

Ecología y conservación de  
**BOSQUES**  
Neotropicales

---

Manuel R. Guariguata - Gustavo H. Kattan  
Editores

2002

**LUR**  
Libro Universitario Regional

- Wolf, L. L., F. G. Stiles, & F. R. Hainsworth. 1976. Ecological organization of a tropical, highland hummingbird community. *Journal of Animal Ecology* 45: 349-379.
- Wyatt, R. 1980. The impact of nectar-robbing ants on the pollination system of *Asclepias curassavica*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 24-28.
- Wyatt, R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. Pp. 51-95 en L. A. Real, editor. *Pollination Biology*. Academic Press, USA.
- Young, H. J. 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany* 73: 932-944.
- Young, H. J. 1988a. Differential importance of beetle species pollinating *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *Ecology* 69: 832-844.
- Young, H. J. 1988b. Neighborhood size in a beetle pollinated tropical aroid: effects of low density and asynchronous flowering. *Oecologia* 76: 461-466.
- Young, H. J. & T. P. Young. 1992. Alternative outcome of natural and experimental high pollen loads. *Ecology* 73: 639-647.
- Zimmerman, M. 1979. Optimal foraging: a case for random movement. *Oecologia* 43: 261-267.
- Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: Competition for pollinators. *Ecology* 61: 497-501.
- Zimmerman, M. 1981. Optimal foraging, plant density and the marginal value theorem. *Oecologia* 49: 148-153.
- Zimmerman, M. 1982. The effect of nectar production on neighborhood size. *Oecologia* 52: 104-108.
- Zimmerman, M. & G. H. Pike. 1988. Reproduction in *Polemonium*: Assessing the factors limiting seed set. *American Naturalist* 131: 723-738.
- Zimmermann, J. K. & T. M. Aide. 1989. Patterns of fruit production in a neotropical orchid: pollinator vs. resource limitation. *American Journal of Botany* 76: 67-73.

# 21

## Frugivoría

Carla Restrepo

### Introducción

Frugivoría, en sentido estricto, se refiere al hábito que tienen muchos organismos de alimentarse de frutos que presentan estructuras carnosas; en sentido amplio, se refiere a las causas que provocan ese hábito alimentario y a las consecuencias que de él se derivan, tanto para los organismos frugívoros como para las plantas que producen esos frutos. Por ejemplo, una consecuencia del consumo de frutos por parte de organismos vertebrados es la dispersión de semillas, proceso ecológico que incide en el éxito reproductivo de las plantas y, por tanto, en la estructura de las poblaciones y las comunidades vegetales (ver capítulos 15 y 16).

En contraste con el elevado número de trabajos que se han realizado en los bosques tropicales para explorar las causas y las consecuencias de la frugivoría en vertebrados, son pocos los estudios que han examinado la frugivoría en insectos. Esto es sorprendente, dado que en el trópico húmedo hasta un 50% de la producción de frutos es consumida por insectos (Foster 1996, Leigh 1996). Y si bien los insectos no diseminan ni las semillas ni los frutos de las plantas que consumen, sí interactúan con los diseminadores de semillas, y, pueden, por lo tanto, afectar no sólo el éxito reproductivo de las plantas, sino la disponibilidad de alimento de los vertebrados frugívoros (Janzen 1976, Manzur & Courtney 1984, Herrera 1984, Courtney & Manzur 1985, Jordano 1987, Sallabanks & Courtney 1992).

Este capítulo tiene tres propósitos: (1) presentar una visión general del tipo de preguntas que surgen al estudiar las interacciones entre las plantas y los frugívoros del bosque tropical; (2) establecer paralelos entre la frugivoría en vertebrados y la frugivoría en insectos; y (3) sugerir temas de investigación. El capítulo se centra básicamente en los bosques neotropicales; sin embargo, a falta de un mayor número de estudios en este ecosistema, algunos temas se

ilustrarán con ejemplos provenientes de la zona templada o de ecosistemas manejados.

### Un poco de historia

Las plantas que producen frutas carnosas y los organismos que se alimentan de ellas han coexistido por largo tiempo. En efecto, ciertos fósiles provenientes del período Triásico muestran que las estructuras carnosas asociadas a las semillas de algunas gimnospermas (órdenes Coniferales, Cycadales, Genetales y Ginkoales) eran, al parecer, consumidas por insectos (Sporne 1965, Van der Pijl 1972, Regal 1977, Nishida & Hayashi 1996). La diversificación de las angiospermas en el período Cretáceo, y, con ella, la de las estructuras carnosas asociadas a las semillas, abrió una fuente ilimitada de alimento que desde entonces aprovechan bacterias, hongos, insectos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos (Van der Pijl 1972).

