

FRUGIVORÍA Y DISPERSIÓN PRIMARIA DE SEMILLAS DE
Dacryodes chimantensis y *Protium paniculatum* (BURSERACEAE),
EN UN BOSQUE DE “TIERRA FIRME” DE LA AMAZONÍA COLOMBIANA.

MARÍA CAROLINA ROZO MORA

TRABAJO DE GRADO
Presentado como requisito parcial
para optar el título de

BIÓLOGO

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
FACULTAD DE CIENCIAS
CARRERA DE BIOLOGÍA
Bogotá, D.C., Junio de 2001

NOTA DE ADVERTENCIA: Artículo 23 de la Resolución N° 13 de julio de 1946:
"La universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos
en su tesis de grado".

FRUGIVORÍA Y DISPERSIÓN PRIMARIA DE SEMILLAS DE
Dacryodes chimantensis y *Protium paniculatum* (BURSERACEAE),
EN UN BOSQUE DE “TIERRA FIRME” DE LA AMAZONÍA COLOMBIANA.

MARÍA CAROLINA ROZO MORA

ANGELA PARRADO ROSSELLI
DIRECTORA DEL TRABAJO DE GRADO

SERGIO CORDOBA
CODIRECTOR DEL TRABAJO DE GRADO

HERNANDO OROZCO
EVALUADOR

ORLANDO VARGAS
EVALUADOR

CARLOS CORREDOR
DECANO ACADÉMICO DE LA FACULTAD
DE CIENCIAS

LUZ MERCEDES SANTAMARÍA
DIRECTORA DE LA CARRERA DE BIOLOGÍA

A mis padres que con tanto esfuerzo y dedicación me dieron las herramientas para comenzar el camino.

AGRADECIMIENTOS

A la Fundación Tropenbos – Colombia, especialmente a su director Carlos Rodríguez por el soporte logístico, financiero y por su apoyo durante todo el proyecto.

A Angela Parrado Rosselli por la dirección del trabajo de grado, por su paciencia, dedicación, apoyo y amistad, durante el periodo de campo y a lo largo de la escritura del documento.

A Sergio Córdoba por la codirección del trabajo de grado, la asesoría estadística, y por su amabilidad.

Al Herbario Amazónico Colombiano (COAH) especialmente a René López y Dayron Cárdenas, por su colaboración durante la identificación del material botánico.

A mis Padres, hermanos y a María de Jesús por sus consejos, alegría, apoyo y comprensión.

A Pipe y a Juanda por darle alegría a mi vida.

A Tatiana Prieto por su compañía y amistad sincera.

A todos los miembros de la comunidad Indígena de Peña Roja especialmente a su gobernador Eladio Moreno, que con su hospitalidad y buen trato permitieron mi agradable estancia en ese lugar.

A todos los guías y cocineras indígenas por su colaboración, dedicación y amistad.

A todos los investigadores que compartieron la casa Tropenbos Peña Roja, especialmente a Sandra, Jhon Mario, Alvaro I., Pilar, Jimmy, Vladimir, Carolina, Clara Inés y Esperanza, por su compañía en campo.

A Alejandro, Martha, Gilberto, Londis, Argeniz, Lady, por su colaboración, apoyo y asistencia en Araracuara y Peña Roja.

A Rosa Myriam, Geraldine y Don Hector por su asistencia en la oficina Tropenbos Bogotá.

A los compañeros de la oficina Tropenbos: María Clara, Nelsa, Adriana, Conrado Delio, Fabian, Rufina, María, Gertrudiz y Gladis.

A María Rosario Gómez por su compañía en campo y conexión con Tropenbos.

A Iván Andrés Gil, por su tiempo, apoyo y colaboración.

A Nicolás Lozano por escanear el material fotográfico del documento.

Al Dr. Douglas Daly y Dra. Rosa Ortiz Gentry por la información suministrada sobre la familia Burseraceae.

Al Dr. Henry Howe y a su estudiante Gabriela Nuñez, por su asesoría en momento de realizar los análisis del trabajo de grado.

A mis amigos de siempre Jorge, Paula, Catalina y Nelcy, por su valiosa amistad y por estar siempre conmigo.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Características de los frutos de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Promedio y desviación estándar (D.S., n=50) del tamaño del fruto, tamaño de la semilla y peso del fruto. Porcentaje de pulpa, tipo de pulpa, tipo y grosor de la cubierta. Pág. **36**

Tabla 2. Características de los árboles de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Promedio y desviación estándar (D.S.), de la altura, DAP y proyección de la copa y tamaño inicial de la cosecha. Pág. **37**

Tabla 3. Aves diurnas observadas en *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Si - No indica, eventos de alimentación. Pág. **42**

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa del área de estudio, región del Medio Río Caquetá. Fuente: Duivenvoorden & Lips 1993. Pág. **26**
- Figura 2.** Diagrama climático de la Región de Araracuara. Estación Araracuara (1979-1990). Fuente: Duivenvoorden & Lips 1993. Pág. **27**
- Figura 3.** Ejemplar con fruto de *Dacryodes chimantensis* en un bosque del plano sedimentario terciario de la Amazonía Colombiana. Pág. **29**
- Figura 4.** Ejemplar con fruto de *Protium paniculatum* en un bosque del plano sedimentario terciario de la Amazonía Colombiana. Pág. **30**
- Figura 5.** Porcentaje promedio de frutos maduros respecto al tamaño inicial de la cosecha de individuos de *Dacryodes chimantensis* de diciembre/99 a Junio/00. Promedio mensual promedio de precipitación (1979-1990). Fuente: Duivenvoorden & Lips 1993. Pág. **39**
- Figura 6.** Porcentaje promedio de frutos maduros respecto al tamaño inicial de la cosecha de individuos de *Protium paniculatum* de diciembre/99 a Junio/00. Promedio mensual promedio de precipitación (1979-1990). Fuente: Duivenvoorden & Lips 1993. Pág. **40**
- Figura 7.** Porcentaje total de frutos removidos respecto al tamaño inicial de la cosecha en *Dacryodes chimantensis* (barras blancas) y porcentaje total de frutos removidos respecto al número de frutos maduros en el momento de la remoción (barras rayadas) por frugívoros diurnos. Pág. **43**
- Figura 8.** Porcentaje promedio de frutos botados y dañados respecto al total de frutos removidos de *Dacryodes chimantensis* por *Amazona amazonica* y *Amazona festiva*. Pág. **44**

Figura 9. Frutos y semillas de *Dacryodes chimantensis*. a) fruto con perforaciones de insecto, b) semilla probada por roedor, c) semilla predada por loro, d) fruto intacto, probado por loro, e) dañado por hongo. Pág. 46

Figura 10. Porcentaje promedio de frutos intactos, probados y dañados, respecto al total de frutos encontrado en las trampas ubicadas bajo la copa de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Pág. 47

LISTA DE ANEXOS

- Anexo 1.** Técnica de cuerda simple, ascenso al dosel. Pág. **67**
- Anexo 2.** Trampas de 1m² elaboradas con hilo de polipropileno y ubicadas en el suelo bajo la proyección de la copa de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Pág. **68**
- Anexo 3.** Frutos de *Dacryodes chimantensis*, de izquierda a derecha frutos verdes (verde y amarillo), fruto maduro (negro). Pág. **69**
- Anexo 4.** Frutos inmaduros de *Protium paniculatum*. Pág. **70**
- Anexo 5.** Número de frutos maduros a lo largo de los meses de estudio de cinco individuos de *Dacryodes chimantensis*. Pág. **71**
- Anexo 6.** Número de frutos maduros a lo largo de los meses de estudio de cinco individuos de *Protium paniculatum*. Pág. **72**
- Anexo 7.** *Amazona festiva* alimentándose de un fruto maduro de *Dacryodes chimantensis*. Pág. **73**

TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN	13
1. INTRODUCCIÓN.....	14
2. MARCO TEÓRICO.....	16
3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN.....	20
4. OBJETIVOS.....	22
4.1. Objetivo general.....	22
4.2. Objetivos específicos	22
5. PREGUNTAS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	23
6. MÉTODOS	25
6.1. Área de estudio	25
6.2. Especies en estudio	28
6.3. Caracterización de los frutos	32
6.4. Caracterización de los árboles y estimación del tamaño de la cosecha.....	32
6.5. Observación de frugívoros.....	33
6.6. Semillas bajo el parental - caída de frutos -	33
6.7. Análisis de la información.....	34
7. RESULTADOS.....	36
7.1. Características de los frutos.....	36
7.2. Características de los árboles y tamaño de la cosecha.....	36
7.3. Reducción de la cosecha	39
7.4. Frugivoría y remoción de frutos	42

7.5. Trampas	46
8. DISCUSIÓN.....	49
8.1. Producción de frutos.....	49
8.2. Reducción de frutos.....	50
8.3. Registros de frugivoría	50
8.4. Efecto del tamaño de la cosecha en la frugivoría.....	52
8.5. Factores que afectan la remoción de frutos	52
9. CONCLUSIONES	55
10. RECOMENDACIONES.....	56
11. LITERATURA CITADA.....	58

RESUMEN

Se estudió la dispersión primaria diurna de semillas durante un periodo de seis meses de dos especies, *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum* (Burseraceae), en un bosque del plano sedimentario terciario de la Amazonía colombiana (medio Río Caquetá), para determinar si los frutos de las dos especies son igualmente consumidos en cuanto a la oferta de fruto total y evaluar si comparten el mismo grupo de frugívoros y dispersores primarios diurnos de semillas. A cinco individuos vegetales por especie, se les registró la producción de frutos, los animales en las copas de los árboles y la dispersión primaria de semillas. Estos presentaron un periodo de fructificación relativamente sincrónico que se extendió desde la estación seca hasta principios / mediados de la estación lluviosa. Con el fin de complementar las observaciones desde el dosel, se utilizaron trampas de frutos de 1m² ubicadas en el suelo bajo la proyección de la copa de los árboles. Los resultados muestran que la producción de frutos para *D. chimantensis* varió de 5012 - 216 frutos y en *P. paniculatum* osciló entre 2200 - 330 frutos. La frugivoría en *D. chimantensis* fue baja y en su mayoría fueron registros de *Amazona festiva* y *Amazona amazonica*, que se alimentaron de frutos y semillas, removiendo un 1.4% del total de la cosecha. Muchas de las semillas cayeron directamente al suelo o fueron predadas. En *P. paniculatum* no hubo remoción diurna de frutos por ningún frugívoro durante el tiempo de observación, los síndromes presentados por estos frutos sugieren una dispersión por animales nocturnos como micos del género *Aotus* y murciélagos del género *Carollia*. La evidencia recogida en las trampas, gracias a las marcas encontradas en los frutos y semillas, indica que hubo igual consumo de frutos en las dos especies a pesar de que no se observó lo mismo durante los registros diurnos desde el dosel. La baja frugivoría y la dispersión primaria diurna limitada pueden estar generando una distribución agregada en plantas adultas afectando así la distribución de las especies y la estructura de las poblaciones.

Palabras claves: Amazonía, Burseraceae, *Dacryodes chimantensis*, *Protium paniculatum*, dispersión primaria de semillas, plano sedimentario terciario.

1. INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es uno de los eventos más importantes que influye en el éxito reproductivo de las especies de plantas, ya que permite la colonización de nuevos hábitats o sitios perturbados y resulta clave en las dinámicas de regeneración y distribución de las especies (Howe & Smallwood 1982, Howe 1990, Fleming *et al.* 1993, Nathan & Muller-Landau 2000). La dispersión primaria de semillas, entendida como el transporte de semillas en condición viable lejos de las plantas parentales (Parrado-Rosselli 1997) y la dispersión secundaria, conocida como la remoción de semillas de ubicaciones posteriores (Nathan & Muller-Landau 2000), son unos de los sucesos que afectan el proceso de la dispersión y están determinados principalmente por las características de los frutos y por el comportamiento animal, cuando estos tipos de dispersión son llevados a cabo por animales. En algunos casos la ausencia de una efectiva dispersión primaria puede convertirse en el fracaso de la dispersión, debido a la caída de frutos, daño de los frutos o por pobres agentes dispersores (Willson & Whelan 1993). Sin embargo, algunos estudios reportan que plantas que presentan una dispersión primaria limitada, en la que muchas de las semillas caen bajo las copas de los árboles parentales, adaptaciones que les confieren una mayor oportunidad de sobrevivir en la cercanía del parental, donde las condiciones de los micrositios son más favorables, generando como consecuencia altas densidades de semillas y plántulas, que pueden verse reflejadas en los patrones agregados de distribución de las mismas (Clark & Clark 1981, Howe 1990, Lott *et al.* 1995, Matos & Watkinson 1998, Wenny 2000 a. y b.)

Una de las familias de plantas con importantes índices de abundancia en las selvas tropicales, son las Burseráceas (Cuatrecasas 1958, Duivenvoorden & Lips 1993, Martínez 1998) y sus frutos hacen parte de la dieta de vertebrados tanto del viejo como del nuevo mundo (Snow 1962, Fleming 1979, Foster & Janson 1985, Gautier-Hion *et al.* 1985, Howe 1990, Böhning-Gaese *et al.* 1995, Böhning-Gaese *et al.* 1999, Stevenson *et al.* 2000). En los bosques de “*Tierra Firme*” de la Amazonía colombiana, la familia Burseraceae presenta un alto índice de importancia de 13.6

(Duivenvoorden & Lips 1993) y los géneros *Dacryodes* y *Protium* son abundantes (Cuatrecasas 1958). Igualmente existen reportes que indican que son consumidos por un variado grupo de animales (aves, mamíferos, reptiles e insectos) (Parrado-Rosselli 1997, Martínez 1998, com. pers., indígenas de la región, obs. pers.).

