

UNIVERSITAS SCIENTIARUM

REVISTA DE LA FACULTAD DE CIENCIAS

Volumen 4 N° 2, Julio-Diciembre de 1997

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA





DISPERSIÓN DIFERENCIAL DE SEMILLAS DE HOBOS (SPONDIAS SPP.) POR MICOS CHURUCOS (LAGOTHRIX LAGOTHRICA) Y SU RELACIÓN CON LA MORFOLOGÍA DE LOS FRUTOS

Pablo R. Stevenson¹, María Clara Castellanos² y Juan Carlos Orrantía³

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

² Department of Ecology and Evolution, New York State University at Stony Brook, Stony Brook, New York 11794-4364. E-mail: mcastel@life.bio.sunysb.edu

³ Departamento de Antropología, Universidad de Los Andes, Cra. 1 - 18^a-70 Bogotá

RESUMEN

Se determinó la tasa de dispersión de semillas de dos especies de hobos (*Spondias mombin* y *S. venulosa*) por parte de micos churucos (*Lagothrix lagothricha*) en el Parque Tinigua, Colombia. Por medio de muestreos sobre individuos focales, se estableció que durante un ciclo anual los churucos dispersan con más frecuencia las semillas de *S. mombin* que las de *S. venulosa* (11.2 vs. 0.4 semillas por hora de consumo, respectivamente). Se realizó un análisis morfológico de frutos, buscando evidencia de que estas diferencias en la dispersión estuvieran relacionadas a la forma de frutos y semillas, usando un muestreo de 587 semillas y 65 frutos enteros de un total de 23 árboles. Encontramos diferencias entre especies en el ancho de las semillas, de acuerdo a los patrones esperados, siendo las semillas de *S. mombin* menos anchas en promedio que las de *S. venulosa*. Adicionalmente, una muestra de las semillas dispersadas indicó que en promedio las semillas dispersadas por los micos son de menor tamaño que las que se encuentran disponibles en el bosque. Las diferencias morfológicas entre las dos especies de hobos no parecen representar simplemente diferencias alométricas. Las diferencias entre especies fueron menores a las encontradas entre árboles de las dos especies, lo que sugiere un alto componente hereditario en las variables morfológicas tenidas en cuenta. Es posible entonces que los churucos estén ejerciendo una presión de selección sobre la morfología de los frutos dentro de cada especie. Además, por la dispersión diferencial, pueden estar afectando las densidades poblacionales de estas plantas, pero más trabajos sobre el éxito reproductivo de las semillas dispersadas por los churucos y por otras especies de animales son necesarios para asegurar estas conclusiones.

Palabras clave: dispersión de semillas, *Lagothrix lagothricha*, morfología de frutos, Parque Nacional Tinigua - Colombia, *Spondias* spp.

ABSTRACT

We determined the seed dispersal rate of two species of *Spondias* (*S. mombin* and *S. venulosa*) by woolly monkeys at Tinigua National Park, Colombia. Focal sampling was used to quantify the dispersal patterns during one year. Woolly monkeys disperse seeds of *S. mombin* more frequently than seeds of *S. venulosa* (11.2 vs. 0.4 seeds per hour of fruit consumption). In order to find out if differences in shape were correlated with the differences in dispersal rates of the two species of seeds, we compared several morphological features of a sample of 587 seeds and 65 whole fruits, belonging to a total of 23 individual

trees. As expected, seed width was different in the two species; on average, seeds of *S. venulosa* were wider than *S. mombin* seeds. Additionally, a sample of seeds collected from the monkey's feces indicated that, on average, seeds dispersed by the monkeys are smaller than those available in the forest. The morphological differences between the fruits and seeds of the two species of *Spondias* are not likely to be due to allometric relationships. The interspecific variation was smaller than that found between trees of the same species, suggesting a high heritable component in the morphological characteristics analyzed. Then, it is possible that woolly monkeys in this community put a significant selective pressure on the fruit morphology of *Spondias* species. Given their dispersal patterns, probably they are affecting also the population densities of the plants. Further work on the effect of woolly monkeys and other dispersal agents on the reproductive success of the dispersed seeds is necessary to confirm our interpretations.