La evolución y la diversificación de los frutos con estructuras carnosas estuvo estrechamente ligada a la diseminación de las semillas, una vez que éstas quedaron confinadas al interior de los ovarios de las flores (la Tabla 21.1 presenta otras hipótesis). Algunos autores sugieren que la principal función de los frutos carnosos de las plantas es la de dotar de alimento a una gran diversidad de organismos a cambio de que sus semillas sean dispersadas (Regal 1977, Tiffney 1984). Otros consideran que la función principal de estas estructuras es la de proteger y nutrir a los óvulos, lo cual supone un costo metabólico adicional para la lograr la diseminación (Grant 1950, Stebbins 1976).

TABLA 21.1 Funciones propuestas para las estructuras carnosas asociadas a los óvulos de las angiospermas.

Función	Mecanismo	Referencia
Polinización eficiente a través de germinación estigmática	Barrera	2, 3, 8, 11
Desarrollo rápido de las semillas	Barrera	10
Protección de óvulos contra factores bióticos	Barrera	6, 9, 10
Protección de óvulos contra factores abióticos	Barrera	5
Nutrición de los óvulos	Fotosíntesis	1, 4
Diseminación de semillas	Estructuras carnosas	7, 9

(1) Bazzaz et al. (1979), (2) Beach y Kress (1980), (3) Bernhardt y Thien (1987),  
 (4) Blanke y Lenz (1989), (5) Coombe (1976), (6) Grant (1950), (7) Herrera (1989),  
 (8) Mulcahy et al. (1992), (9) Regal (1977), (10) Stebbins (1976), (11) Taylor y Kirchner (1996)

### Las frutas como un recurso alimenticio

Un gran número de estudios sobre frugivoría se ha centrado en la búsqueda de patrones, tanto de las características morfológicas y nutritivas de las frutas (Van der Pijl 1972, Herrera 1981, Janson 1983, Wheelwright *et al.* 1984, Gautier-Hion *et al.* 1985, Wheelwright & Janson 1985, Herrera 1987, Debussche & Isemann 1989, Willson & Whelan 1990), como de su abundancia (Howe & Estabrook 1977, Murray 1987). Estos estudios suponen que, a lo largo de su evolución, las plantas han desarrollado frutas que "premián" a aquellos organismos que diseminan sus semillas. El "premio" o "valor total de una fruta" se expresa como el resultado de dos componentes: un componente de diseño (proporción de material seco que puede obtenerse después de descontar los costos asociados al acarreo de semillas y cáscaras o "lastre") y un componente de nutrición (proporción de carbohidratos, proteínas, lípidos y minerales por peso seco de las estructuras carnosas) (Herrera 1981). En otras palabras, el valor total de una fruta representa la cantidad de nutrientes por peso seco que un organismo puede obtener después de procesar las estructuras carnosas, las semillas y las cáscaras.

Comparadas con otro tipo de alimento, las estructuras carnosas de los frutos son pobres en proteínas y lípidos, pero relativamente ricas en carbohidratos de tipo no estructural (Tabla 21.2). Al examinar los frutos de 910 especies (392 géneros, 94 familias) se observó que éstos podían separarse, en función de su tamaño, por el

TABLA 21.2 Valor nutritivo de diferentes estructuras de origen vegetal y animal (insectos).

	Estructuras carnosas	Semillas	Hojas jóvenes	Insectos
Peso seco	0.26 ± 0.45 <sup>2</sup> (206)	0.22 ± 0.78 <sup>2</sup> (9)		
Ganancia relativa de material seco (%)	13.9 ± 6.6 <sup>2</sup> (201)			
Contenido energético (kJ)	4.3 ± 6.5 <sup>2</sup> (100)			
Agua (%)	73.8 ± 15.4 <sup>2</sup> (322)		71.9 <sup>3</sup> (54.0-82.3)	63.7 <sup>4</sup> (56.8-70.4)
Lípidos (% peso seco)	0.13 ± 0.16 <sup>2</sup> (331)	0.24 ± 0.24 <sup>1</sup> (13)	0.32 <sup>3</sup> (0.07-0.06)	0.17 <sup>4</sup> (0.09-0.21)
Proteínas (% peso seco)	0.06 ± 0.05 <sup>2</sup> (372)	0.20 ± 0.1 <sup>1</sup> (13)	0.18 <sup>3</sup> (0.08-0.36)	0.70 <sup>4</sup> (0.60-0.76)
Carbohidratos (% peso seco)	0.53 ± 0.27 <sup>2</sup> (298)	0.48 - 0.28 <sup>1</sup> (13)	0.15 <sup>3</sup> (0.02-0.32)	0.15 <sup>4</sup> (0.05-0.20)
Minerales (% peso seco)	0.05 ± 0.04 <sup>2</sup> (144)		0.05 <sup>3</sup> (0.03-0.07)	0.09 <sup>4</sup> (0.03-0.19)
Fibra (% peso seco)	0.17 ± 0.12 0.09 <sup>4</sup> (114)			