En el área de estudio, ubicada en la comunidad indígena Nonuya de Peña Roja (medio Río Caquetá), las observaciones y estudios sobre la “sombra de semillas”, (distribución espacial de las semillas dispersadas, Nathan & Muller-Landau 2000) de una planta de *Dacryodes chimantensis* (Steyermark & Maguire), indican que la mayoría de las semillas se encuentran concentradas en distancias cercanas a los parentales (Londoño 2000) y que la distribución espacial de los adultos de *D. chimantensis* y *Protium paniculatum* (Engler) es agregada (A. Parrado-Rosselli, *et al.* datos no publ.). Esto, sugiere que las plantas presentan una dispersión limitada de sus semillas. Así, la información obtenida del presente estudio, puede aportar conocimiento acerca de los componentes cualitativos y cuantitativos de la dispersión primaria diurna de semillas por los frugívoros. Además, ayuda a entender los factores que están afectando la ecología de las especies, las comunidades y también da a conocer las estrategias reproductivas de estas especies de plantas.

Por lo tanto, el objetivo general de este estudio fue estudiar por medio de observación directa desde el dosel la dispersión primaria diurna de semillas de *D. chimantensis* y *P. paniculatum* (Burseraceae) en un bosque del plano sedimentario terciario de la Amazonía colombiana, teniendo en cuenta que son plantas que fructifican en la misma época del año de forma simultánea, se encuentran en el mismo bosque y sus frutos son drupas de pulpa carnosa, con olor a trementina. Se esperaba que esta dispersión primaria diurna en ambas especies fuera llevada a cabo por grupos similares de frugívoros y que estos presentaran igual consumo de sus frutos.

2. MARCO TEÓRICO

Existe un gran número de parámetros importantes para la elección y el consumo de los frutos por diferentes taxones de frugívoros. Por un lado se encuentran las características de las plantas como el tamaño de la cosecha, la sincronía en la producción y maduración de frutos, la duración de la estación de fructificación, la influencia de los vecinos con fruto (de igual o de diferente especie) y la visibilidad de las cosechas (Fleming 1979, Howe & Vande Kerckhove 1979, Howe 1980, Howe & Smallwood 1982, Moermond *et al.* 1986, Loiselle & Blake 1990, Sargent 1990, Sork 1993, Willson & Whelan 1993, Lott *et al.* 1995, Larson 1996, Matos & Watkinson 1998, Levey & Benkman 1999, Ortíz-Pulido & Rico-Gray 2000). Por otro lado, se encuentran las características de los frutos, como el color, el olor, la protección, el peso y el tamaño del fruto, la calidad nutricional, el tamaño de las semillas y la accesibilidad o presentación de los frutos (Fleming 1979, Janson 1983, Gautier-Hion *et al.* 1985, Moermond *et al.* 1986, Foster 1990, Loiselle & Blake 1990, Willson *et al.* 1990, Stevenson *et al.* 1997, Korine *et al.* 2000, Alcántara *et al.* 2000). Todas estas características influyen en el comportamiento alimenticio de los frugívoros y en consecuencia en la dispersión que desempeñan.

La combinación de algunas de las características de las plantas y de sus frutos, definen un síndrome de dispersión, que se va a ver reflejado en un mecanismo de dispersión. De esta forma, las especies de plantas con frutos se han agrupado en diferentes tipos de acuerdo a si son principalmente dispersadas por viento, agua o diferentes grupos de animales (Fleming 1979, Van der Pijl 1982, Gautier-Hion *et al.* 1985). Sobre estos últimos por ejemplo, el color de los frutos es esencial en la detección visual por aves y algunos mamíferos arborícolas diurnos, mientras que probablemente el olor es más importante en los mamíferos arborícolas nocturnos y los murciélagos que detectan los frutos con ayuda del olfato (Van der Pijl 1982, Gautier-Hion *et al.* 1985, Debussche & Isenmann 1989). Los síndromes característicos para aves son frutos generalmente pequeños, que poseen una parte comestible atractiva (arilo o pulpa), de colores vistosos, pudiendo ser indehiscentes y/o dehiscentes, organizados en grupos terminales, mientras que dentro de los

síndromes para mamíferos se encuentran por lo general frutos grandes, carnosos, succulentos, de colores brillantes, con olores distintivos (Snow 1981, Van der Pijl 1982, Janson 1983, Molinari 1993). Sin embargo, a parte de los síndromes, los tamaños de cosecha y la calidad nutricional de los frutos, se plantea que la disponibilidad permanente de los mismos influye principalmente en la elección final de los frutos (Molinari 1993). Por ejemplo, producciones sincrónicas masivas de grandes cosechas de semillas (mast-seeding) dentro de una población o comunidad de especies, pueden incrementar la atracción de los frugívoros y probablemente la eficiencia en la dispersión de semillas, pues permite la sobrevivencia de las mismas al saciar periódicamente a los predadores (Sork 1993, Shibata *et al.* 1998). No obstante, puede que este incremento no se de y los frugívoros no respondan adecuadamente removiendo y dispersando semillas en los ciclos de producción en masa, lo que sugiere una explicación basada en el esfuerzo fisiológico de las plantas que se da porque probablemente las grandes cosechas requieren muchos recursos que no pueden ser producidos cada año (Herrera 1986).

La contribución de los dispersores potenciales en el éxito reproductivo de las plantas depende de los componentes cuantitativos y cualitativos de la dispersión como son: el número de visitas y el número de semillas removidas por un dispersor, la manipulación de las semillas, la duración y regularidad de la visita y la calidad de la deposición. Estos aspectos influyen en la probabilidad de que las semillas sean alejadas, sobrevivan en el lugar de la deposición y se desarrollen en adultos (Howe 1980, Herrera & Jordano 1981, Howe 1982, Pratt & Stiles 1983, Shupp 1992, Larson 1996, Loiselle & Blake 1999). Se afirma entonces que un dispersor efectivo es aquel que evita o disminuye la mortalidad de semillas, al alejarlas de los parentales y darles un buen tratamiento, pues contribuye a reducir la competencia entre propágulos, semillas y plántulas que se encuentran en altas densidades alrededor de las plantas parentales y garantiza que las semillas alcancen micrositios apropiados para su germinación y establecimiento (Howe & Smallwood 1982). De esta forma, los frugívoros se han clasificado de acuerdo a su potencial contribución en la dispersión. Los frugívoros legítimos, son aquellos que ingieren el fruto entero para extraer el pericarpo y otras partes suaves del fruto y regurgitan o defecan la semilla limpia e intacta. Algunos frugívoros legítimos pueden ser oportunistas, pues

presentan visitas ocasionales o esporádicas. Por otro lado se encuentran los predadores que son aquellos que se alimentan de frutos con el fin primario de digerir la semilla, únicamente son dispersores cuando transportan el fruto y lo abandonan de forma accidental (Howe 1977, Howe & Vande Kerckhove 1979, Howe 1980, Snow 1981, Gautier-Hion *et al.* 1985, Levey 1987, Foster 1990, Howe 1990, Galetti 1993, Molinari 1993, Kaplin *et al.* 1998, Böhning-Gaese *et al.* 1995, 1999).

Es importante tener en cuenta que la dispersión primaria de semillas en conjunto con la dispersión secundaria, los predadores (vertebrados, invertebrados, patógenos), la germinación, la competencia, así como los factores abióticos (por ejemplo. intensidad de luz, temperatura, humedad y microclima), imponen límites probables a los tamaños, formas y variaciones de la “sombra de semillas”, de las plántulas y de las distribuciones espaciales de los adultos (Stiles 1985, Galetti 1993, Loiselle & Blake 1993, Molinari 1993, Julliot 1997, Dalling *et al.* 1998, Kalisz *et al.* 1999, Levey & Benkman 1999, Böhning-Gaese *et al.* 1999, Condit *et al.* 2000, Nathan & Muller-Landau 2000, Wenny 2000 b.). En ocasiones, factores como la caída de frutos, la intervención de pocos agentes dispersores, el consumo de frutos por predadores (predispersión), generan una deficiente dispersión primaria de las semillas (Willson & Whelan 1993). Los patrones de distribución agregados en las plantas adultas pueden ser consecuencia de una dispersión primaria limitada o de ausencia de vectores de dispersión animal. De esta forma, muchas semillas permanecen a distancias cercanas a los árboles parentales (bajo o cerca de las copas de los árboles), mostrando una alta adaptación a los micrositios. Esto ocurre en algunas especies de plantas de la familia Burseraceae (*Commiphora* sp., *Bursera* sp., *Tetragastris* sp.) al igual que en algunas especies de plantas neotropicales (Clark & Clark 1981, Howe 1990, Lott *et al.* 1995, Matos & Watkinson 1998, Wenny 2000 a y b).

En las selvas tropicales, una de las familias más importantes en índices de abundancia son las Burseraceae (Cuatrecasas 1958, Duivenvoorden & Lips 1993). Además sus frutos hacen parte de la dieta de algunos animales como aves, mamíferos, reptiles e insectos (Snow 1962, Fleming 1979, Foster & Janson 1985, Gautier-Hion *et al.* 1985, Howe 1990, Böhning-Gaese *et al.* 1995, Böhning-Gaese *et*

al. 1999). En Colombia, existen pocos estudios sobre dispersión de semillas y hay pocos registros de frugivoría en la familia Burseraceae. De manera general, hay investigaciones en la zona de la Macarena con algunas especies del género *Protium* (Stevenson *et al.* 2000) y en San Martín de Amacayacu (Martínez 1998). En la Amazonía colombiana, en bosques de “*Tierra Firme*”, la familia Burseraceae presenta altos índices de importancia y los géneros *Dacryodes* y *Protium* son abundantes (Cuatrecasas 1958, Duivenvoorden & Lips 1993). Estos parecen ser consumidos por un variado grupo de animales como tucanes, guacamayas, pavas, loros, cotingas, perezosos, tapires, monos aulladores, monos araña y reptiles, como algunas tortugas terrestres (Parrado-Rosselli 1997, Martínez 1998, com. pers. Indígenas de la región). Es importante anotar que las especies en estudio son utilizadas por los indígenas como recurso maderable, los frutos de *Dacryodes chimantensis* o “laurel” (como son conocidos localmente) son consumidos por los indígenas de la región, cuando están maduros (negros) o se comen crudos o preparados, echándolos en agua caliente para consumirlos cuando están blandos. La resina de *Protium paniculatum* o “incienso”, es utilizada como incienso y también como medicina para enfermedades respiratorias como tos y gripa. La resina se hierva en agua y se inhalan los vapores, aunque también se puede consumir cruda.

En el área de estudio (medio Río Caquetá), investigaciones previas acerca de la “sombra de semillas” de *D. chimantensis* indican que las distancias de dispersión de semillas, fueron por lo general cortas. En promedio un 74% de las semillas permanecieron entre los 0 y los 10 m del parental (Londoño & Parrado-Rosselli datos no publ.). Igualmente la distribución espacial de adultos de *D. chimantensis* y *P. paniculatum* muestran patrones de distribución agregados (Parrado-Rosselli *et al.* datos no publ.). Estos datos sugieren que dichas plantas presentan una dispersión limitada de sus semillas.

3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA Y JUSTIFICACIÓN

En la actualidad existe un debate acerca de los factores que afectan la distribución espacial y la diversidad de las especies vegetales en los bosques tropicales. Gentry 1988, afirma que los factores abióticos (suelos y microclima) son los que están determinando la distribución y abundancia de las especies; mientras, Hubbell 1998, sostiene que son los factores biológicos, geográficos e históricos, los claves para entender la distribución de las especies. Dentro de esta última teoría, los factores biológicos como la dispersión de semillas podrían estar siendo claves para entender los procesos espaciales y la diversidad de las especies de plantas.

En los bosques de “*Tierra Firme*” de la Amazonía colombiana, se ha encontrado que la fertilidad de los suelos explica solo una fracción de la variación de los patrones de distribución de las plantas. Por lo tanto, los factores biológicos como la frugivoría y dispersión de semillas pueden ser componentes que determinan los patrones de ocupación y distribución de las especies de plantas en estos bosques, teniendo en cuenta además que los bosques tropicales presentan muchas plantas que con frutos adaptados al consumo por animales (Stiles 1985, Chapman *et al.* 1994). Observaciones en el área de estudio indican que las poblaciones de las especies *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*, muestran patrones de distribución espacial agregada, lo que se sugiere como respuesta a una dispersión limitada. De esta manera, la dispersión primaria de semillas es un referente que da información sobre los procesos que pueden estar afectando la distribución espacial de las especies.

Este estudio está enmarcado en el proyecto de Doctorado de la Universidad de Amsterdam. “Oferta de fruto y dispersión de semillas de las plantas de un Bosque del plano sedimentario terciario en la Amazonía colombiana” (estudio que está siendo realizado por la Dra. Angela Parrado Rosselli.), que estudia el efecto de la dispersión de semillas en la distribución de las plantas. De esta forma, el presente estudio complementa la información sobre los registros existentes de los componentes cualitativos y cuantitativos de la dispersión de semillas, la

identificación del papel de la frugivoría en la dispersión y su posible efecto en la distribución de semillas, que resulta clave para comprender las estrategias reproductivas, dinámicas de regeneración y distribución de estas especies en este tipo de bosque. También aporta información importante sobre las plantas que hacen parte de la dieta de diversos animales en estos hábitats tropicales.

