONES, M.J. & CASTELLANOS, M.C. 2000. Guía de Frutos de los Bosques del Río Duda, La Macarena, Colombia. Asociación para la Defensa de La Macarena - IUCN (Netherlands). Santafe de Bogotá.
- WINKLER, H. CHRISTIE D.A & NURNEY, D. 1995. Woodpeckers: An identification guide to the woodpeckers of the world. Houghton Mifflin Company, Boston and New York.

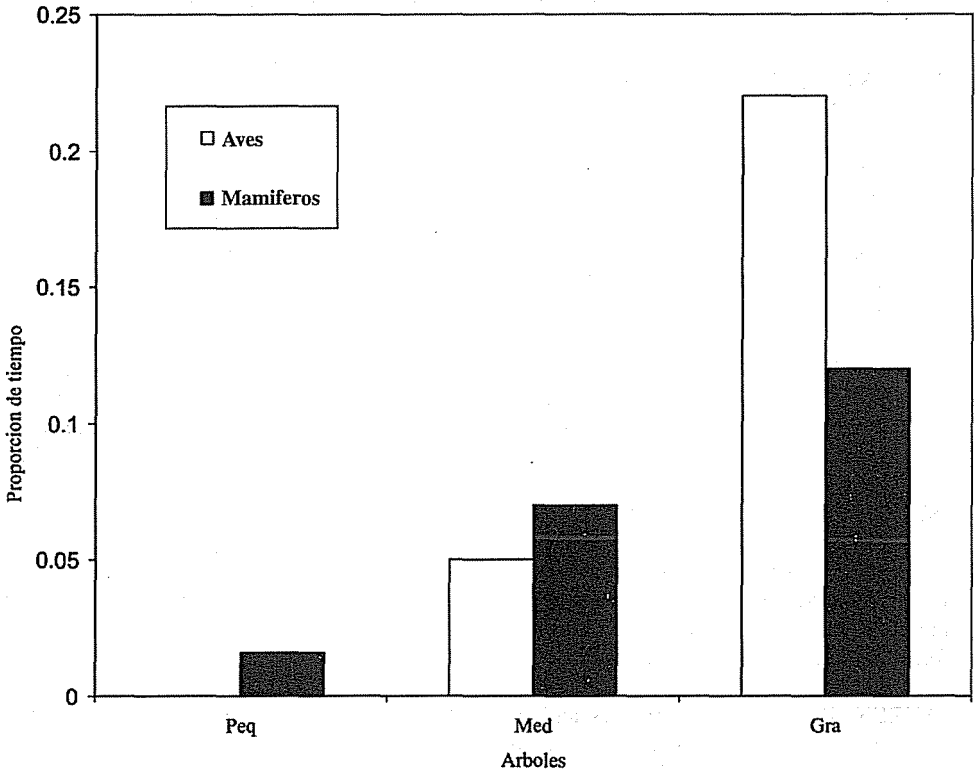


FIGURA 1. Proporción del tiempo de muestreo en tres árboles de *Henriettella fissanthera* de diferentes tamaños, en el cual se observaron animales dispersores de diferentes especies.