1 Plantas cultivadas (Bewley & Black 1994), en paréntesis número de especies analizadas.  
 2 Plantas silvestres de los bosques de América tropical, África y Australasia (base de datos recopilada por P. Jordano), en paréntesis número de especies analizadas.  
 3 Plantas silvestres (recopilación por Jordano 1992), en paréntesis rango.  
 4 Insectos tropicales (recopilación por Jordano 1992), en paréntesis rango.

contenido de "energía" —en un extremo estaban las frutas ricas en carbohidratos no estructurales y en el otro las frutas ricas en lípidos y fibra—, y, por el grado de "suculencia" —en un extremo estaban las frutas ricas en fibra y en el otro las frutas ricas en agua— (Jordano 1995). Los patrones o "síndromes" que se observan en las características de las frutas no están necesariamente asociados a un grupo específico de vertebrados frugívoros, como originalmente se pensó (Van der Pijl 1972). Sin embargo, la presencia de diferentes niveles de carbohidratos, lípidos, proteínas y compuestos secundarios en las frutas carnosas sí afecta la escogencia de frutas de parte de los vertebrados frugívoros (Herrera 1982, Martínez del Río & Restrepo 1993, Stiles 1993, Baker *et al.* 1998).

Las plantas productoras de frutos carnosos también difieren de otros tipos de alimentos en

algunos rasgos importantes. En comparación con otras "presas", los frutos carnosos son llamativos y se encuentran irregularmente distribuidos en el tiempo y en el espacio (Jordano 1992). Muchos trabajos realizados en el bosque neotropical han observado que la abundancia de frutas cambia no solo de un año a otro, sino a lo largo de un mismo año (Frankie *et al.* 1974, Koptur *et al.* 1988, Heideman 1989, Blake & Loiselle 1991, Lugo & Frangi 1993, Levey *et al.* 1994, Foster 1996; ver además Recuadro 17.1). Se ha sugerido que tal situación es un reflejo de las fluctuaciones en la precipitación y en la temperatura (George *et al.* 1990, Tutin & Fernández 1993, Chaikiattiyos *et al.* 1994, Seghieri *et al.* 1995; ver capítulo 17) y de la actividad misma de las poblaciones de frugívoros que diseminan las semillas (Croat 1974, Greenberg 1981, Zurovchak 1997). Por otra parte, se ha señalado que la abundancia de frutas

también varía en el espacio (Martin 1985, Levey 1988a,b; Walker & Neris 1993), situación que se ha atribuido a variaciones en la disponibilidad de luz y nutrientes, así como en la distribución de los polinizadores (Gentry & Emmons 1987, Stephenson 1992, Compton *et al.* 1994).

### Frugivoría en vertebrados

Los vertebrados frugívoros, y en particular las aves y los mamíferos, han sido el foco de atención de los estudios de frugivoría que se han realizado en los bosques tropicales (Tabla 21.3). La diversidad de aves y mamíferos presente en estos ecosistemas, su papel preponderante como diseminadores de semillas y su contribución, en términos de la biomasa total de muchas comunidades boscosas, pueden explicar esta tendencia. Los vertebrados frugívoros difieren entre sí en cuanto a la proporción y el tipo de frutas que consumen, y esta variación se ha utilizado para clasificarlos en dos grandes grupos: especies que se alimentan preferentemente de frutas (especialistas) y especies que se alimentan esporádicamente de ellas (generalistas u oportunistas) (Snow 1971, Morton 1973). Esta clasificación se llevó aún más lejos con el fin de explicar el papel de estas especies en la diseminación de semillas: a los frugívoros "especialistas" se les postuló como diseminadores de "alta calidad" y a los frugívoros generalistas como diseminadores de "alta cantidad", y así surgió el paradigma para estudiar las interacciones plantas-frugívoros (McKey 1975, Howe & Estabrook 1977, Schupp 1993). La asociación entre la proporción y el tipo de frutas consumidas y la "calidad" o "cantidad" de la diseminación, sin embargo, es a veces difícil de corroborar (los Recuadros 15.3 y 15.4 ofrecen una discusión detallada de estos dos atributos).