Finalmente, esta investigación hace uso de técnicas de observación desde el dosel, lo que da una información más clara y precisa acerca del papel de los frugívoros en la dispersión de semillas, debido a que existe una menor interferencia de sustratos arbóreos.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

Estudiar la dispersión primaria diurna de semillas desde el dosel, de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*, en un bosque de “Tierra Firme” del plano sedimentario terciario de la Amazonía colombiana.

4.2. Objetivos específicos

- Caracterizar los frutos, los árboles y las producciones de frutos de *D. chimantensis* y *P. paniculatum*.
- Determinar si los frutos de *D. chimantensis* y *P. paniculatum* son igualmente consumidos en cuanto a la oferta de fruto total, por frugívoros y dispersores primarios de semillas.
- Evaluar si las especies *D. chimantensis* y *P. paniculatum* comparten el mismo grupo de frugívoros y dispersores primarios diurnos de semillas a nivel del dosel.

5. PREGUNTAS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.

Preguntas

- ¿Es igual el consumo de frutos y semillas por parte de los frugívoros y dispersores primarios diurnos que visitan *D. chimantensis* y *P. paniculatum*?
- ¿El consumo por frugívoros y dispersores primarios en *D. chimantensis* y *P. paniculatum* está relacionado con el número de frutos producido?

Hipótesis

H1= Es diferente el consumo de frutos y semillas por parte de los frugívoros y dispersores primarios diurnos de semillas para *D. chimantensis* y *P. paniculatum*.

H1=Existe una relación entre el número de frutos producidos y el consumo por frugívoros diurnos y dispersores primarios.

Predicción

Se espera que no haya diferencia en el consumo de frutos en cuanto a su oferta total de fruto por árbol, entre las dos especies de plantas estudiadas, por parte de los frugívoros y dispersores primarios de semillas; debido a que las dos especies son drupas de una sola semilla, con pulpa carnosa, con olor a trementina, lo que las hace igualmente atractivas para los consumidores. De la misma manera, se espera que a una mayor oferta de frutos por árbol, exista también un mayor número de visitas de frugívoros, ya que una mayor disponibilidad de alimento podría resultar más llamativa para los consumidores.

Pregunta

- ¿ Las especies *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum* comparten el mismo grupo de frugívoros y dispersores primarios diurnos de semillas a nivel del dosel en un bosque del plano sedimentario terciario de la Amazonía colombiana?.

Hipótesis

H1= Es similar el grupo de frugívoros y dispersores primarios diurnos de semillas a nivel del dosel en un bosque de “*Tierra firme*” en el plano sedimentario terciario de la Amazonía colombiana para las especies en cuestión.

Predicción

Se espera que las dos especies estudiadas compartan el mismo grupo (familias) de frugívoros y dispersores primarios diurnos del dosel, debido a que estas especies comparten fructificaciones masivas y sincrónicas por la misma época climática, desde la época seca hasta principios mediados de la estación lluviosa, entre los meses de diciembre y abril. Así como la cercanía entre individuos de las dos especies.

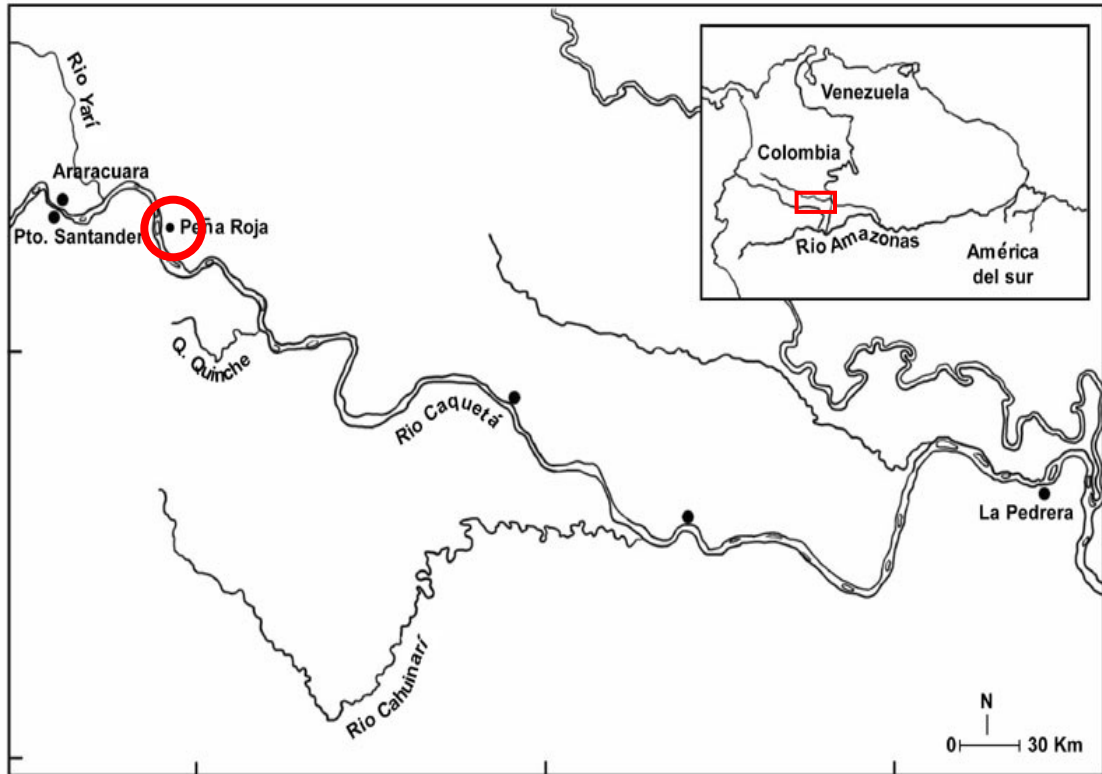
6. MÉTODOS

6.1. Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo de noviembre de 1999 a junio del 2000, en la comunidad indígena Nonuya de Peña Roja (0° 34' S, 72° 08' W) región del medio Río Caquetá, Departamento del Amazonas (Figura 1). La región del medio Río Caquetá, pertenece a la zona de vida del Bosque Húmedo Tropical (Holdridge *et al.* 1971). La temperatura media anual de la zona es de 26 °C, el promedio de precipitación anual es de 3.059 mm y está aproximadamente entre 250 y 300 m de altitud (Figura 2). La estación relativamente seca se presenta entre los meses de diciembre a febrero, con precipitaciones medias mensuales inferiores a 200 mm. El resto del año es lluvioso con un pico de precipitación en el mes de mayo (Tobón 1999, Duivenvoorden & Lips 1993).

La región del medio Río Caquetá, presenta cuatro grandes unidades geomorfológicas, las llanuras aluviales de los Ríos Caquetá y Amazonas, con sus terrazas altas y bajas, el plano sedimentario terciario y las formas de roca dura. El estudio se realizó en un bosque del plano sedimentario terciario, el cual se caracteriza por tener la mayor extensión de todas las unidades geomorfológicas, cubre alrededor del 80% de la Amazonía colombiana (PRORADAM 1979). Presenta partes planas, partes disectadas y poco disectadas, estas últimas con valles no muy profundos en forma de "U" con pendientes rectas y fuertemente inclinadas (20 a 30°) y cimas redondeadas a un nivel de 40 m sobre el nivel bajo del Río Caquetá. Tiene algunas especies arbóreas, con mayor altura, área basal, biomasa y alta diversidad respecto a otras unidades del paisaje. El dosel superior es cerrado y entre 25 y 30 m de altura con un promedio de 27 m (Duivenvoorden & Lips 1993, Londoño & Alvarez 1997).

Figura 1. Mapa del área de estudio, región del medio Río Caquetá. Fuente:



Duivenvoorden & Lips 1993.

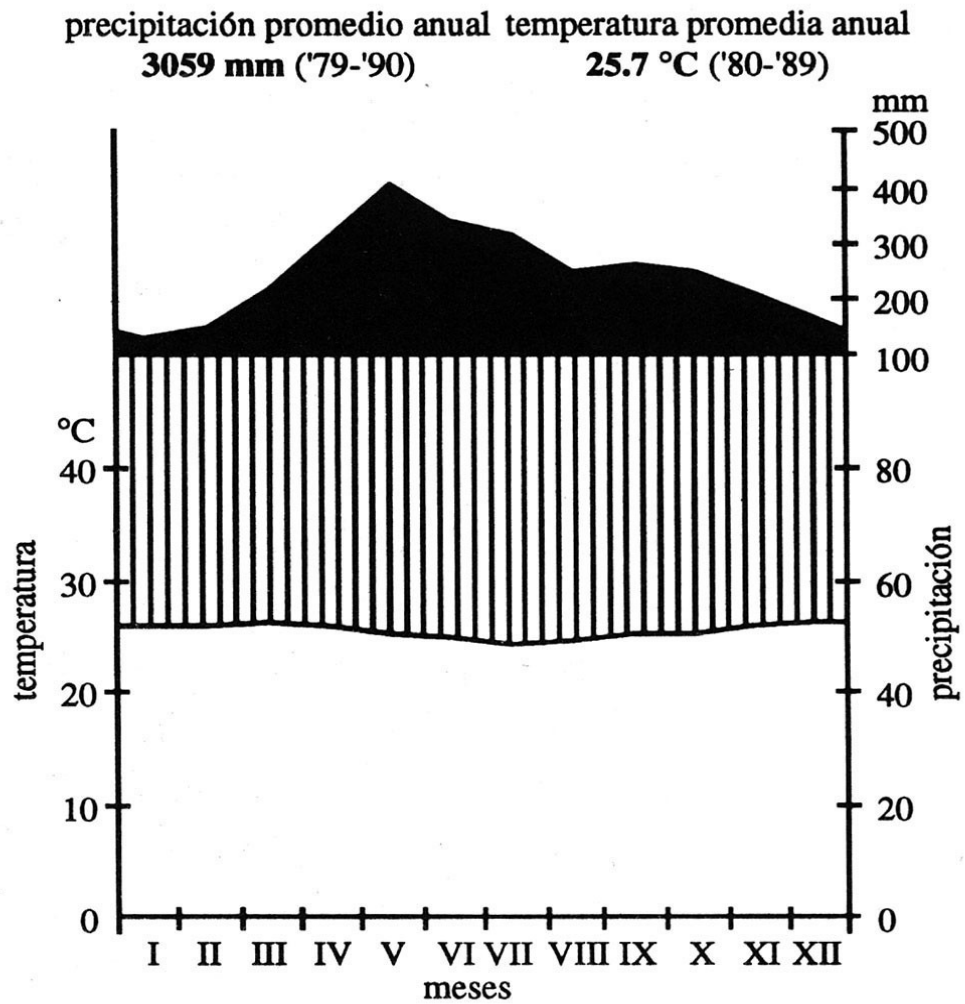


Figura 2. Diagrama climático de la región de Araracuara. Estación Araracuara (1979-1990). Fuente: Duivenvoorden & Lips 1993.

6.2. Especies en estudio

La familia Burseraceae es una de las familias más representativas de bosques de “*Tierra Firme*”, sobre suelos moderadamente bien drenados del área del medio Río Caquetá (Duivenvoorden & Lips 1993). Se caracterizan por ser arbustos y árboles, dióicos que pueden alcanzar los 40 metros de altura (Martínez 1998). En la región neotropical, los frutos de las diferentes especies de la familia Burseraceae presentan por lo general características para ser consumidos por animales y han sido reconocidos como parte importante en la dieta de frugívoros, tales como aves, mamíferos diurnos y nocturnos e insectos (Snow 1962, Howe 1980, Foster 1985, Parrado-Rosselli 1997, Stevenson *et al.* 2000, C. Londoño 2000, obs. pers).

En Colombia hay 12 especies del género *Dacryodes* Vahl. y su distribución abarca básicamente el Chocó Biogeográfico y la Amazonía. El género *Protium* Burm. f. es un género con 55 especies, ampliamente distribuido en todo el país, aunque su centro de origen es la Amazonía (Martínez 1998).

Se estudiaron dos especies de Burseraceae, *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*, los cuales son árboles representativos de dosel en el plano sedimentario terciario (Duivenvoorden & Lips 1993) y presentan frutos drupáceos típicos para el consumo animal (Figuras 3 y 4). En un área de 2.8 km² se localizaron cinco individuos con fruto por especie con un diámetro a la altura del pecho (D.A.P) > 10 cm y una altura \geq 15 m, estos se marcaron y numeraron. Se colectaron muestras botánicas de cada individuo para identificación con el Herbario Amazónico Colombiano (COAH) y con ayuda de claves botánicas (Steyermark *et al.* 1997, Vásquez 1997).



Figura 3. Ejemplar con fruto de *Dacryodes chimantensis* en un bosque del plano sedimentario terciario de la Amazonía colombiana.



Figura 4. Ejemplar con fruto de *Protium paniculatum* en un bosque del Plano sedimentario terciario de la Amazonía colombiana.

6.3. Caracterización de los frutos

El tamaño de los frutos se estimó midiendo el largo y ancho de 50 frutos inmaduros y maduros tomados al azar y 50 semillas por especie, con un calibrador de exactitud 0.01 mm. También se obtuvo el peso fresco y seco de los frutos con una balanza de 0.01 gr. El porcentaje de pulpa se determinó como la diferencia entre el tamaño del fruto y el tamaño de la semilla. Se clasificó el tipo de pulpa del fruto (jugosa, oleosa, carnosa), el grosor de la cubierta (delgada < 1mm, media 1-5 mm, gruesa > a 5mm) (Parrado-Rosselli 1997) y el tipo de cubierta de los frutos (coriácea, córnea).