INTRODUCCIÓN

Existen dos hipótesis principales para explicar la importancia de la dispersión de semillas. Según la hipótesis del escape, las semillas que son removidas de los entornos del árbol parental tienen una mayor probabilidad de supervivencia que aquellas que caen debajo de su copa (Janzen 1970, Connell 1971). Esto se postula dado que las semillas removidas no sufren tanta depredación por parte de organismos que las atacan debajo del árbol parental, donde son más fáciles de localizar y cosechar debido a sus altas densidades. Además, las semillas que logran alejarse del parental suelen sufrir menos competencia entre plántulas conespecíficas. A pesar de que la importancia del escape de semillas de la copa del árbol parental se ha comprobado para muchas especies tropicales (Clark & Clark 1984), no es evidente que las semillas que caen debajo del árbol parental estén predestinadas a morir, especialmente en plantas que producen semillas grandes (ej. DeStevens & Putz 1984, Terborgh *et al.* 1993). Por otra parte, la hipótesis de colonización indica que las semillas de ciertas especies vegetales necesitan lugares particulares (como claros en el bosque) para poder germinar y desarrollarse (Howe & Smallwood 1982), y mediante la dispersión estas plantas aumentan la probabilidad de que las semillas lleguen a estos sitios.

Considerando las ventajas potenciales de la dispersión, la gran mayoría de las plantas invierten energía en estructuras que ayuden a la movilización de las semillas (Ridley 1930, van der Pijl 1957). Este es el caso de la pulpa de los frutos, que es rica en carbohidratos y agua o a veces

lípidos para así atraer animales frugívoros que realicen la dispersión (McKey 1975). Se ha postulado que frutos con ciertas características puedan atraer un determinado tipo de dispersores (Howe 1993). Estudios realizados con aves han evidenciado discriminación entre frutos basada en ciertas características que incluyen tamaño, color, fenología, valor nutricional, accesibilidad y madurez (Mazer & Wheelwright 1993). También se ha propuesto que en bosques neotropicales la mayoría de las especies de plantas que producen frutos carnosos se pueden agrupar en dos tipos de acuerdo a si son dispersadas por aves o por primates (Janson 1983). Los frutos pequeños, de colores contrastantes (rojo, rosado, blanco, negro, púrpura o mixto) y sin cubierta protectora son dispersados por aves; en cambio, los dispersados por primates son grandes, con cubierta protectora y menos vistosos (marrón, naranja, amarillo o verde). Aunque es posible que las características de los frutos hayan evolucionado a la par con las de los animales dispersores, la mayoría de los argumentos propuestos sugieren que se trata más de una coevolución difusa entre plantas y dispersores (Herrera 1985). Parte de la evidencia para descartar una evolución muy estrecha entre un par de especies de planta y animal es que las características morfológicas de los frutos parecen ser muy poco plásticas y cambian poco en el tiempo evolutivo (Herrera 1985, 1986).

Se ha reportado que el tamaño de las semillas de las plantas en bosques tropicales está relacionado con sus condiciones de establecimiento (Foster & Janson 1985). Semillas más grandes pueden tener más reservas que faciliten el desarrollo a las plántulas en condiciones de poca luz en el suelo

del bosque, mientras que semillas de especies que necesitan mucha luz para su desarrollo suelen ser más pequeñas. Por otra parte, semillas muy grandes tienen menos posibilidades de ser dispersadas. Varios estudios han reportado preferencia de semillas pequeñas por parte de aves (Howe & Vande Kerckhov 1980, Wheelwright 1993). Las semillas son ingeridas por los dispersores solamente para conseguir los beneficios que otorga la pulpa; muchas semillas o semillas muy grandes podrían ser un peso innecesario dentro del cuerpo del animal. El consumo de semillas no aporta entonces ningún beneficio directo, pero en términos de eficiencia de forrajeo, la pulpa es generalmente difícil de separar de las semillas. Por ejemplo, se sabe que los micos del viejo mundo dispersan con menos frecuencia semillas de gran tamaño que los monos neotropicales (Chapman 1995), en parte debido a que usan las bolsas de las mejillas para almacenar frutos y procesarlos luego de la visita al árbol frutal, descartando las semillas grandes. En general, es poco lo que se conoce sobre el efecto selectivo de los dispersores en las características de los frutos, principalmente porque se sabe muy poco sobre la selección de distintos tipos de frutos en condiciones naturales y las posibilidades de evolución de las características que ellos prefieren (véase Jordano 1995).