Los vertebrados frugívoros también difieren entre sí en cuanto a las partes de la fruta que consumen (estructuras carnosas y semillas) y en cuanto a la forma en que las procesan. Algunos frugívoros se especializan en las estructuras carnosas, y para obtenerlas mastican las frutas con el aparato bucal o les arrancan pedazos

ayudados por sus extremidades. Durante este proceso, los frugívoros pueden ingerir o no las semillas. Otras veces, los frutos son tragados enteros y procesados dentro del aparato digestivo. En ambos casos, las semillas y las cáscaras pueden ser defecadas o regurgitadas. Otros frugívoros se especializan en las semillas, y para obtenerlas mastican los frutos con el aparato bucal; de esa forma, reducen el tamaño de la fruta o el de las semillas. En el primer caso, las semillas se reducen posteriormente en el aparato digestivo; en el segundo, las semillas son trituradas con el aparato bucal. Por último, los frutos pueden ser tragados enteros, y ya dentro del aparato digestivo, las semillas pueden ser reducidas y digeridas, aunque se ha observado que algunas semillas logran pasar intactas a través del tracto digestivo. Algunos vertebrados almacenan semillas para consumirlas más adelante, pero muchas de ellas son olvidadas y logran germinar (ver Recuadro 16.1). Otros vertebrados frugívoros pueden incluso combinar varias de estas estrategias, dependiendo de las características de la fruta ingerida.

### Interacciones entre las plantas y los vertebrados frugívoros: las plantas intentan atraerlos y los vertebrados diseminan las semillas

En general, los estudios que han evaluado las causas y las consecuencias de las interacciones entre las plantas productoras de frutas carnosas y los vertebrados frugívoros han supuesto que las características de ambos grupos de organismos han evolucionado para (1) atraer animales que se alimenten de la fruta sin dañar las semillas, y para (2) diseminar las semillas una vez que las estructuras carnosas han sido digeridas (Snow 1971, Van der Pijl 1972, McKey 1975, Howe & Smallwood 1982, Herrera 1985, Howe 1986, Howe 1993). Vista de esta forma, la relación entre las frutas y los vertebrados frugívoros es de mutualismo.

La distancia a la que son depositadas las semillas —en relación con la planta progenitora—

TABLA 21.3 Diversidad de vertebrados frugívoros en la región neotropical.

Clase	Orden	Familia	No. de géneros	Referencia		
Pisces	Cypriniformes	Anostomidae	1	17, 18		
		Auchenipteridae	1	18		
		Characidae	6	17, 18, 29		
		Doradidae	3	18, 29		
		Electrophoridae	1	17, 18		
		Pimelodidae	5	17, 18		
		Amphibia	Anura	Hylidae	1	43
				Reptilia	Squamata	Iguanidae
		Teiidae	1			42
		Testudinata	Emydidae		1	34
Testudinidae	1		39			
Aves	Columbiformes	Columbidae	6	7, 9, 10, 38, 47		
		Coraciiformes	5	24, 25, 26, 32, 38, 46		
	Cuculiformes	Cuculidae	2	38, 47		
		Falconiformes	Accipitridae		30	
	Cathartidae			30		
	Galliformes	Cracidae	9	1, 14, 16, 23, 26, 38, 46		
		Odontophoridae	3	38		
	Gruiformes	Aramidae	?	30		
		Passeriformes	Alaudidae	1	38	
	Corvidae		5	9, 28, 32, 38, 47		
	Cotingidae		12	11, 21, 23, 38, 46		
	Emberizidae		76	1, 7, 9, 10, 20, 21, 28, 32, 38, 39, 47		
	Fringillidae		2			
	Hirundinidae			30		
	Icteridae		13	7, 9, 10, 21, 32, 38,		
	Mimidae		1	30, 38		
	Muscicapidae		6	1, 7, 9, 22, 24, 25, 32, 35, 38, 46		
	Pipridae		10	15, 22, 38, 40, 47		
	Ptilonotidae		2	35, 46		
	Troglodytidae		1	32		
	Tyrannidae	28	9, 10, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 28, 32, 38, 47			
	Piciformes	Vireonidae	4	7, 9, 10, 22, 32, 38, 46		
		Picidae	5	9, 10, 21, 22, 28, 32, 38, 47		
		Ramphastidae	8	1, 7, 14, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 35, 38, 46		
	Psittaciformes	Psittacidae	13	9, 21, 23, 28, 38,		
		Steatornithiformes	Steatornithidae	1	38, 42	
	Tinamiformes	Tinamidae	3	30, 38		
		Trogoniformes	Trogonidae	2	1, 22, 23, 24, 25, 38, 26, 47	
Mammalia	Artiodactyla	Cervidae	2	4		
		Tayassuidae	1	4		
	Carnivora	Felidae	?	30		
		Mustelidae	1	23		
		Procyonidae	4	7, 14, 23, 26		