6.4. Caracterización de los árboles y estimación del tamaño de la cosecha

A cada uno de los individuos de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*, se les registró el D.A.P con ayuda de una cinta métrica y se estimó la altura. El tamaño inicial de la cosecha se calculó dividiendo la copa del árbol de 8 a 14 zonas iguales, según el tamaño de la copa. Se contó el número de frutos inmaduros y maduros (para *D. chimantensis* inmaduros = verdes y amarillos, maduros = negros y para *P. paniculatum* inmaduros = verdes y maduros al exhibir la pulpa blanca) en 3 zonas seleccionadas al azar. Se calculó el promedio de los frutos contados en las 3 zonas seleccionadas al azar y se multiplicó por el número de unidades estimadas en la copa del árbol (Parrado-Rosselli *et al.* datos no publ.). Se obtuvo la proporción de frutos inmaduros y maduros por individuo y por especie. Las observaciones se realizaron utilizando binoculares (7 x 35) desde el dosel de árboles cercanos ubicados entre 15 - 20 m de distancia de los árboles en estudio, por medio de técnicas de cuerda simple (Anexo 1). A cada individuo se le calculó la reducción del número de frutos y el porcentaje de maduración por medio de conteos en las mismas áreas de la copa realizados cada 10 días.

6.5. Observación de frugívoros

Se comenzó a monitorear la actividad de los frugívoros en cada uno de los árboles seleccionados cuando el porcentaje de frutos maduros oscilaba entre 8 y 12% en promedio, lo cual sucedió para las dos especies en estudio desde el mes de febrero. El monitoreo comenzó en esta época, por criterio del investigador, ya que con antelación se realizaron observaciones de frugívoros donde no hubo ningún registro. De esta manera, hacia el mes de febrero, el porcentaje de frutos maduros aumentó, y se generó una mayor atracción de los frugívoros por los frutos maduros. Al igual que para la estimación de los tamaños de cosecha, las observaciones de frugivoría para cada individuo por especie se realizaron con binoculares desde el dosel, entre las 6:00 y 18:00 por periodos de cinco horas diarias (Parrado-Rosselli 1997). Se utilizaron dos métodos para registrar la actividad animal. El primero, registro de barrido (scan sampling), se realizó cada 15 minutos (Martin & Bateson 1986), donde se registraron las especies de animales en las copas de los árboles en estudio y el número de individuos por especie. El segundo método, observación focal de las especies consumidoras de los frutos (focal sampling) (Martin & Bateson 1986), se registró el número de frutos removidos, consumidos, dañados, regurgitados, defecados y botados. También se anotó el comportamiento de alimentación de los frugívoros tales como tiempo de la visita, tiempo de alimentación y transporte del fruto fuera del árbol, consignando la información en una tabla (Parrado-Rosselli 1997). Las aves se clasificaron como frugívoros legítimos; aves que digieren el pericarpio u otras partes del fruto y dejan intacta la semilla por regurgitación o defecación (Snow 1981) y "predadores"; destruyen la semilla (Gautier-Hion *et al.* 1985). Sólo se incluyeron para algunos análisis frugívoros que se alimentaron de los frutos de los árboles observados (Foster 1990, Parrado-Rosselli 1997).

6.6. Semillas bajo el parental - caída de frutos -

Para cada una de las especies en estudio se estimó la proyección del área de la copa sobre el suelo. En esta área se ubicaron trampas de 1m² elaboradas con hilo de polipropileno (Anexo 2), que cubrían el 5% del área de la copa (Howe 1990). El número de trampas varió de dos a seis. La revisión de las trampas se hizo cada

cinco días. Se estimó el número de frutos que se caen por factores diferentes a la frugivoría diurna registrada a nivel del dosel, como viento, precipitación y otros frugívoros diurnos y nocturnos no observados (con ayuda de las marcas dejadas en los frutos y semillas, como dientes, perforaciones, marcas de pico de aves y por com pers. indígenas de la región). Los frutos que cayeron dentro de las trampas, se clasificaron como intactos (verdes y maduros), probados (residuos de pulpa o solo la semilla), y dañados. En cada muestreo se removieron los frutos y semillas con el fin de excluirlos del siguiente registro.

6.7. Análisis de la información

La reducción del tamaño inicial de la cosecha de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*, se obtuvo en número de frutos por día por medio del valor de la pendiente obtenida de la regresión lineal entre el tiempo y el número de frutos diario. Por medio del coeficiente de correlación por rangos de Spearman (Zar 1984) se determinó si había relación entre el tamaño inicial de la cosecha y la altura, el D.A.P y la proyección de la copa. Adicionalmente con el fin de establecer si la disminución de los frutos estaba relacionada con el número inicial de frutos en las copas de los árboles y con el estado de maduración de los frutos, se correlacionaron las variables, reducción de frutos por día y tamaño inicial de la cosecha, y la reducción de frutos por semana con la maduración de los frutos por medio del mismo prueba. Para analizar si la remoción de los frutos de *D. chimantensis* estaba relacionada con la oferta de frutos maduros, se relacionó el número total de frutos removidos y el porcentaje de frutos maduros. Por medio del ya mencionado coeficiente de correlación se estableció la relación entre el número de frugívoros y el porcentaje de frutos maduros, y el número inicial de frutos, estos cálculos se hicieron para cada individuo de *D. chimantensis*. Para establecer si existía alguna relación entre el número de inicial de frutos en las copas de los árboles y el número de frutos probados encontrado en las trampas ubicadas bajo la proyección de la copa, se correlacionó el número de frutos probados y el tamaño inicial de la cosecha para cada individuo por especie.

Mediante un análisis de varianza por rangos (Kruskal- Wallis) se determinó sí el comportamiento de maduración de frutos fue igual o no entre los individuos por especie.

7. RESULTADOS

7.1. Características de los frutos

Los frutos de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum* son drupas que tienen por lo general una sola semilla y un olor fuerte a trementina. Los frutos y semillas de *D. chimantensis* son elipsoides y de mayor tamaño, peso y porcentaje de pulpa que los frutos de *P. paniculatum*, que son por lo general ovoides (Tabla 1). Los frutos de las dos especies presentan cubierta delgada y pulpa carnosa. Existe una gran variación en el color de los frutos, el tipo de dehiscencia y el color de la pulpa de la semilla. Mientras que los frutos de *D. chimantensis* maduran de verde a negro lustroso, son indehiscentes y la pulpa es verde (Anexo 3), los frutos de *P. paniculatum* mantienen el color verde hasta la madurez, son dehiscentes y el color de la pulpa es blanco (Anexo 4).

7.2. Características de los árboles y tamaño de la cosecha

En el presente estudio, el promedio de altura los árboles de *D. chimantensis* (n=5) fue de 17.2 ± 1.8 m. El DAP fue de 29.5 ± 10.8 cm y la proyección de la copa sobre el suelo tuvo un promedio de 74 ± 30.2 m² (Tabla 2). Por otro lado, la altura promedio de los árboles de *P. paniculatum* (n=5) fue de 15.6 ± 0.7 m, el DAP fue de 17.2 ± 1.9 cm y la proyección de la copa sobre el suelo de 49.8 ± 5.3 m². Respecto al tamaño inicial de la cosecha (número de frutos), *D. chimantensis* osciló entre 5012 y 216 frutos, mientras que *P. paniculatum* osciló entre 2200 y 330. El coeficiente de correlación por rangos de Spearman, mostró que no hay relación estadísticamente significativa entre el tamaño inicial de la cosecha y la altura, el DAP y la proyección de la copa de *D. chimantensis* ($r_s=0.72$ p > 0.05, n=5, $r_s=0.88$ p > 0.05, $r_s=0.88$ p > 0.05, n=5, respectivamente). En *P. paniculatum* tampoco se presentó relación estadística significativa entre el tamaño inicial de la cosecha y la altura ($r_s=-0.71$ p > 0.05, n=5), el tamaño inicial de la cosecha y D.A.P ($r_s=-0.56$ p>0.05, n=5), ni el tamaño inicial de la cosecha y la proyección de la copa ($r_s=0.52$ p>0.05, n=5).

Tabla 1. Características de los frutos de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Promedio y desviación estándar (D.S., n=50) del tamaño del fruto, tamaño de la semilla y peso del fruto. Porcentaje de pulpa, tipo de pulpa, tipo y grosor de la cubierta. (Ver archivo, TRABAJO DE GRADO TABLAS)

Tabla 2. Características de los árboles de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Promedio y desviación estándar (D.S.), de la altura, DAP, proyección de la copa y tamaño inicial de la cosecha. (ver archivo, TRABAJO DE GRADO TABLAS)

De diciembre a Junio el porcentaje promedio de frutos maduros de *Dacryodes chimantensis*, osciló entre el 9 y el 20% del total de la cosecha y se mostró un pico entre marzo y abril (Figura 5). Hubo grandes variaciones en el número de frutos maduros de los individuos de esta especie (Anexo 5). *Protium paniculatum* mostró un porcentaje promedio de frutos maduros entre el 6 y 15% durante el periodo de observación (diciembre a abril) (Figura 6). Se obtuvo una producción de frutos maduros más homogénea entre individuos (Anexo 6) y el porcentaje de frutos maduros aumentó entre febrero y marzo. El análisis de varianza por rangos (Kruskal wallis) mostró que la producción de frutos maduros fue igual entre los individuos para *D. chimantensis* ($H=4.4$ $P<0.05$) y *P. paniculatum* ($H= 6.5$, $P<0.05$).

7.3. Reducción de la cosecha

La reducción del tamaño inicial de la cosecha de *D. chimantensis* fue de $0.64 \pm 0.21\%$ frutos/día y para *P. paniculatum* $0.72 \pm 0.14 \%$ frutos/día. No se presentó una relación estadísticamente significativa entre la reducción de frutos por día y el tamaño inicial de la cosecha tanto en *D. chimantensis* ($r_s= 0.88$ $p > 0.05$, $n=5$) como para *P. paniculatum* ($r_s= 0.98$ $p>0.05$, $n=5$). Por otra parte, la reducción del número de frutos de *D. chimantensis* y *P. paniculatum* está positivamente correlacionado con el promedio de frutos maduros ($r_s = 0.59$ $p <0.05$, $n=13$) y ($r_s = 0.61$ $p = 0.05$, $n= 11$).

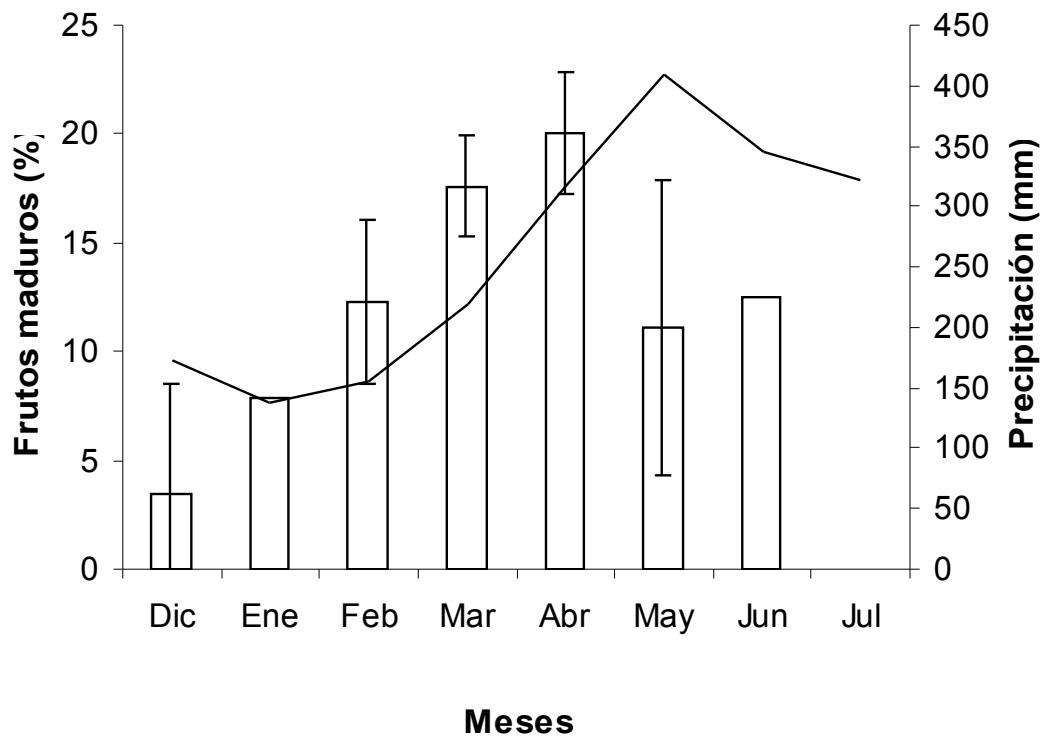


Figura 5. Porcentaje promedio de frutos maduros respecto al tamaño inicial de la cosecha de individuos de *Dacryodes chimantensis* de diciembre/99 a Junio/00. Promedio mensual promedio de precipitación (1979-1990). Fuente: Duivenvoorden & Lips 1993.