El hobo amarillo (*Spondias mombin*) se encuentra ampliamente distribuido por todos los bosques bajos del trópico americano (Croat 1978), pero aún no se conoce bien la distribución geográfica de *Spondias venulosa*. Aunque existe bastante variación en tamaño y color de los frutos en este género de plantas, los frutos de las dos especies incluidas en este estudio son relativamente similares, de color amarillo y con un pireno generalmente de más de 1 cm. (véase Bora *et al.* 1991). Este tamaño previene la dispersión por la gran mayoría de aves frugívoras. En general, las especies de hobos se caracterizan por tener una pulpa ácida, rica en azúcares reductoras y agua (ej.: Narain *et al.* 1992). Las semillas son dispersadas principalmente por mamíferos (Mandujano *et al.* 1994, Stevenson *et al.* en prep., Solano y Vargas com. pers.), incluyendo primates grandes (Atelinae), venados y dantas. Para los hobos, hay evidencias de que existen ventajas relacionadas con la dispersión; dado que una gran variedad de

hongos puede afectar las semillas (Faid 1995), las semillas dispersadas tienen mayores éxitos de germinación que endocarpos no dispersados (Mandujano *et al.* 1994) y semillas individuales tienen mayores probabilidades de supervivencia que semillas en agrupaciones (Hammond 1995).

El objetivo de este estudio fue cuantificar las tasas de dispersión de semillas (semillas dispersadas/tiempo de consumo de frutos) de dos especies de hobos (*Spondias mombin* y *Spondias venulosa*) por micos churucos y relacionar los resultados con la morfología de los frutos. Particularmente, se buscó responder a las siguientes preguntas:

1. ¿Existen diferencias en las tasas de dispersión de las dos especies?,
2. ¿Dispersan los churucos semillas más pequeñas a las disponibles en el bosque?
3. ¿Hay diferencias entre la morfología del fruto y la semilla entre las dos especies de hobos?
4. ¿Se deben estas diferencias a cambios alométricos?
5. ¿Existen diferencias entre individuos de la misma especie para estas variables morfométricas?
6. ¿Están estas diferencias de acuerdo con la efectividad de dispersión de las semillas por los churucos?

Hay dos prerequisites esenciales para que los dispersores ejerzan presiones de selección sobre la morfología de los frutos de hobo que repercutan en cambios evolutivos. Primero, que dispersen un tipo particular de semillas. En este caso, por ejemplo, se encontrarían diferencias en las dimensiones de las semillas que se producen en el bosque y las que ellos dispersan. Si el tamaño de las semillas (particularmente el ancho, dado que la forma de éstas es básicamente elipsoidal) es un limitante para que los churucos las puedan ingerir, se esperaría que las semillas más pequeñas sean más frecuentemente dispersadas que las semillas grandes. Por otra parte, es necesario que las variables morfológicas de los frutos tengan

algún componente hereditario. Idealmente, esto se podría revisar a partir de las regresiones entre las dimensiones de semillas de parentales y sus descendientes (ej.: Wheelwright 1993), pero dado que esto toma mucho tiempo para especies arbóreas, en corto plazo sólo se puede esperar poca variación entre los diferentes frutos producidos por un mismo árbol.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La presente investigación se llevó a cabo en el Centro de Investigaciones Ecológicas La Macarena (CIEM). Este está ubicado en un bosque húmedo tropical, a 350-400m de altitud, 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. Para el área de estudio se distinguen 4 tipos de bosque: bosque maduro, bosque abierto degradado, bosque inundable y bosque ripario (Stevenson *et al.* 1994).