Clase	Orden	Familia	No. de géneros	Referencia
Mammalia	Chiroptera	Phyllostomidae	4	2, 13, 19, 45,
	Edentata	Dasypodidae	1	30
	Marsupialia	Didelphidae	2	5, 7, 23, 33
	Perisodactyla	Tapiridae	1	3, 4
	Primates	Callithricidae	3	23, 41
		Cebidae	3	7, 14, 23, 26
	Rodentia	Dasyproctidae	2	14, 23
		Echimyidae	1	14
		Erethizontidae		30
		Heteromyidae		30
		Muridae		30
		Sciuridae	1	7, 23, 37

(1) Ávila *et al.* (1996), (2) Bizerril y Raw (1997), (3) Bodmer (1990), (4) Bodmer (1991), (5) Charles-Dominique *et al.* (1981), (6) Christian *et al.* (1984), (7) Coates-Estrada y Estrada (1986), (8) Cortés-F. *et al.* (1994), (9) Cruz (1974), (10) Cruz (1981), (11) Erard *et al.* (1989), (12) Fialho (1990), (13) Fleming (1981), (14) Forget (1991), (15) Foster (1977), (16) Galetti *et al.* (1997), Gottsberger (1978), (18) Goulding (1980), (19) Hernández-Conrique *et al.* (1997), (20) Howe y Primack (1975), (21) Howe (1977), (22) Howe y Vande Kerckhove (1979), (23) Howe (1980), (24) Howe (1981), (25) Howe y Vande Kerckhove (1981), (26) Howe (1983), (27) Iverson (1985), (28) Kantak (1981), (29) Kubitzki y Ziburski (1994), (30) Levey *et al.* (1994), (31) Mandujano (1994), (32) McDiarmid *et al.* (1977), (33) Medellín (1994), (34) Moll y Jansen (1995), (35) Murray (1988), (37) Paschoal y Galetti (1995), (38) Restrepo *et al.* (1997), (39) Rick y Bowman (1961), (40) Rosselli (1989), (41) Rylands (1996), (42) Schall y Ressel (1990), (43) Silva *et al.* (1989), (44) Snow (1962), (45) Sosa y Soriano (1996), (46) Wheelwright *et al.* (1984).

determina en buena parte el beneficio que los frugívoros les ofrecen a las plantas (Fig. 21.1, ver además la Fig. 19.3). Así, la "sombra" o patrón espacial de deposición que producen los frugívoros puede ser utilizado para explicar (1) por qué y cómo las plantas atraen a los vertebrados frugívoros; y (2) por qué y cómo los vertebrados diseminan las semillas de las frutas consumidas. Los *porqués* se relacionan con el valor adaptativo de los distintos comportamientos, los *cómos*, con las causas próximas.

### Por qué atraer a los vertebrados frugívoros

La "sombra" de deposición de semillas generada por la actividad de los vertebrados frugívoros alrededor de las plantas progenitoras varía entre individuos una misma especie y entre una especie y otra (p. ej., Fig. 15.2). Esta variación puede ser el resultado de la actividad directa de los vertebrados frugívoros o de la

actividad indirecta de los insectos frugívoros sobre los frutos (Fig. 21.1; Janzen 1970, von Bigler & Delucchi 1981, Drew 1987, Oppenheimer 1996). En cualquier caso, la dispersión de semillas puede (1) influir en la tasa de germinación de las semillas; (2) resultar en el depósito de semillas en "sitios seguros" para la germinación y el establecimiento de las plántulas; (3) reducir la elevada mortandad de semillas y plántulas que puede suscitarse cerca de las plantas progenitoras (Fig. 19.3); (4) exponer a la prole de un individuo a diferentes ambientes; y (5) aumentar el flujo genético (Howe & Smallwood 1982, Willson 1992, Venable & Brown 1993, Harper 1994; ver además capítulo 13).