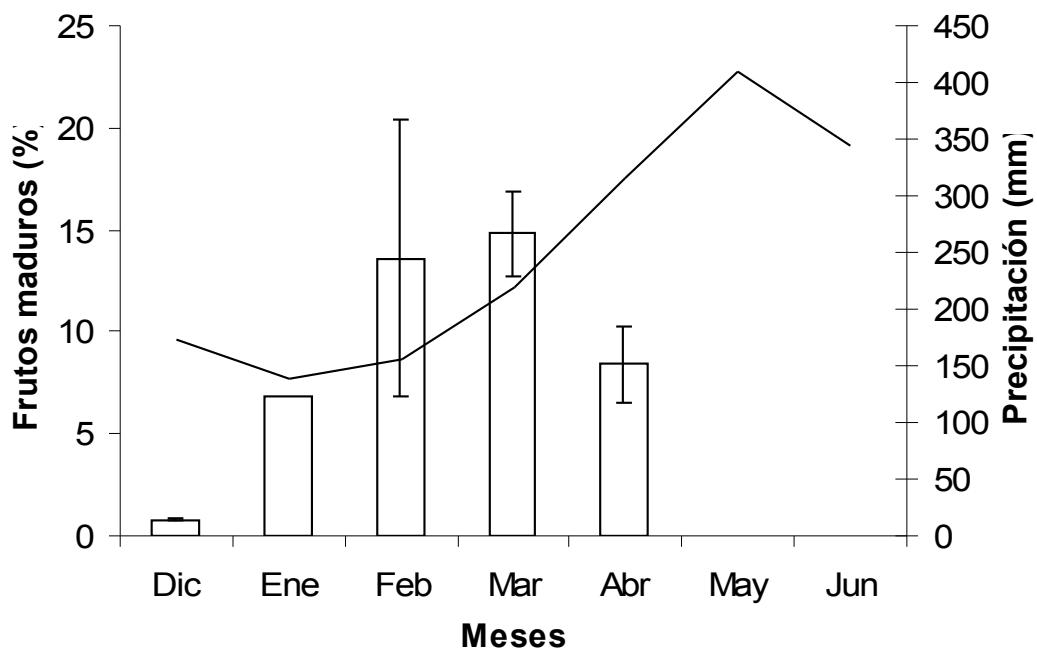


Figura 6. Porcentaje promedio de frutos maduros respecto al tamaño inicial de la cosecha de individuos de *Protium paniculatum* de diciembre/99 a Junio/00. Promedio mensual promedio de precipitación (1979-1990). Fuente: Duivenvoorden & Lips 1993.

7.4. Frugivoría y remoción de frutos

De Febrero a junio de 2000, 5 individuos de *Dacryodes chimantensis* se observaron por un total de 205 horas entre las 6:00 y las 18:00 hrs., y 5 individuos de *Protium paniculatum* se observaron 133 horas, en los mismos rangos del día. Seis (6) especies de aves visitaron los árboles de *D. chimantensis* (Tabla 3). La especie que mayor número de registros presentó fueron loros (Psittacidae) de la especie *Amazona festiva* (Anexo 7), mientras que el tucán *Ramphastos culminatus* (Ramphastidae) y el carpintero *Celeus elegans* (Picidae) solo presentaron 1 registro. De las especies que visitaron *D. chimantensis* únicamente se observaron consumiendo sus frutos y semillas los loros *Amazona amazonica* y *Amazona festiva* (Psittacidae). Por otra parte, durante la observación de *P. paniculatum*, no se registró la visita de ninguna especie de vertebrado frugívoro o no frugívoro.

La proporción promedio de frutos tomados (consumidos y/o botados) respecto al tamaño inicial de la cosecha de *D. chimantensis* por frugívoros, fue de 1.4 %. El porcentaje promedio de frutos tomados por frugívoros diurnos respecto al número de frutos maduros en el momento de la remoción fue 7.1%, aunque varió de forma importante de un árbol a otro (Figura 7). La relación entre el número total de frutos removidos de *D. chimantensis* por frugívoros diurnos y el porcentaje de frutos maduros, no fue estadísticamente significativa ($r_s=0.85$ $p > 0.05$, $n= 6$). Tampoco, se encontró una relación significativa entre el número de frugívoros / semana y el porcentaje de frutos maduros / semana ($r_s=0.24$ $p >0.05$, $n= 8$), ni entre el tamaño inicial de la cosecha que produjo el árbol y el número total de frugívoros observados en las copas de *D. chimantensis* ($r_s = 0.88$ $p > 0.05$, $n= 4$). Del total de frutos removidos por los animales que se alimentaron, el porcentaje de semillas botadas y dañadas por *A. amazonica*, fue de 15.4% y 84.6 % y por *A. festiva* 25.7 % y 74.3 % respectivamente (Figura 8). El promedio de la longitud de la visita de *A. amazonica* fue de 4.13 ± 1.82 min. y el tiempo de la alimentación fue de 4.05 ± 2.95 min. (en promedio 6.5 ± 3.5 frutos, $n=26$). La longitud de la visita para *A. festiva* fue de 3.36 ± 0.58 min. y la longitud de la alimentación fue de 3.07 ± 1.16 min (en promedio 4.4 ± 2.3 frutos, $n=35$ frutos). Por otro lado debido a que no se observaron visitas de frugívoros en *P. paniculatum*, no hubo registros de frugivoría ni remoción de frutos.

Tabla 3. Aves diurnas observadas en *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Si - No indica, eventos de alimentación. (Ver archivo, TRABAJO DE GRADO TABLAS)

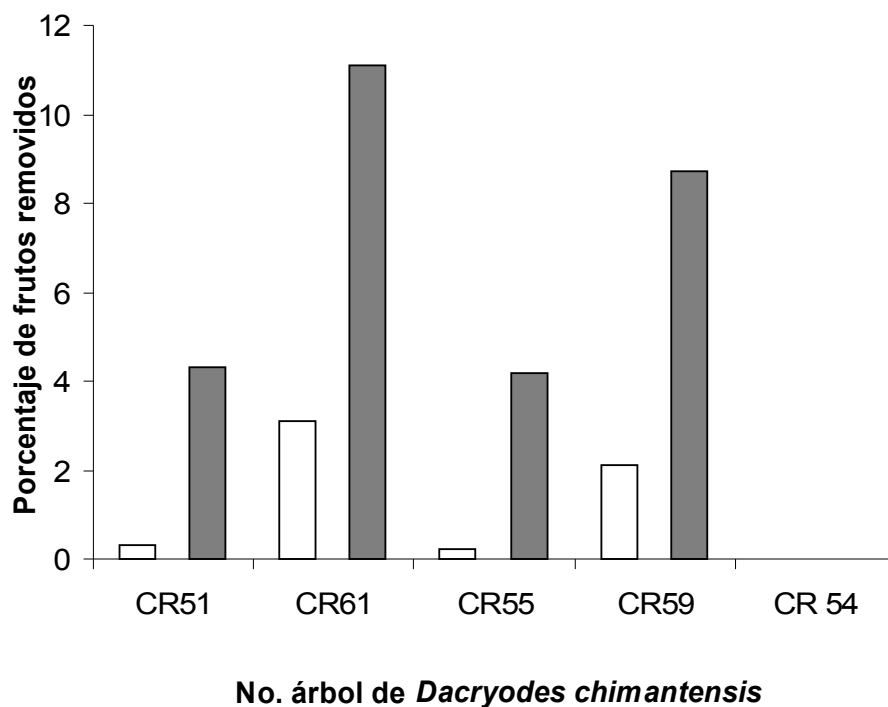


Figura 7. Porcentaje total de frutos removidos respecto al tamaño inicial de la cosecha en *Dacryodes chimantensis* (barras blancas) y porcentaje total de frutos removidos respecto al número de frutos maduros en el momento de la remoción (barras rayadas) por frugívoros diurnos.

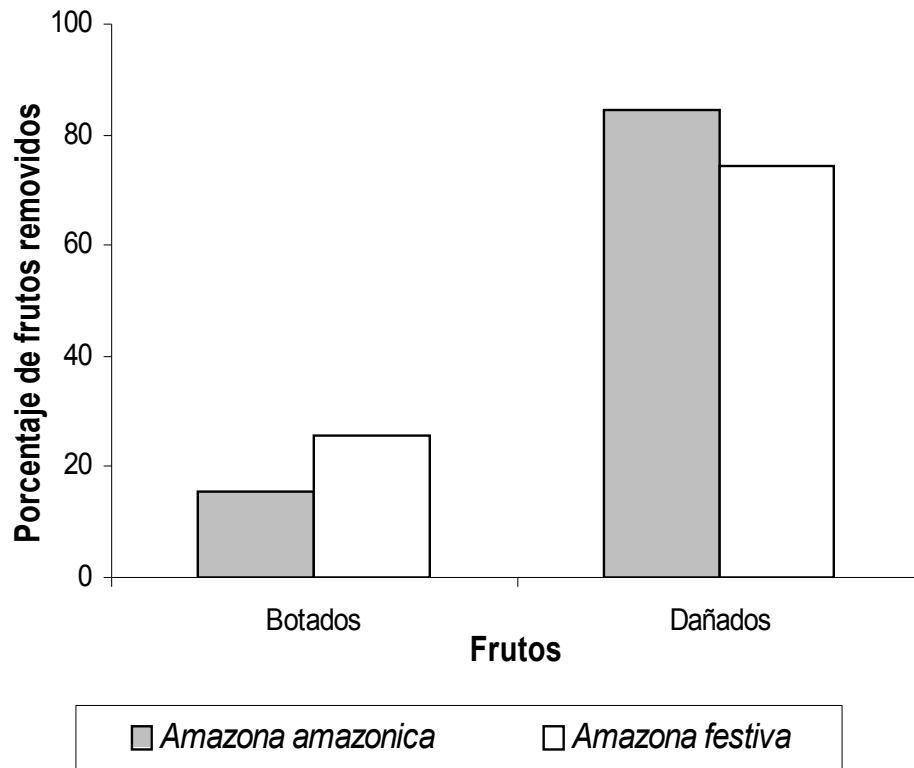


Figura 8. Porcentaje promedio de frutos botados y dañados respecto al total de frutos removidos de *Dacryodes chimantensis* por *Amazona amazonica* y *Amazona festiva*.

7.5. Trampas

En las trampas ubicadas bajo la proyección de la copa del parental sobre el suelo, se obtuvo que del total de los frutos / semillas encontrados de *Dacryodes chimantensis*, el 38.9% estaban probados. De estos, según las marcas observadas en las semillas, el 21% de las semillas fueron probadas por roedores, el 11.8% regurgitadas y el 6.1% probadas por insectos (ej. hormigas). El 31.6% fueron frutos intactos y el 29.5 % frutos y semillas dañadas por psittacidos, invertebrados, hongos (Figura 9). Por otro lado en las trampas de *Protium paniculatum* se encontró que del total de frutos encontrados en promedio el 40.3% fueron probados (el 6.8% de los frutos por insectos, ej. hormigas) (Figura 10). El 18.2% de las semillas estaban dañadas y el 41.5 % estaban intactos. Para ninguna de las dos especies se encontró relación significativa entre el número de frutos probados en las trampas y los tamaños de las cosechas, para *D. chimantensis* ($r_s= 0.8$, $P< 0.05$) y *P. paniculatum* ($r_s= 0.56$, $P< 0.05$).

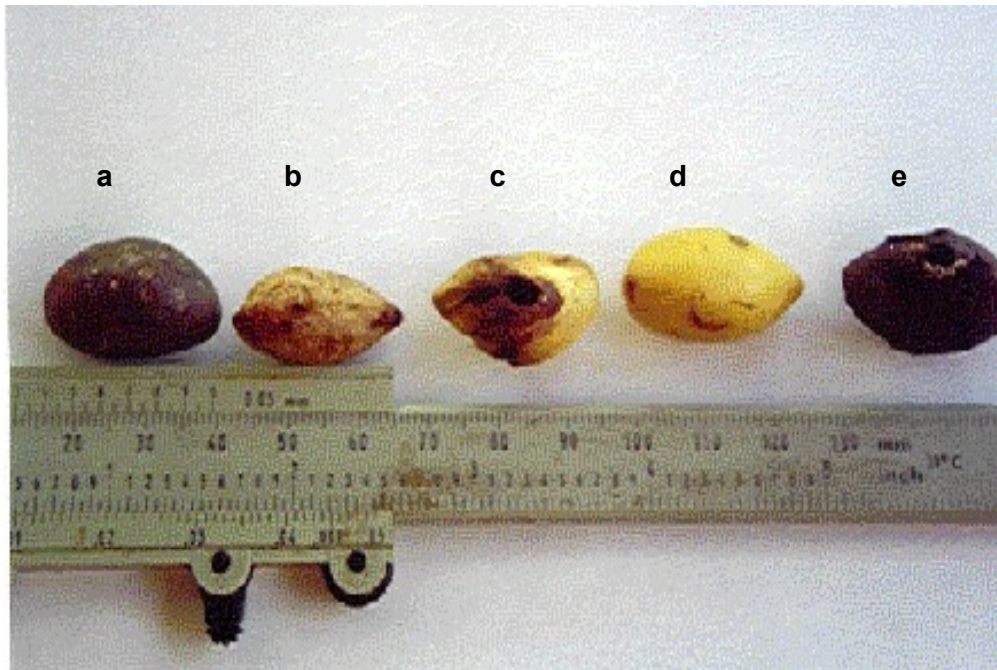


Figura 9. Frutos y semillas de *Dacryodes chimantensis*. a) fruto con perforaciones de insecto, b) semilla probada por roedor, c) semilla predada por loro, d) fruto intacto, probado por loro, e) dañado por hongo.