Dos especies de hobo están presentes en la zona, principalmente en bosques maduros. *Spondias mombin* L. produce frutos desde mayo hasta julio (ej.: Stevenson 1992), mientras que *S. venulosa* Mart. ex Engl. lo hace desde julio hasta septiembre. En algunos años puede presentarse sobreposición en la época de cosecha en julio, pero ese no fue el caso para el año en el que tomamos los datos de este trabajo. Correa y Bernal (1989) y Cavalante (1972) describen dentro de los usos potenciales de estas especies, el consumo humano —tanto del fruto y su corteza como de bebidas que se extraen del mismo— y usos medicinales de su corteza, raíces y hojas (antivirales, vermífugos, etc.). Asimismo, su madera es utilizada para la fabricación de ciertos artefactos. En la zona de estudio protuberancias de la corteza de *Spondias mombin* son usadas para tallar artesanías.

Dispersión de semillas

Se siguieron individuos focales de *Lagothrix lagothricha* durante 60 horas al mes durante un año (septiembre 1996 - julio 1997). Durante los muestreos se registró continuamente el número de minutos que los animales focales permanecieron comiendo en árboles de las dos especies. Se tomaron tasas de alimentación para las dos especies, como el número de frutos manipulados por el individuo focal en períodos de medio minuto. Además, se intentaron coleccionar todas las deposiciones que el mico focal hiciera durante los períodos de muestreo. Las muestras fueron colectadas y lavadas para cuantificar el número de semillas dispersadas.

Una muestra de 32 semillas dispersadas de *S. mombin* fue secada a temperatura constante como una medida higiénica para determinar su tamaño. Esta muestra se comparó con las semillas recogidas bajo los árboles parentales, sabiendo que hay una regresión altamente significativa entre el peso seco de semillas y su ancho ($r=0.9$, $n=8$), que es el principal limitante determinando la capacidad de ingestión por parte de los micos.

Morfología de frutos y semillas

Se seleccionaron 23 árboles de *Spondias mombin* y *Spondias venulosa*, la mayoría de los cuales fueron visitados por los animales focales para consumir frutos. Se recogieron directamente del suelo frutos y semillas caídos recientemente en el área correspondiente al área de la copa. El número de frutos recogidos osciló entre 15 y 64 por árbol. Algunos frutos intactos fueron seleccionados para medir su peso y la longitud y ancho del fruto y de la semilla. Todas las medidas de longitud se hicieron con un calibrador de precisión de 0.01 cm y el peso en una balanza electrónica Ohaus con precisión de 0.01 g. A todos los frutos se les removió totalmente la pulpa y las semillas fueron secadas a temperatura menor de 100°C en un horno hasta que alcanzaran pesos estables; la duración de las semillas entre el horno era de 24 h aproximadamente. Una vez secas, las semillas fueron medidas nuevamente (largo, ancho y peso). Este procedimiento fue realizado para permitir

comparaciones con las semillas dispersadas por los churucos.

Análisis estadísticos

Inicialmente se realizaron tests no paramétricos de Mann-Whitney para comparar cada una de las variables morfológicas entre las dos especies. Luego, los datos de ancho, longitud, peso de frutos y semillas, al igual que la relación de peso entre pulpa y semilla (en fresco) se transformaron logarítmicamente para lograr homogeneidad de varianzas. Se realizaron entonces análisis de varianza encajados (Nested ANOVA, Sokal & Rohlf 1995) tomando las especies de plantas como el primer criterio de agrupamiento y los diferentes árboles estudiados como segundos bloques. También se realizaron pruebas de Mann-Whitney usando los promedios de cada árbol para todas las variables y así evitar la falta de independencia entre los datos de un solo individuo. Igualmente, este test se usó para la determinación de diferencias entre las semillas dispersadas por los churucos y las recogidas directamente de los árboles parentales. En este caso se comparó el peso de las semillas recogidas de cada árbol parental y los de las semillas dispersadas por los churucos.