Se ha sugerido que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los vertebrados puede influir en su tasa de germinación por medio de la remoción de las estructuras carnosas y el tratamiento físico-químico de las semillas (Rick

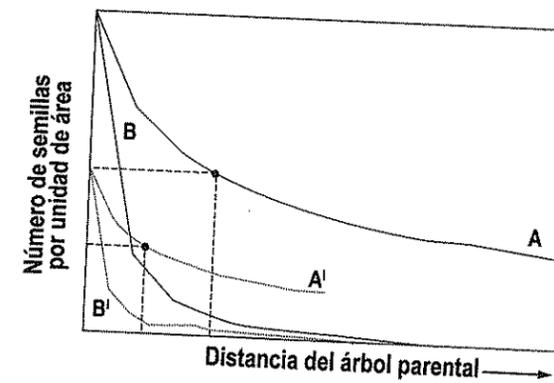


FIGURA 21.1 Tanto los vertebrados frugívoros como los insectos frugívoros pueden afectar el éxito reproductivo de las plantas. Los vertebrados frugívoros lo hacen a través de la dispersión de semillas, es decir, creando un patrón particular de deposición de semillas en el espacio (curvas A y B); los insectos frugívoros, por su parte, pueden reducir el número de semillas dispersadas (curvas A' y B') e influir en el comportamiento de los vertebrados diseminadores de semillas. Se ha sugerido que una de las funciones de la dispersión de semillas es alejar a los propágulos de la planta progenitora, ya que cerca de ella la mortalidad es más elevada. Este fenómeno puede generar un pico en el reclutamiento a una distancia óptima de la planta progenitora, patrón conocido como el modelo de Janzen y Connell, cuya representación gráfica está en la Figura 19.3.

& Bowman 1961). Los resultados obtenidos hasta el momento, sin embargo, no son constantes y posiblemente son el reflejo de diferencias entre especies de plantas y especies de frugívoros (Izhaki & Safriel 1990, Barnea *et al.* 1991, Ellison *et al.* 1993).

La diseminación directa de semillas a "sitios seguros" se ha atribuido a especies de plantas con requerimientos de germinación y establecimiento muy especiales (Howe & Smallwood 1982). El sistema por excelencia para demostrar la diseminación directa de semillas a "sitios seguros" lo constituyen las plantas hemiparásitas de las familias Viscaceae y Loranthaceae (Reid 1989, Sargent 1995, Restrepo 1987, pero ver Davidar 1983). Estas plantas crecen exclusivamente sobre las ramas de varias especies de plantas hospederas y, por lo tanto, necesitan que sus semillas sean depositadas en esos sitios. Las aves que se alimentan de los

frutos de las especies de hemiparásitas tienden a depositar las semillas directamente sobre las ramas del hospedero y una vez en estos sitios el establecimiento de las plántulas es rápido. Otro caso que ilustra la diseminación directa de semillas es presentado por Wenny y Levey (1998). Estos autores mostraron que, comparada con otras cuatro aves frugívoras, *Procnias tricarunculata* (Cotingidae) es la especie que más lejos de la planta progenitora deposita las semillas del árbol *Ocotea endresiana* (Lauraceae). En efecto, una gran proporción de las semillas de *Ocotea* es depositada debajo de las perchas de despliegue de los *Procnias*, justamente en los claros del dosel del bosque, sitios donde las semillas pueden evadir el ataque de los hongos.

Es así como el proceso de dispersión de semillas desde la planta progenitora puede influir en el grado de supervivencia de las semillas y las plántulas, ya sea modificando el grado de competencia intraespecífica entre plántulas o reduciendo el daño a que se ven sometidas las semillas por hongos, insectos y mamíferos después de su diseminación (modelo de Janzen y Connell) (Janzen 1970, Connell 1971; ver una descripción en la Fig. 19.3). Aunque en algunos casos se ha encontrado que la dispersión lejos de la planta progenitora aumenta la tasa de supervivencia de las semillas y las plántulas (Janzen *et al.* 1976, Davidar 1983, Franson & Willson 1983, Wright 1983, Clark & Clark 1984, Howe *et al.* 1985, Roberts & Heithaus 1986, Schupp 1988a), en otros casos no se ha encontrado ningún efecto (Janzen 1972, 1975; Condit *et al.* 1992, Terborgh *et al.* 1993, Burkey 1994, Chapman & Chapman 1996, Cintra 1997, Peres *et al.* 1997). Las discrepancias entre estos estudios bien pueden ser el reflejo de las características de cada especie de dispersor, las escalas espacio-temporales utilizadas en cada estudio y el grado de perturbación de los sitios en donde se han realizado los trabajos.