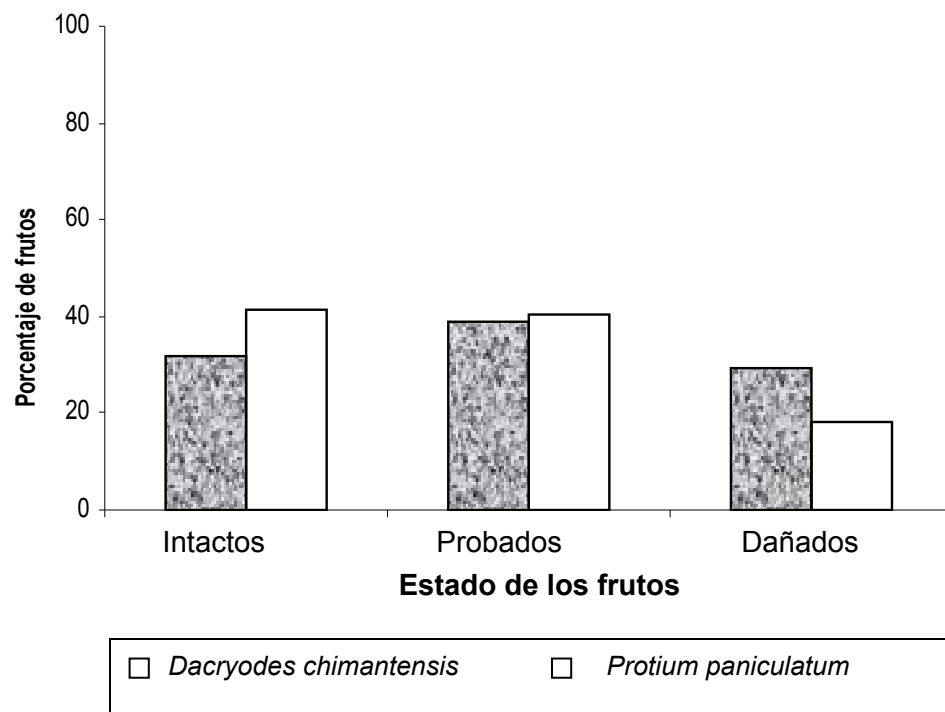


Figura 10. Porcentaje promedio de frutos intactos, probados y dañados, respecto al total de frutos encontrado en las trampas ubicadas bajo la copa de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*.

8. DISCUSIÓN

8.1. Producción de frutos

Los resultados obtenidos en el presente estudio muestran que por lo general los árboles de *Dacryodes chimantensis* son de mayor altura, D.A.P, proyección de la copa y tamaño inicial de la cosecha, que los árboles de *Protium paniculatum*. Aunque frecuentemente se ha descrito una relación entre el tamaño inicial de la cosecha, el DAP y la proyección de la copa (Bullock & Bawa 1981, Chapman *et al.* 1994), en ninguna de las dos especies se obtuvo una relación estadísticamente significativa entre dichas variables. De igual forma, no se presentó relación alguna entre el tamaño inicial de la cosecha y la altura. Parece entonces que, el tamaño inicial de la cosecha estaría más relacionado con factores abióticos como características edáficas (e.j. fertilidad, micrositio, drenaje), factores bióticos como el éxito en la polinización (Julliot 1997, Shibata *et al.* 1998, Nathan & Muller-Landau 2000), o simplemente a las características individuales de cada especie, como la genética y las tasas de crecimiento.

D. chimantensis y *P. paniculatum* fructificaron en la misma época del año de forma relativamente sincrónica y el comportamiento de producción de frutos maduros fue igual entre los individuos por especie. Por otro lado, la longitud de la fructificación y el pico de frutos maduros varió de una especie a otra. La fructificación de *D. chimantensis* se extiende desde la época seca (diciembre) hasta mediados de la época lluviosa (junio) y el pico de frutos maduros (marzo-abril) coincide con la época de mayor número de especies con fruto en el dosel del bosque (Prieto 2001). La fructificación de *P. paniculatum* es más corta, pues comienza en la época seca (diciembre) y finaliza a principios de la época lluviosa (abril), además, el pico de frutos maduros ocurre entre febrero y marzo, periodo de transición en el bosque en el cual el número de especies con frutos carnosos de dosel se incrementa (Prieto 2001). Se observó que la maduración de los frutos coincide con el incremento de la precipitación, probablemente la producción de frutos en esta época sea uno de los factores que contribuyen con la germinación de las semillas (Garwood 1982). Por otro lado, parece ser que las dos especies presentan producciones en masa de

semillas. Esta, se presenta en diferentes árboles individuales con pequeñas cosechas, la “sincronía” permite una disponibilidad de frutos durante un lapso de tiempo, que ayuda o es una estrategia para saciar a los predadores, ya que como se mencionó anteriormente existe una gran variación en el número de frutos maduros, lo que ofrece un recurso permanente que permite a algunas semillas escapar a la predación. Y probablemente, al igual que lo reportado por Fleming *et al.* 1993 y Shibata *et al.* 1998, se aumente la posibilidad de asegurar el futuro éxito reproductivo de la planta.

8.2. Reducción de frutos

Como era de esperarse, se presentó una relación positiva significativa entre la maduración de los frutos y la reducción de los mismos en las dos especies, pues aparte de la frugivoría diurna también inciden en la reducción otros factores como la precipitación, el viento, la frugivoría nocturna y en el caso de *Protium paniculatum*, la dehiscencia de los frutos. Aunque las observaciones sobre frugivoría diurna en dosel muestran diferencias entre las dos especies, ya que en *P. paniculatum* no se observó frugivoría diurna, los resultados encontrados en las trampas ubicadas en el suelo indican que los frutos de las dos especies son igualmente consumidos. Por otro lado, la reducción diaria de los frutos en las copas de los árboles, fue coherente con la frugivoría observada en *Dacryodes chimantensis* y *P. paniculatum*.

8.3. Registros de frugivoría

D. chimantensis, presentó frugivoría diurna, mientras que *P. paniculatum* no. No obstante, esta fue muy baja respecto a otros estudios sobre la frugivoría de diferentes especies de plantas tropicales (Howe & Smallwood 1982, Loiselle & Blake 1990, Galetti 1993, Matos & Watkinson 1998), entre las que se encuentran algunas especies de Burseraceae (Howe 1980, Howe 1982, Foster 1985, Howe 1990, Böhning-Gaese *et al.* 1995, Böhning-Gaese 1999). Por ejemplo, en el presente estudio el porcentaje de frutos removidos por frugívoros en promedio no excedió el 8%, mientras que en *Tetragastris panamensis* este fue de 27.8% (Howe 1980) y fue considerado bajo. La frugivoría probablemente, es un poco más alta en los árboles

en estudio, pues a parte de las especies registradas, también se observaron loros de la especie *Pionites melanocephala* y otra especie de tucán (*Ramphastos sp.*) (com. pers., Esteban Rodríguez, Ezequiel Ayarce, indígenas de la región) consumiendo frutos y semillas de *Dacryodes chimantensis*, pero probablemente no en un porcentaje significativo. Adicionalmente, la mayoría de visitas fueron de loros que son conocidos como malos dispersores y predadores de semillas (Howe 1977, 1980, 1982, Snow 1981, Gautier-Hion *et al.* 1985, Galetti 1993, Böhning-Gaese *et al.* 1995, Böhning-Gaese 1999), pues por lo general destruyen o sueltan la semilla bajo el parental y no se observaron dejando ninguna semilla lejos de la copa del parental por endozoocoria o sinzoocoria. Además presentan tiempos de visita prolongados en comparación a otros estudios (Galetti 1993), lo que podría incrementar la proporción de semillas regurgitadas y defecadas bajo el parental. Sin embargo, no se debe descartar la posibilidad de que los loros puedan contribuir en la dispersión de semillas lejos de la copa del parental, ya sea por ingestión o por transporte accidental y en consecuencia tener efectos positivos en el establecimiento de las plántulas (Parrado-Rosselli 1997, Böhning-Gaese *et al.* 1999). Así mismo, las visitas esporádicas de grandes frugívoros, en este caso de *Ramphastos sp.*, pueden tener un efecto positivo en la dispersión primaria de semillas, debido a que al depositar un menor número de semillas por agregado fecal se minimiza la competencia y el riesgo de predación (Howe *et al.* 1985, Jordano 1992), generando como consecuencia el establecimiento de la semilla en un nuevo parche o sitio del bosque.

Por otro lado, en *Protium paniculatum* no se registro remoción diurna de frutos por frugívoros y por consiguiente la dispersión primaria diurna observada fue nula. Sin embargo, la evidencia recogida en las trampas indica que hay consumo de frutos pero que probablemente no es diurno. Esto es respaldado con el síndrome de los frutos y características de la planta, pues el color blanco de la pulpa, su aroma distintivo, las cosechas sincrónicas en un periodo de transición de baja a alta oferta de frutos en el bosque, pueden ser una fuente alterna de alimento para murciélagos en periodos de bajos recursos de acuerdo a lo encontrado por Korine *et al.* 2000. Por lo que la dispersión primaria probablemente ocurre de noche. Esto coincide con observaciones de *Tetragastris*, un género que está muy relacionado evolutivamente

con el género *Protium*, estos dos géneros pertenecen a la tribu Protieae (Daly 1989). En los periodos de baja oferta de alimento, los frutos de *Tetragastris* muestran marcas en la semilla que indican un consumo por murciélagos (Howe 1990). Por otro lado, las características de los frutos de *Protium paniculatum* son muy similares a las de los frutos de *Tetragastris*, los cuales son dulces, fácilmente digeribles, muestran dos colores definidos y se presentan de día y de noche, lo que constituye un síndrome generalizado de diseminación que depende de diferentes tipos de dispersores tanto diurnos como nocturnos (ej. coatíes y/o micos) (Howe 1982).

Es posible que el consumo de los frutos de las dos especies en estudio, pueda darse por otros animales. Esto se infiere, porque cerca de los árboles de *Dacryodes chimantensis* (T. Prieto, com. pers.) y *P. paniculatum* se encontraron agregados fecales de semillas, sin rastros de pulpa ni marcas en la semillas, característico de consumo por mamíferos (Howe 1993).

8.4. Efecto del tamaño de la cosecha en la frugivoría

Para *D. chimantensis*, no se encontró preferencia de los frugívoros diurnos por cosechas de algún tamaño en particular, coincidiendo con otros estudios sobre frugivoría en plantas tropicales (Howe 1982, Howe & Smallwood 1982, Wheelwright *et al.* 1984, Galetti 1993, Böhning-Gaese *et. al.* 1995, Mack 1997, Böhning-Gaese 1999, Levey & Benkman 1999). Tampoco se obtuvo una relación significativa entre el porcentaje de frutos maduros y el número de frutos observados removidos, ni entre número de frutos maduros y el número de frugívoros observados. En *P. paniculatum* no se infiere lo mismo debido a que no se presentaron registros de frugivoría diurna y tampoco se encontró relación entre los frutos encontrados en las trampas y los tamaños de las cosechas.

8.5. Factores que afectan la remoción de frutos

Debido a que las plantas presentan una dispersión limitada, la remoción de frutos parece estar afectada por factores como la oferta y la disponibilidad de frutos

carnosos en el bosque, pues como *Dacryodes chimantensis* coincide con el periodo de mayor número de especies con fruto en el bosque (Prieto 2001), se generó una mayor oferta de manera que los frugívoros pueden optar por otros recursos. Esto difiere de *Protium paniculatum* al presentar el pico de frutos maduros en un periodo de transición hacia el incremento en la oferta de frutos, lo cual puede condicionar la presencia de los frugívoros en el bosque, debido a que muchos de estos frutos probablemente no estuvieron disponibles para consumo (estado de madurez). Resulta importante resaltar que en el área de estudio a comparación de otros bosques ej. planos inundables, para esa misma época la presencia de frugívoros y dispersores en el bosque en general fue baja. El patrón de consumo de frutos se vio afectado también porque las dos especies presentaron una baja oferta de frutos maduros en las copas de los árboles durante la mayor parte de la fructificación. A pesar del incremento de especies con frutos en el bosque para esta época (Prieto 2001), el vecindario cercano a los árboles estudiados no presentó cosechas de frutos carnosos atractivos para los frugívoros, además la mayoría de los árboles presentaron cosechas de tamaños pequeños, que pudieron resultar difíciles de localizar por frugívoros diurnos de dosel, de igual forma pudo influir la biología de sus consumidores (comportamiento de grupo y social, interrupciones de forrajeo o de frecuencia, entre otras) (Howe 1980, Loiselle & Blake 1990, Willson *et al.* 1993). En consecuencia de esta dispersión primaria limitada, probablemente para *D. chimantensis* y *P. paniculatum* la dispersión secundaria puede estar jugando un papel importante en la distribución de las semillas y el establecimiento de las plántulas, pues aunque el consumo de frutos de las dos especies no es muy alto, una proporción similar de frutos se encontró probada bajo el parental.

Finalmente, la baja dispersión de semillas, puede tener efectos importantes en la distribución espacial de las especies. Se observaron altas cantidades de semillas, frutos y plántulas, tanto bajo la copa de *D. chimantensis* como de *P. paniculatum*, algunas de las semillas se encontraron predadas, probablemente las altas densidades incrementan la mortalidad, como lo sugieren investigaciones realizadas en *D. chimantensis* (Londoño 2000) y como lo demuestran los estudios en plantas tropicales realizadas por Janzen (1970) y Connell (1971). Por otro lado, como se mencionó anteriormente la fructificación sincrónica de las especies, permite el

escape de algunas de las semillas a la predación, de manera que se da la posibilidad de que las semillas se establezcan en la cercanía del parental, al encontrar micrositios apropiados para el este fin.