RESULTADOS

Consumo y dispersión de semillas

Durante el año de estudio se observó mayor consumo de *S. mombin* (397 min.) que de *S. venulosa* (164 min). De la primera especie se recolectaron 74 semillas dispersadas por los churucos, mientras que sólo una de la segunda fue colectada. Estas semillas fueron recogidas de 45 diferentes muestras fecales lo que indica que en general hay una (60%) o dos semillas (31%) por deposición y muy pocas con más de tres semillas (<9%). Estos resultados indican grandes diferencias en cuanto a la tasa de dispersión para las dos especies, siendo *S. mombin* más dispersada que *S. venulosa* (11.2 vs. 0.4 semillas/min de consumo, respectivamente). En contraste, las tasas de manipulación de los frutos de ambas especies durante períodos de medio minuto, son similares (*S. mombin*: media=1.44±0.72 sd. N=9 y *S. venulosa*: media=1.45±0.99 sd. N=29). La ma-

yor cantidad de las semillas manipuladas no son ingeridas, en ninguna de las dos especies.

Comparación entre semillas dispersadas y semillas disponibles

Se encontraron diferencias significativas entre los pesos secos de las semillas dispersadas y los de las semillas recogidas directamente del bosque (U=407.5, $p < 0.001$), debido a que los micos dispersan semillas que en promedio son más pequeñas que las encontradas en el bosque (figura 1).

Diferencias morfológicas entre especies

De acuerdo a los análisis no paramétricos, se encontraron diferencias para la mayoría de las variables morfológicas registradas (tabla 1). Aunque los frutos y las semillas de *S. mombin* tienden a ser más largos que los de *S. venulosa*, el patrón inverso se encuentra al comparar el ancho de las semillas. Las mayores diferencias se encontraron para el ancho de la semilla, dado que *S. mombin* tiende a tener semillas menos anchas que las de *S. venulosa*. No se encontraron diferencias entre especies en los pesos de los frutos, ni para los pesos de las semillas tanto secas como frescas.

En contraste, al controlar la variación entre individuos, los análisis de varianza encajados indicaron diferencias significativas para todas las variables morfológicas entre distintos árboles ($F > 3.9$, $p < 0.05$). Estas diferencias son mucho más grandes (explican entre el 23% y el 70% de la varianza) que las diferencias entre especies (0-3%). De hecho, en este análisis ninguna de las variables morfológicas muestra diferencias significativas entre especies; aunque, en cuanto al ancho de las semillas esta diferencia está cercana al límite de significancia ($F = 3.64$, $p = 0.07$), sugiriendo, como ya se mencionó, semillas más anchas para *S. venulosa*. De manera similar el análisis no paramétrico detectó diferencias significativas en el ancho de los frutos de las dos especies de hobos (U=39.0, $p = 0.04$) cuando se realizaron los cálculos únicamente a partir del promedio de cada árbol para asegurar independencia de los datos.

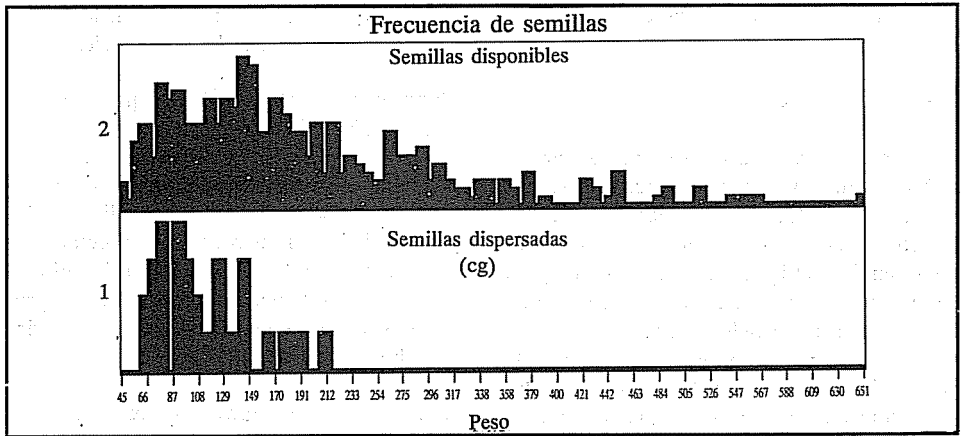


FIGURA 1. Comparación entre el tamaño de las semillas (peso seco en centigramos) que se encontraron disponibles en el bosque y las que son dispersadas por los micos churucos en el Parque Nacional Tinigua. Los ejes 1 y 2 presentan la misma escala