El ambiente al que es dispersada una semilla afecta, en cierta medida, las probabilidades de supervivencia de una planta. Al comparar, por ejemplo, las tasas de depredación y germinación de semillas, así como de crecimiento y herbivoría

(en plántulas) en condiciones de claro y de dosel cerrado, se ha observado que éstas pueden variar (Harrison 1987, Martínez-Ramos *et al.* 1988, Schupp 1988b, Schupp & Frost 1989, Denslow *et al.* 1990, Howe 1990, Molofsky & Fisher 1993) o no variar (Coley 1983a,b; Denslow *et al.* 1990, Aide & Zimmerman 1991, Samper 1992, Ellison *et al.* 1993, Molofsky & Fisher 1993, Wenny & Levey 1998). Otros estudios han evaluado el efecto de la microtopografía y de las perturbaciones a gran escala sobre estas mismas variables (Walker & Neris 1993, Nepstad *et al.* 1996, Clark *et al.* 1998) pero, al igual que en el caso anterior, los resultados no suelen ser consistentes.

Finalmente, y como se discute en el capítulo 13, la dispersión de semillas puede influir en la estructura genética de una población, ya sea modificando la tasa de reclutamiento dentro de la población o la tasa de colonización de nuevos hábitats. Luego de analizar la estructura genética de las poblaciones de 199 especies de plantas, Hamrick *et al.* (1992) y Nason *et al.* (1997) encontraron que las especies que presentaban el mayor grado de polimorfismo y variabilidad genética eran aquellas cuyos frutos y semillas eran diseminados por animales (ver además la Tabla 13.3).

### Por qué alimentarse de frutas

Se ha probado que la frugivoría (o no frugivoría) se refleja en algunos aspectos del ciclo vital de los vertebrados. Por ejemplo, los polluelos de especies de aves que se alimentan exclusivamente de frutas presentan una tasa de crecimiento más lenta y un período de anidación más largo que los que se alimentan con una mezcla variable de frutas e insectos. Estos últimos, a su vez, presentan una tasa de crecimiento más lenta y un período de anidación más largo que aquéllos que se alimentan exclusivamente de insectos (Snow 1971, Morton 1973, Ricklefs 1976, O'Connor 1984). Esta variación en la tasa de crecimiento de los polluelos se utilizó para explicar la aparente rareza de una dieta totalmente frugívora, o sea, una dieta, en juveniles vertebrados, basada exclusivamente en la ingestión de frutas (Snow 1971, Morton 1973, White 1974). Sin embargo,

algunas aves, como *Steatornis caripensis* y *Euphonia* spp., por ejemplo, se alimentan exclusivamente de frutas. Es más, en estas dos especies, el uso de cuevas o de nidos semiocultos, respectivamente, se ha interpretado como una adaptación para reducir el grado de depredación que podrían sufrir las especies de aves que presentan una tasa de crecimiento más lenta y un período de anidación más largo (Snow 1962, Morton 1973).

Otros estudios han subrayado el papel que puede tener una dieta frugívora en el mantenimiento y en la formación de reservas de grasas durante el período premigratorio, particularmente en aquellas especies que presentan movimientos de carácter regional o latitudinal (Bairlein & Gwinner 1994). Se ha observado, por ejemplo, que los individuos del pájaro *Sylvia borin* que se mantienen en cautiverio con insectos y frutas disminuyen el consumo de insectos y aumentan el de frutas durante el período premigratorio. Este aumento en el consumo de frutas se traduce, a su vez, en un aumento en el peso de los individuos, debido a la construcción de reservas de grasas (Bairlein & Gwinner 1994). Los movimientos de carácter regional que realizan muchas especies de aves frugívoras tropicales son más comunes de lo que se pensaba (Levey & Stiles 1992) y, aunque en términos generales se desconoce el papel que cumplen las frutas en este fenómeno, se ha observado que, por lo menos en el caso de *Steatornis caripensis*, los polluelos son alimentados exclusivamente con frutas ricas en lípidos. Esto les permite acumular una enorme reserva de grasa hacia el final del período de anidación (Snow 1962, Thomas *et al.* 1993). Después del período de reproducción, los juveniles y los adultos realizan migraciones de cientos de kilómetros (Bosque & Ramírez 1988, Roca 1994).