La baja frugivoría en este estudio y las cortas distancias de dispersión (Londoño 2000, obs pers.), pueden estar afectando la distribución espacial de las dos especies y pueden sugerir una distribución agregada de semillas y plántulas. Esto se corrobora con investigaciones en el área de estudio que han reportado que los árboles de *D. chimantensis* y *P. paniculatum* presentan distribuciones agregadas (Parrado *et al.* datos no publ). Lo mismo se ha comprobado en otras investigaciones donde una dispersión limitada tiene consecuencias en la distribución espacial y en la estructura de las poblaciones (Howe & Smallwood 1982, Lott *et al.* 1995, Matos & Watkinson 1998, Wenny 2000 a y b,). Además existen otros estudios de distribución espacial en poblaciones de árboles tropicales que muestran agregación en la distribución de las especies (Condit *et al.* 2000).

9. CONCLUSIONES

- *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum* presenta una dispersión limitada respecto a la frugivoría diurna, lo que puede generar distribuciones agregadas de las plantas adultas.
- La frugivoría de *D. chimantensis* fue baja y la mayoría de registros fueron loros que se consideran malos dispersores y predadores de semillas.
- En *D. chimantensis* no existe preferencia de los frugívoros por algún tamaño de cosecha en particular.
- La frugivoría diurna observada en *P. paniculatum* fue nula, probablemente esta ocurra de noche.
- Aunque las observaciones sobre frugivoría diurna en dosel muestren diferencias entre las dos especies en estudio, se pudo establecer por los frutos encontrados en las trampas que las dos especies son igualmente consumidas, en cuanto a porcentaje de frutos.
- *D. chimantensis* y *P. paniculatum* no comparten un grupo similar de frugívoros y dispersores diurnos de semillas.
- Parece ser, que las producciones en masa de semillas de las dos especies se presentan en diferentes árboles con cosechas de tamaños pequeños. Este comportamiento parece ser propio de las dos especie.

10. RECOMENDACIONES

- Se sugieren investigaciones sobre frugivoría y dispersión primaria nocturna (calidad y cantidad de semillas dispersadas) de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum* en el dosel.
- Es necesario establecer los agentes consumidores y dispersores secundarios diurnos y nocturnos de las semillas de *D. chimantensis* y *P. paniculatum*, para determinar el efecto que tienen en la “sombra de semillas”.
- Realizar un seguimiento de los procesos de post dispersión (ej. germinación y crecimiento de plántulas cerca y lejos del parental), para entender las consecuencias de la dispersión de semillas y las dinámicas de las poblaciones de semillas.
- Evaluar la germinación de las semillas de los frutos verdes y maduros, para determinar cual de los estados de maduración presenta una mayor viabilidad para la planta.
- Se sugieren censos de frugívoros en la zona de estudio, ya que como se mencionó anteriormente hubo una baja presencia de los mismos.
- Es necesario realizar estudios a largo plazo para determinar la producción de semillas y la dispersión diurna con un tamaño de muestra mayor y en árboles agregados, probablemente los árboles cambian sus cosechas de un año a otro, la agregación de plantas con producciones de frutos sincrónicas pueden ofrecer un recurso disponible que tiende a incrementar la presencia de frugívoros.
- Es importante evaluar a *P. paniculatum* como especie importante en periodos de escasez, pues como se observó ésta especie puede ser una importante fuente de alimento en periodos de bajos recursos.

11. LITERATURA CITADA

- Alcántara, J. M., Rey, P. J., Varela, F. & Sánchez-Lafuente, A. M. 2000. Factors shaping the seedfall Pattern of a bird- Dispersed plant. *Ecology*; 81(7): 1937-1950.
- Böhning-Gaese, K., Gaese, B. H. & Rabemanantsoa, S. B. 1995. Seed dispersal by frugivorous tree visitors in Malagasy tree species *Commiphora guillaumini*. *Ecotropica*1: 41-50.
- Böhning-Gaese, K., Gaese, B. H., Rabemanantsoa, S. B. 1999. Importance of primary and secondary seed dispersal in Malagasy tree *Commiphora guillaumini*. *Ecology* 80: 821-832.
- Bullock, S. H. & Bawa, K. S. 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in Costa Rican rain forest. *Ecology* 62:1494-1504.
- Chapman, C., Chapman, L. & Wrangham, R. 1994. Indices of habitat-wide Fruit Abundance in Tropical Forests. *Biotropica* 26: 160 - 171.
- Clark, D. A. & Clark, D. B. 1981. Effects of the seed dispersal by animals on the regeneration of *Bursera graveolens* (Burseraceae) on Santa Fe Island, Galapagos. *Oecología* 49:43-75.
- Connell, J. H. 1971. One the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pág. 298 - 312. En P.J. Den Boer and G. Gradwell, editors. *Dynamics of populations*. PUDOC, Wageningen, The Netherlands.
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Hubell, S. P., Foster R. B., Itoh, A., LaFrankie, J. V., Lee, H. S., Losos, E., Manokaran,

- N., Sukumar, R. Yamakura, T. 2000. Spatial Patterns in the Distribution of Tropical tree Species. *Science* 288: 1414-1418.
- Cuatrecasas, J. 1958. Aspectos de la Vegetación Natural de Colombia. *Rev. Acad. de C. Ex. Fis. y Nat.*
 - Dalling, J. W., Swaine, M. D, Garwood, N. C. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79: 564-578.
 - Daly, D. 1989. Studies in Neotropical Burseraceae. II. Generic limits in New World *Protieae* and *Canarieae*. *Brittonia* 41:17-27.
 - Debussche, M. & Isenmann, P. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in Mediterranean region. *Oikos* 56: 327-338.
 - Duivenvoorden, J. F. & Lips, J. M. 1993. Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Memoria explicativa de los mapas. 301p. Estudios en la Amazonía colombiana, Tropenbos- Colombia, Bogotá.
 - Fleming, T. H. 1979. Do Tropical Frugivores Compete for Food?. *American Zoologist* 19:1157-1172.
 - Fleming, T. H., Venable, D. L. & Herrera, 1993. Opportunism vs. Specialitation: the evolution of dispersal strategies in fleshy fruited plants. 107-120p en: T. H. Fleming and Estrada (eds). *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers, Belgium.
 - Foster, S. A. & Janson, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in Tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.
 - Foster, M. S. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. *The Condor* 92: 844 – 854.

- Galetti, M. 1993. Diet of the Scaly-headed parrot (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 25: 419 – 425.
- Garwood, N. C. 1982. Seasonal rhythm of seed germination in a Semideciduous Tropical forest. Pp 173-185 en: *The ecology of a tropical forest* (eds.). Eigbert G. Ligh, Jr. Washington D. C. Smithsonian Institution press.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J-M., Quris, R., Feer, F., Sourd, J-P., Decoux, G., Dubost, L., Emmons, C., Erard, P., Hecketsweiller, A., Mougazi, Roussilhon C., & Thiollay J-M. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest, vertebrate community. *Oecologia* 65: 324-337.
- Gentry, A .H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on enviromental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Herrera, C. M. & Jordano, P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds, the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs* 51:203-218.
- Herrera, C. M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. Pp 5-18. En Estrada, A., Fleming T. H. & Dordrecht, Dr. W (eds). *Frugivores and seed dispersal*. Netherlands, Holanda.
- Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. H., Hatheway, T. Liang & Tosi J. A. 1971. *Forest Environments in Tropical Life Zones a Pilot Study*. Pergamon press, Oxford.

- Howe, H. F. 1977. Bird activity and Seed Dispersal of a tropical Wet Forest tree. *Ecology* 58: 539-550.
- Howe, H. F. 1980. Monkey Dispersal and Waste of Neotropical fruit. *Ecology*; 61: 994-959.
- Howe, H. F. 1982. Producción de frutos y actividad animal en dos árboles tropicales. Pp. 259-269 en: Leigh EG, A. S. Rand & D. M. Windsor (eds). *The ecology of a tropical Forest*. Smithsonian Institution press. Washington D. C.
- Howe, H. F. 1990. Seed Dispersal by birds and Mammals: implications for seedling demography. Pp. 191-218. Paris, editores Bawa, KS & M. Handley. *Reproductive Ecology of tropical forest plants. Man on the biosphere series*. Unesco.
- Howe, H. F. 1993. Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *Vegetatio* 107/108: 149-162.
- Howe, H. F. & Vande Kerckhove, G. A. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* 60: 180-189.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, H. F., Schupp, E. W. & Westley, L. C. 1985. Early Consequences of Seed Dispersal for a Neotropical Tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781–791.
- Hubbel, S. P. 1998. The maintenance of diversity in a neotropical tree community: conceptual issues, and challenges ahead. En *Forest biodiversity research, monitoring and model: Conceptual background and Old World case studies* (F. Dallmeier & J. A. Cominsky, Eds). UNESCO and The Parthenon Publishing Group, Paris. P 17-44.

- Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit Morphology to Dispersal Agents in a Neotropical Forest. *Science* 219: 187-189.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp. 105-156 en: Fenner, M. (ed). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International. Wallingford. United Kingdom.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical rain forest. *Journal of ecology* 85: 431-440.
- Kalisz, S., Tonsor, S. J., Thiede, D. A., Voigt, S. Hanzawa, F. M. 1999. Ant-mediated seed dispersal alters pattern of relatedness in a population of *Trillium grandiflorum*. *Ecology* 80:2620–2634.
- Kaplin, B. A., Munyaligoga, V., Moermond, T. C., 1998. The influence of temporal changes in fruit availability on diet composition and seed handling in Blue Monkeys (*Cercopithecus mitis doeggetti*). *Biotropica* 30: 56-71.
- Korine, C., Kalko, E. K., Herre, E. A., 2000. Fruit characteristic and factors affecting fruit removal in a Panamanian community of strangler figs. *Oecología* 123: 560-568.
- Larson, D. L. 1996. Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: the plant's perspective. *Oikos* 76: 113-120.
- Levey, D. J. 1987. Seed size and fruit handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 129: 473-485.
- Levey, D. J. & Benkman, C. W. 1999. Fruit-seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 41- 43.

- Loiselle, B. A. & Blake, J. G. 1990. Diets of understory fruit-eating birds in Costa Rica: seasonality and resource abundance. *Studies in Avian Biology* 13: 91-103.
- Loiselle, B. A. & Blake, J. G. 1993. Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a neotropical lowland wet forest. *Vegetatio* 107/108: 177-189.
- Loiselle, B. A. & Blake, J. G. 1999. Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology* 80:330–336.
- Londoño, C. 2000. Efecto de la distancia y la densidad en la predación y la remoción de semillas de *Dacryodes chimantensis* (Burseraceae) en la Amazonía colombiana. Bogotá. Trabajo de grado (Biólogo). Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de ciencias. Departamento de Ciencias Básicas. Carrera de Biología.
- Londoño, C. & Alvarez, E. 1997. Composición florística de los Bosques “*Tierra Firme* y *Vársea*” en la región de Araracuara, Amazonía colombiana. *Caldasia* 19: 431-463.
- Lott, R. H., Harrington, G. N., Irvine, A. K. & McIntyre, S. 1995. Density-dependent Seed Predation and Plant Dispersion of the Tropical Palm *Normanbya normanbyi*. *Biotropica* 27: 87-95.
- Mack, A. L. 1997. Spatial distribution, fruit production and seed removal of a rare, dioecious canopy tree species (*Aglia aff. Flavida* Merr. Et Perr.) in Papua New Guinea. *Journal of Tropical Ecology* 13: 305-316.
- Martin, P & Bateson, P. 1986. Measuring behavior: an introductory guide. Cambridge University press. 200p.

- Martínez, M. C. 1998. La Familia Burseraceae en Colombia con énfasis en la Etnobotánica Ticuna de San Martín de Amacayacu, Amazonas (Colombia). Trabajo de grado (Biólogo). Universidad Nacional de Colombia. Programa de Botánica Económica del Instituto de Ciencias Naturales. Carrera de Biología. Bogotá.
- Matos, S. D. & Watkinson, A. R. 1998. The fecundity, seed, and seedling Ecology of the Edible Palm *Euterpe edulis* in Southeastern Brazil. *Biotropica* 30: 595-603.
- Moermond, T. C., Deslow, J. S., Levey, D. J. & Santana, C. E. 1986. The influence of morphology on fruit choice in neotropical birds. Pp 137-146 en: Estrada A and Fleming T.H. (eds). *Frugivores and seed dispersal*. USA
- Molinari, J. 1993. El mutualismo entre frugívoros y las plantas en las selvas tropicales: aspectos paleobiológicos, autoecologías, papel comunitario. *Acta Biol.Venez* 14: 1-44.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H, C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends of Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Ortiz-Pulido, R & Rico-Gray, S. 2000. The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *Oikos*: 91(3).
- Parrado-Rosselli. A. 1997. Efecto del tamaño del fruto en el éxito de la dispersión de semillas de algunas especies de plantas del bosque Amazónico. Trabajo de grado (Biólogo). Universidad de Los Andes. Facultad de ciencias. Departamento de Ciencias Biológicas. Carrera de Biología. Bogotá. 70p.

- Pratt, T. K. & Stiles, E. W. 1983. How long Fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *The American Naturalist* 122: 797-805.
- Prieto, L.T. 2001. Oferta de frutos de un bosque del plano sedimentario terciario por medio de trampas de frutos y observación desde el dosel. Trabajo de grado (Biólogo). Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de ciencias. Departamento de Ciencias Básicas. Carrera de Biología.
- PRORADAM. 1979. Proyecto radargramétrico del Amazonas. En la Amazonía colombiana y sus recursos. IGAC. Bogotá.
- Sargent, S. 1990. Neighborhood Effects on Fruit Removal by birds: A Field Experiment with *Viburnum dentatum* (Caprifoliaceae). *Ecology* 71: 1289-1298.
- Shibata, M., Tanaka, H. & Nakashizuka, T. 1998. Causes and consequences of mast seed production of four co-occurring *Carpinus* species in Japan. *Ecology* 79: 54-64.
- Shupp, E. W. 1992. Quantity, quality and the effectiveness of Dispersal by Animals. *Vegetatio* 103/104: 1-15.
- Snow, D. W. 1962. The natural history of Oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W.I. Part 2. *Zoologica*. Nueva York. 47: 199-221.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous Birds and their Food Plants: A World Survey. *Biotropica* 13: 1-14.
- Sork, V. L. 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus spp.*). *Vegetatio* 107/108:133 –147.