DISCUSIÓN

Herrera (1992) presentó un análisis de variación interespecífica en la forma de los frutos dispersados por animales en la península Ibérica. Sus resultados indican que la variación observada no corresponde a lo que se esperaría de acuerdo a que estos frutos estén adaptados para ser dispersados por distintos tipos de animales (aves vs. mamíferos). Por el contrario, la variación en la forma del fruto fue congruente con lo que se podría esperar si los cambios se deben a correlaciones alométricas, donde cambios en formas están limitados fuertemente a cambios en tamaño, manteniendo las proporciones de los frutos. Los resultados de nuestro trabajo no están totalmente de acuerdo con esta teoría. Las dos especies de hobos, cuya historia evolutiva independiente es muy corta, presentan diferencias significativas en el ancho de las semillas. En contraste, el largo de las semillas tiende a mostrar diferencias en el sentido contrario al que predecirían cambios alométricos proporcionales (manteniendo la forma), pero que no son estadísticamente significativos (tabla 1). De hecho, nuestra impresión es que las dos especies difieren en la forma de las semillas, presentando *S. mombin* semillas predominantemente obovoides mientras que las de *S. venulosa* son en general más elipsoidales. Es necesario tomar más medidas para confirmar estas observaciones.

Nuestros datos comprueban que los micos churucos dispersan semillas que en promedio son más pequeñas que las que en promedio se producen en el bosque. Esta diferencia implica que los micos están ejerciendo una selección por semillas pequeñas para ser dispersadas, que está de acuerdo a las propuestas de Howe y Richter (1982), quienes indicaron que plantas con semillas grandes pueden producir plántulas más competitivas, pero pueden tener menos éxito en su dispersión. Las diferencias relativamente consistentes en el ancho de las semillas entre las dos especies de hobos apoya la predicción de que las semillas de *S. venulosa* sean menos frecuentemente dispersadas que las de *S. mombin*, dado que hay un limitante en el tamaño de las semillas que son dispersadas. No descartamos que existan otros factores que puedan explicar la dispersión diferencial de las dos especies de hobos, y sería interesante verificar la constancia de este patrón de dispersión en diferentes años.

Las grandes diferencias morfológicas de los frutos encontradas entre distintos individuos sugieren que hay un componente hereditario determinándolas. Aunque es posible que la gran homogeneidad en las características morfológicas de cada individuo tenga también un componente materno o ambiental, es bien probable que una parte significativa de la variación sea heredable.

Especie	Spondias mombin		Spondias venulosa	
	Promedio (\pm SD)	N	Promedio (\pm SD)	N
Material fresco				
Ancho fruto (cm.)	2.27 (0.29)	25	2.28 (0.23)	41
Largo fruto (cm.)*	3.05 (0.50)		2.69 (0.33)	
Peso fruto (g.)	8.34 (3.17)		7.38 (1.74)	
Pulpa/semilla (peso en g.)*	1.73 (0.41)		1.48 (0.44)	
Ancho semilla (cm.)*	1.64 (0.27)		1.76 (0.19)	
Largo semilla (cm.)*	2.51 (0.47)		2.24 (0.33)	
Peso semilla (g.)	3.13 (1.34)		3.06 (0.93)	
Material seco				
Ancho semilla (cm.)**	1.56 (0.23)	377	1.73 (0.26)	210
Largo semilla (cm.)**	2.29 (0.37)		2.16 (0.36)	
Peso semilla (g.)	1.88 (1.07)		1.73 (0.94)	

* $p < 0.05$ ** $p < 0.001$

Tabla 1. Comparación entre los promedios de las variables morfológicas de dos especies de hobos en el Parque Tinigua, Colombia