Especie	Peso (g) corporalSD	No Visitas	Promedio Visita	SD Visita	Media Tasas	SD Tasas	N tasas tomadas	Total Visitas	Frutos tomados	Estimación de los frutos tomados
MAMÍFEROS (40.4%)					en 30"					6416.8
<i>Cebus apella</i>	5000.0	6	4.5	2.7	8.3	4.7	12	27	448.2	
<i>Lagothrix lagothricha</i>	10000.0	29	8.4	6.4	12.2	5.5	54	244	5953.6	
<i>Ateles belzebuth</i>	12500.0	1	3.0		2.5	2.1	2	3	15.0	
AVES (59.5%)					en 10"					9449.6
<i>Columba subvinaea</i>	180.0	5	17.6	12.6	2.3	1.0	8	88	1214.4	
<i>Pteroglossus flavirostris</i>	135.0	7	3.0	2.2	3.8	2.1	6	21	478.8	
<i>Capito niger</i>	44.0	7	6.6	4.4	2.1	2.6	16	46	694.0	
<i>Celeus grammicus*</i>	87.0	1	3.0					3	49.0	
<i>Melanerpes cruentatus*</i>	59.0	3	4.7	0.6				14	228.5	
<i>Myrmotherula axillaris*</i>	8.4	2	2.5					5	81.6	
<i>Pipra erithrocephala</i>	12.8	6	1.8	1.3	0.5	0.6	4	11	33.0	
<i>Machaeropterus regulus</i>	9.4	15	4.5	4.9	3.0	1.0	3	68	1224.0	
<i>Porphyrolaema porphyrolaema*</i>	60.0	1	2.0					2	32.6	
<i>Turdus cf. Ignobilis</i>	68.0	7	3.0	1.2	3.8	1.7	4	21	478.8	
<i>Turdus albicollis*</i>	68.0	1	2.0					2	32.6	
<i>Turdus sp*</i>		3	3.0	1.0				9	146.9	
<i>Dacnis lineata*</i>	11.0	1	3.0					3	49.0	
<i>Dacnis cayana*</i>	13.0	4	4	2.1				16	261.1	
<i>Chlorophanes spiza</i>	19.0	1	7.0		7.0	7.0	1	7	32.6	
<i>Hemithraupis flavicollis*</i>	13.0	2	3.5	2.1				7	114.2	
<i>Cyanerpes caeruleus</i>	12.0	30	2.9	1.8	2.3	3.2	4	86	1186.8	
<i>Tangara schrankii*</i>	19.0	1	2.0					2	32.6	
<i>Tachyphonus surinamus</i>	23.0	14	2.6	1.5	4.8	4.9	4	36	1036.8	
<i>Euphonia lanirostris*</i>	15.0	10	5.7	5.5	10			57	932.6	
<i>Euphonia minuta*</i>	10.0	2	1.0	0.0				2	32.6	
<i>Aves indeterminadas</i>		23	2.9					66	1077.1	
Total de Frutos ingeridos										15866.4

TABLA 1. Lista de las especies animales que fueron observadas removiendo semillas de árboles de *Henriettella fissanthera* en el Parque Tinigua, Colombia.

* = Especies para las cuales no se tienen datos de tasas tomadas. En negrilla se distinguen aquellas especies para las cuales se tienen menos de tres visitas.

Especie	Coloración	Dieta
MAMIFEROS		
<i>Cebus apella</i>	C	F
<i>Lagothrix lagothricha</i>	C	F
<i>Ateles belzebuth</i>	C	F
AVES		
<i>Columba subvinacea</i>	C	F
<i>Pteroglossus flavirostris</i>	NC	F
<i>Capito niger punctatus</i>	NC	NF
<i>Celeus grammicus</i>	NC	NF
<i>Melanerpes cruentatus</i>	NC	NF
<i>Myrmotherula axillaris</i>		NF
<i>Pipra erithrocephala</i>		F
<i>Machaeropterus regulus</i>		F
<i>Porphyrolaema porphyrolaema</i>		F
<i>Turdus cf. ignobilis</i>	C	NF
<i>Turdus albicollis</i>	C	NF
<i>Turdus sp</i>	C	NF
<i>Dacnis lineata</i>		NF
<i>Dacnis cayana</i>		NF
<i>Chlorophanes spiza</i>		NF
<i>Hemithraupis flavicollis</i>		F
<i>Cyanerpes caeruleus</i>		NF
<i>Tangara schrankii</i>	NC	F
<i>Tachyphonus surinamus</i>		F
<i>Euphonia laniirostris</i>		F
<i>Euphonia minuta</i>		F

TABLA 2: Especies según su nivel críptico y su tipo de dieta
 C= Críptico, NC= No críptico, F= Frugívoro, NF= No frugívoro
 No aparecen datos de nivel críptico para especies con dimorfismo sexual.