- Stevenson, P. R., Castellanos, M. C. & Orrantia, J. C. 1997. Dispersión diferencial de semillas de Hobos (*Spondias spp.*) por micos churucos (*Lagothrix lagotricha*) y su relación con la morfología de los frutos. Universitas Scientiarium, Revista de la Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana 4: 135-144.
- Stevenson, P., Quiñones M. J., Castellanos, M. C. 2000. Guía de frutos de los bosques del Río Duda. Netherlands committee for UICN, Tropical Rain Forest Programme. Asociación para la defensa de la reserva de La Macarena, Colombia.
- Steyermark, A. J., Berry, P. E. & Hoist, B. K. 1997. Flora of Venezuelan Guyana. Vol 3. St Louis Missouri. U.S.A. Missouri Botanical Garden. Pp 668-728.
- Stiles, F. G. 1985. On Role of birds in the Dynamics of Neotropical Forest. En A. W Dinamond and T.E. Lovejoy (eds). Conservation of tropical forest birds. Pp 49-59. ICBP Technical Publication: 4. Cambridge, England.
- Tobón, C. M. 1999. Monitoring and modelling Hydrological Fluxes in support of Nutrient Cycling Studies in Amazonian Rain Forest Ecosystems. Stichting Tropenbos. Netherland. 169 p.
- Van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Berlin, Heidelberg, Nueva York.
- Vásquez, M. R. 1997. Flórlula de las Reservas Biológicas de Iquitos Perú. St Louis Missouri. U.S.A. Missouri Botanical Garden.
- Wenny, D. G. 2000 a. Seed dispersal of a high quality fruit by Specialized Frugivores: High quality dispersal?. Biotropica 32: 327-337.
- Wenny, D. G. 2000 b. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a Neotropical montane tree. Ecological Monographs 70: 331-351.

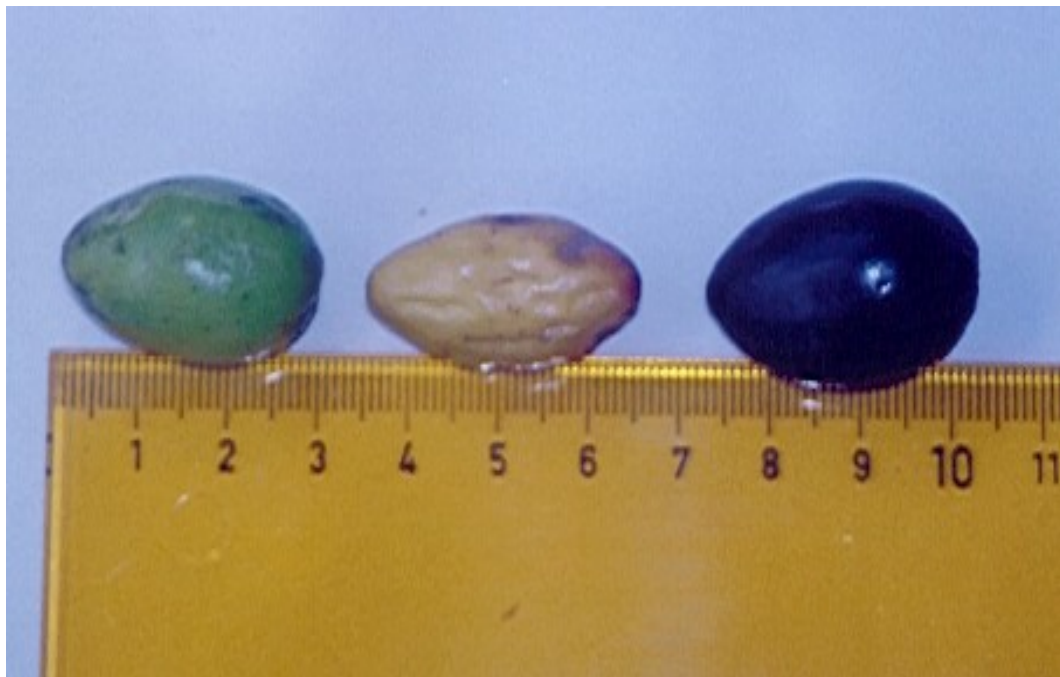
- Wheelwright, N. T., Haber, W. A., Murray, K. G., Guindon, C. 1984. Tropical Fruit-eating Birds and their Food Plants: A survey of a Costa Rican Lower Montane Forest. *Biotropica* 18: 173-192.
- Willson, M. F., Graff , D. A. & Whelan, C. J. 1990. Color preferences of frugivorous birds in relation to the colors of fleshy fruits. *The condor* 92: 545-555.
- Willson, M. F. & Whelan, C. J., 1993. Variation of Dispersal Phenology in a Bird-Dispersed Shrub, *Cornus Drummondii*. *Ecological Monographs* 63:151-172.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical análisis*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.



Anexo 1. Técnica de cuerda simple, ascenso al dosel.



Anexo 2. Trampas de 1m² elaboradas con hilo de polipropileno y ubicadas en el suelo bajo la proyección de la copa de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*.



Anexo 3. Frutos de *Dacryodes chimantensis*. De izquierda a derecha frutos verdes (verde y amarillo) y fruto maduro (negro).



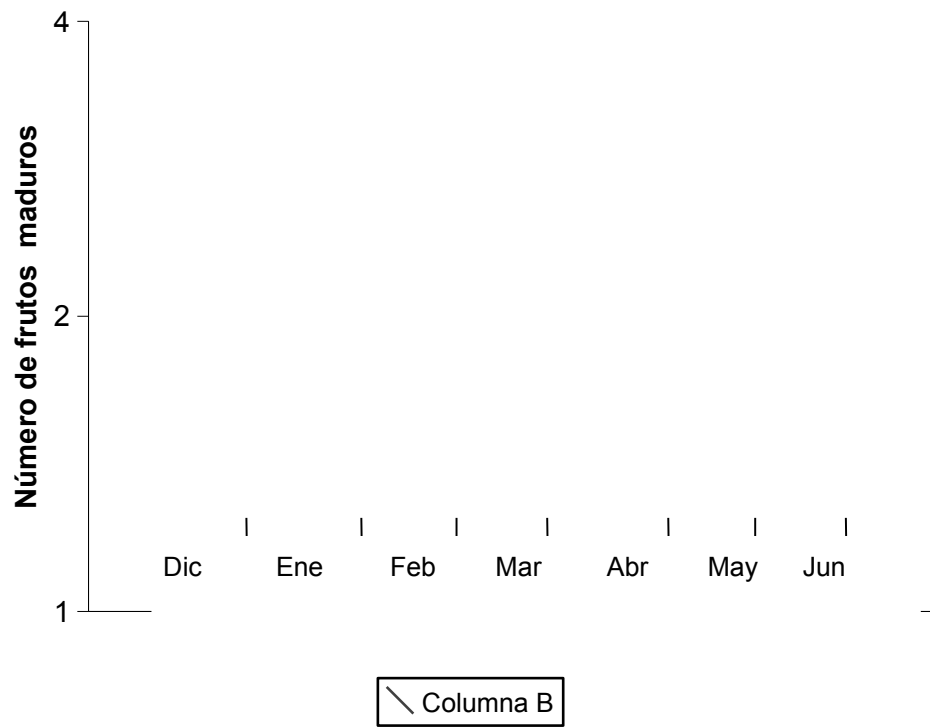
Anexo 4. Frutos inmaduros de *Protium paniculatum*.

Anexo 5. Número de frutos maduros a lo largo de los meses de estudio de cinco individuos de *Dacryodes chimantensis*. (Ver archivo, TRABAJO DE GRADO, ANEXO 5 Y 6)

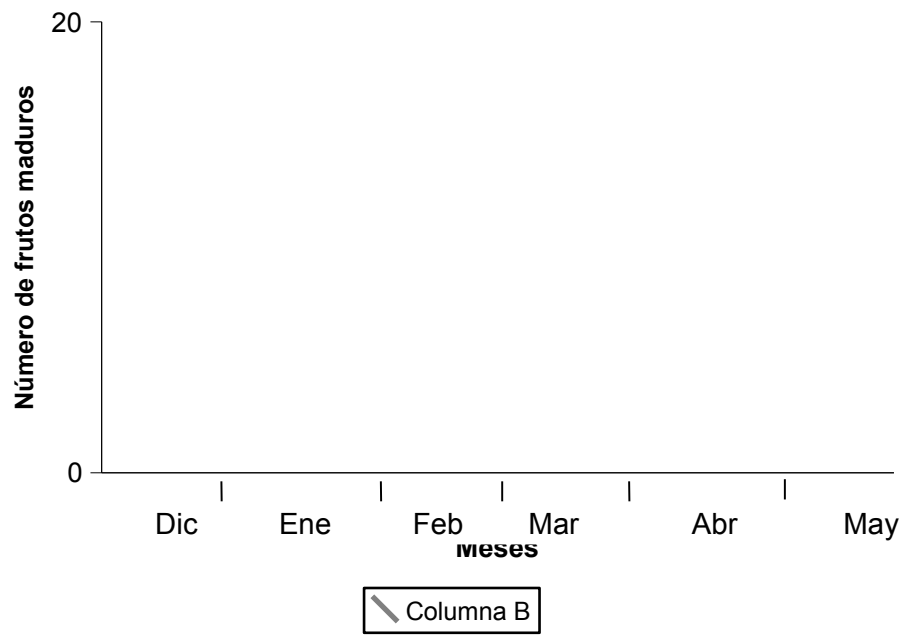
Anexo 6. Número de frutos maduros a lo largo de los meses de estudio de cinco individuos de *Protium paniculatum*. (Ver archivo, TRABAJO DE GRADO, ANEXO 5 Y 6)



Anexo 7. *Amazona festiva* alimentándose de un fruto maduro de *Dacryodes chimantensis*.



Anexo 5. Número de frutos maduros a lo largo de los meses en estudio de cinco individuos de *Dacryodes chimantensis*.



Anexo 6. Número de frutos maduros a lo largo de los meses en estudio de cinco individuos de *Protium paniculatum*.

Tabla 1. Características de los frutos de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Promedio y Desviación estándar (D.S., n=50) del fruto, tamaño de la semilla y peso del fruto. Porcentaje de pulpa, tipo de pulpa, tipo y grosor de la cubierta.

Especie	Tamaño fruto (cm)		Tamaño semilla (cm)		Peso frutos (gr)		Pulpa (%)	Tipo de pulpa	Tipo de cubierta
	Largo \pm D.S	ancho \pm D.S	Largo \pm D.S	ancho \pm D.S	Fresco	Seco			
<i>Dacryodes chimantensis</i>	2.62 \pm 0.12	1.44 \pm 0.08	2.22 \pm 0.32	1.26 \pm 0.11	1.61 \pm 0.17	0.55 \pm 0.28	27,76	carnosa, oleosa	delgada, cornea
<i>Protium paniculatum</i>	1.63 \pm 0.28	1.58 \pm 0.25	1.55 \pm 0.05	1.37 \pm 0.09	1.41 \pm 0.28	0.23 \pm 0.03	18,89	carnosa, jugosa	delgada, coriácea

Tabla 2. Características de los árboles de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Promedio y Desviación estandar (D.S) de la altura, DAP y proyección de la copa y tamaño inicial de la cosecha.

ESPECIE	No. Del árbol	Altura aprox (m)	DAP (cm)	Proyección de la copa (m)	Tamaño inicial cosecha
<i>Dacryodes chimantensis</i>	CR51	20	39,76	75,09	5012
	CR55	18	38,68	125,6	4377
	CR61	16	28,02	62,83	714
	CR59	16	13,06	54,95	621
	CR54	16	27,86	51,81	216
Promedio ± D.S		17.2 ± 1.8	29.5 ± 10.8	74.0 ± 30.2	2188 ± 2306.7
<i>Protium paniculatum</i>	CR60	15	16,56	49,45	2200
	CR62	16	15,32	50,24	876
	CR58	15,5	20,12	58,31	504
	CR56	15	16,24	43,96	352
	CR52	16,5	17,87	47,12	330
Promedio ± D.S		15.6 ± 0.7	17.2 ± 1.9	49.8 ± 5.3	852.4 ± 784.4

Tabla 3. Aves diurnas observadas en *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum*. Si - No indica, eventos de alimentación.

Familia	Especie	<i>Dacryodes chimantensis</i>		<i>Protium paniculatum</i>
		No. de registros	Alimento (si/no)	No. de registros
Picidae	^a <i>Celeus elegans</i>	1	No	0
Psittacidae	^b <i>Amazona festiva</i>	8	Si	0
	^b <i>Amazona amazonica</i>	6	Si	0
Ramphastidae	^a <i>Ramphastos culminatus</i>	1	No	0
Thamnophilidae	<i>Myrmotherula surinamensi</i>	1	No	0
Coerebidae	<i>Cyanerpes caeruleus</i>	2	No	0
Total		19		0

^a Frugívoros legítimos

^b Predadores