Es improbable que los 23 árboles analizados se hayan encontrado en condiciones microambientales únicas que puedan canalizar los resultados para cada individuo. De hecho la comparación entre los frutos de dos grandes árboles de *S. mombin* separados por sólo unos 20 metros y posiblemente en condiciones muy similares, indicó diferencias significativas para todas las variables morfométricas (Mann-Whitney tests $p < 0.01$). Además, hay algunas evidencias de que no hay un gran componente materno. Por ejemplo, se podría pensar que diferentes árboles produzcan unas semillas más grandes cuando cuentan con más energía. Sin embargo, en el ejemplo anterior el árbol más grande (posiblemente con mayor capacidad de captar energía) produjo los frutos de menor tamaño. Por otra parte, para estas especies de hobos no se espera mucha variabilidad en la cantidad de energía invertida en cada cosecha, dado que producen cosechas todos los años (Stevenson *et al.*, en prep.). Por último, nuestras observaciones cualitativas también indican que los patrones en las diferencias de tamaño para cada árbol se mantienen en distintos años. Si como sugieren estas evidencias y los estudios de otros autores (Hulme 1971, Burley & Styles 1976, Harper *et al.* 1970, 1977, Wheelwright 1993),

los factores que determinan la morfología de los frutos tienen un alto componente hereditario, es factible que estas características puedan ser seleccionadas por los frugívoros dispersores. Las diferencias en los patrones de dispersión de las especies de hobos indican que los micos churucos, *Lagothrix lagothricha*, ejercen una presión direccional sobre las características morfológicas de los frutos de ambas especies, al estar dispersando semillas pequeñas. Resultados similares se han encontrado en trabajos de dispersión de semillas por aves (Howe & Vander Kerckhove 1980, Wheelwright 1993).

El potencial de selección por parte de los churucos sobre las poblaciones de hobos de la zona del Parque Tinigua se ve realizado porque ambas especies de hobos están entre las diez principales especies de plantas consumidas en varios años de muestreo (Stevenson 1992, Stevenson *et al.* 1994 y Stevenson *et al.* en prep.). Por otra parte, los churucos presentan las mayores densidades poblacionales de primates y en general de frugívoros en esta zona (Stevenson 1996). Estos factores están directamente relacionados con la eficiencia de la dispersión en términos cuantitativos. Además, la calidad de la dispersión parece

ser alta, dado que la mayoría de las deposiciones contienen sólo una o dos semillas de la misma especie (60% y 31% resp.). Esto posiblemente representa una ventaja dado que las semillas de hobo tienen mayor probabilidad de supervivencia cuando no se encuentran agregadas (Hammond 1995).

Es importante determinar a largo plazo si las semillas que dispersaron los micos tienen más éxito reproductivo que las que caen debajo de los parentales o que son dispersadas por otros medios. En este mismo lugar de estudio se ha encontrado que las dantas (*Tapirus terrestris*) son dispersoras secundarias de las semillas de hobo (Solano & Vargas, en prep.). Por lo tanto, son necesarios más estudios que demuestren cuáles semillas tiene mayor potencial reproductivo antes de poder aseverar el posible papel de los primates. Por ejemplo, si las dantas comen los frutos grandes que son parcialmente consumidos por los micos y luego llevan las semillas a lugares más adecuados para el desarrollo de las plantas, se ejercería una presión de selección hacia los frutos y semillas más grandes. Incluso en este mismo escenario el comportamiento de los micos puede estar originando presiones de selección opuestas sobre las dimensiones de las semillas. Esta idea concuerda con las recientes discusiones sobre el papel ambiguo que pueden tener los dispersores en la evolución de las características frutales de las plantas (ej.: Garber & Lambert 1998).

AGRADECIMIENTOS

Primero queremos agradecer a quienes más nos han consentido: Olga Díaz de Stevenson, José Stevenson, María Victoria de Castellanos y Hugo Castellanos. Además agradecemos al Convenio Japón - Colombia para el "Estudio cooperativo de primates de las Universidades de Los Andes y Myiagi", al profesor Carlos Mejía, 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 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 morfológicos y por la agradable convivencia, y especialmente a Ramiro Montealegre y Carlos Andrés García.

LITERATURA CITADA

BORA, P.S.; NARAIN, N.; HOLSCHUH, H.J. & VASCONCELOS, M.A.D. 1991. Changes in physical and chemical composition during maturation of Yellow Mombin (*Spondias mombin*) fruits. *Food Chemistry* 41: 341-348.

BURLY, J. & STYLES, B.T. 1976. Tropical trees: variation, breeding and conservation, Academic Press, Londres, Reino Unido.

CAVALANTE, P. 1972. Frutas comestíves da Amazônia, vol. I. Ed. Aulsas, Belén, Brasil.

CHAPMAN, C.A. 1995. Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology* 4:74-82.

CLARK, D.B. & CLARK, D.A. 1984. Spacing dynamics of a tropical rainforest 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: de Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds.) Dynamics of populations. Wageningen: Pudoc. 298-312 págs.

CORREA, J. & BERNAL, H. 1989. Especies vegetales promisorias de los países del Convenio Andrés Bello, tomo I, Ed. Guadalupe, Bogotá, Colombia.

CROAT, T.B. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Standford University Press. Standford, California.

DESTEVENS, D. & PUTZ, F.E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipterix panamensis*, in Panama. *Oikos* 43:207-216.

FAID, M.G.F.; SALOMAO, A.N. & PADIHA, L.S. 1995. Survey of fungi associated to the seeds of *Spondias tuberosa* -Anacardiaceae- and their control through fungicides treatments. *Summa Phytopatologica* 21:245-248.

- FOSTER, S.A. & JANSON, C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773-780.
- GARBER, P. & LAMBERT, J. 1998. Introduction to primate seed dispersal. Primates as seed dispersers: ecological processes and directions for future research. *American Journal of Primatology* 45:3-8.
- HAMMOND, D.S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11:295-313.
- HARPER, J. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- HARPER, J.; LOVELL, P.H. & MOORE, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1:327-357.
- HERRERA, C.M. 1985. 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. En: Estrada, A., Fleming, T.H. & Dordrecht, Dr. W.(eds.) Frugivores and seed dispersal, Dr. Junk Publishers, Holanda.
- HERRERA, C.M. 1992. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73:1832-1841.
- HOWE, F.H. & RICHTER, W.M. 1982. Effects of seed size on seedling size in *Virola surinamensis*; a within and between analysis. *Oecologia* 53:347-351.
- HOWE, H.F. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: Where does "the paradigm stand"? *Vegetatio* 107/108:3-13.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-218.
- HOWE, H.F. & VANDE KERCKHOVE, G.A. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science* 210:925-927.
- HULME, A. 1971. The biochemistry of fruits and their products, vol. 2. New York: Academic Press, Nueva York, Estados Unidos.
- JANSON, C.H. 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.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492.
- JORDANO, P. 1994. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's Cherry, *Prunus maheleb*. *Ecology* 76:2627-2639.
- KIMURA, K.; NISHIMURA, A.; IZAWA, K. & MEJÍA, 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.
- MANDUJANO, S.; GALLINA, S. & BULLOCK, S.H. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical* 42:107-114.
- MAZER, S. & WHEELWRIGHT, N. 1993. Fruit size and shape: allometry of different taxonomic levels in bird-dispersed plants. *Evolutionary Ecology* 7:556-575.
- MCKEY, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. En: Gilbert, L.E. & RAVEN, P.H. (eds.) Coevolution of animals and plants, Austin: University of Texas Press, Texas, Estados Unidos. 159-191 págs.
- NARAIN, N.; BORA, P.S.; HOLSCHUH, H.J. & VASCONCELOS, MADS 1992. Variation in

physical and chemical composition during maturation of umbu *Spondias tuberosa* fruits. *Food Chemistry*. 44:255-259.

PIJL, L. VAN DER. 1957. Seed dispersal mechanisms, Springer-Verlag, Berlin, Alemania.

RIDLEY, H.N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. L. Reeve, Ashford, Kent, Reino Unido.

SOKAL, R.R. & ROLF, F.J. 1994. Biometry, tercera edición. W.H. Freeman and Company, New York, Estado Unidos.

STEVENSON, P. R. 1992. Diet of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at La Macarena, Colombia. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena. Colombia*. 6:3-14.

STEVENSON, P. R. 1996. Censos diurnos de mamíferos y algunas aves de gran tamaño en el Parque Nacional Tinigua, Colombia. *Universitas Scientiarum* 3:67-81.

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.

TERBORGH, J.; LOSOS, E.; RILEY, M.P. & BOLAÑOS RILEY, M. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetatio* 107/108:375-386.

WHEELWRIGHT, N. 1993. Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio* 107/108:163-174.