### Cómo atraen las plantas a los vertebrados frugívoros

Las preferencias alimentarias de los vertebrados frugívoros varían dependiendo de los componentes nutritivo y de diseño de las frutas, así como de su color, su presentación y su

abundancia. Se podría afirmar que, para una planta, la manera más fácil de atraer a un vertebrado frugívoro, y al mismo tiempo mantenerlo a cierta distancia (para que no deposite todas las semillas debajo de la planta progenitora), es produciendo frutos con un bajo contenido proteico: la digestión de proteínas requiere de más tiempo que la de otros nutrientes (Tabla 21.2).

En general, las plantas producen frutos con un alto contenido de carbohidratos y lípidos, dos componentes nutritivos cuya metabolización genera, de una manera relativamente rápida, grandes cantidades de energía. Algunas familias de plantas producen frutas con una gran concentración de carbohidratos, mientras que otras producen frutas con una gran concentración de lípidos (Snow 1981, Jordano 1995). Se ha establecido que los vertebrados frugívoros muestran preferencias por uno u otro tipo de frutas y que además estas preferencias no se circunscriben a determinados grupos taxonómicos (Stiles 1993). Igualmente se ha mostrado que los vertebrados frugívoros muestran preferencias por las diferentes clases de carbohidratos y lípidos que se encuentran en las frutas, pero en este caso las preferencias sí parecen estar restringidas a ciertos grupos taxonómicos (Freeman & Worthington 1988, Martínez del Río & Restrepo 1993, Stiles 1993, Bairlein & Gwinner 1994, Baker *et al.* 1998). Por ejemplo, los primates parecen preferir frutas con un alto contenido de sacarosa, mientras que las aves prefieren frutas con un alto contenido de fructosa y glucosa. Las frutas, además de contener diversos nutrientes, presentan un arsenal de compuestos secundarios (Herrera 1982) con los cuales pueden atraer o repeler a los vertebrados frugívoros. Ciertos compuestos secundarios promueven la ingestión de grandes cantidades de frutas (debido a que el compuesto secundario mismo reduce la digestibilidad del alimento; ver capítulo 19) mientras que otros promueven el rechazo de la fruta. Otros compuestos no influyen sobre las preferencias de los vertebrados frugívoros (Izhaki & Safriel 1989, Bairlein 1996, Cipollini & Levey 1997).

La gran variación que se observa —en individuos de una misma especie y entre especies diferentes— en el diseño de las frutas y en el

número de frutas que produce, constituye una prueba de que las plantas pueden usar estos dos rasgos para seleccionar aquellos frugívoros que generan una sombra de deposición de semillas "óptima" (lejos de la planta progenitora) (Howe & Estabrook 1977, Herrera 1981, Howe & Vande Kerckhove 1981, Jordano 1988, Murray *et al.* 1993, Wheelwright 1993). Por ejemplo, el número de semillas y su tamaño determinan el tiempo que necesita un animal para procesar los frutos, mientras que el número de frutos ingeridos determina el tiempo que necesita para procesar todos los frutos consumidos durante una ronda de alimentación. La producción de un gran número de frutas tiene la ventaja de atraer a un gran número de frugívoros; sin embargo, también tiene la desventaja de que puede atraer a muchas especies frugívoras que dañan las semillas o que no son buenas diseminadoras. Dada la diversidad de frutas y de regímenes de producción, no es sorprendente que los vertebrados frugívoros presenten, también, una gran diversidad de mecanismos para aprovechar este recurso. Estos mecanismos son de tipo morfológico, fisiológico y conductual, y han sido revisados recientemente por Jordano (1992), Levey *et al.* (1994) y Levey y Stiles (1992).

### Frugivoría en insectos

A pesar de la ubicuidad de los insectos frugívoros en el bosque neotropical (Foster 1996) hasta el momento no se ha evaluado su importancia en estos ecosistemas naturales: los trabajos se han enfocado más bien hacia los ecosistemas manejados y hacia las especies que tienen algún valor económico (Bateman 1972, Hill 1983, Fletcher 1987, Aluja 1994). La diversidad de insectos frugívoros es, sin embargo, digna de destacar (Tabla 21.4). En efecto, por lo menos ocho órdenes de insectos (Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera y Thysanoptera) presentan especies que se alimentan de las estructuras carnosas de los frutos, de las semillas o de ambas.

Las diferencias que se observan entre el estadio juvenil y el estadio adulto de los insectos

TABLA 21.4 Insectos frugívoros tropicales y subtropicales. En paréntesis se indica la etapa en la que el insecto tiene una dieta basada en frutas (J: juvenil, A: adulto). Las partes consumidas se señalan como C, estructuras carnosas y S, semillas.

Orden	Familia	Subfamilia/ género	Parte consumida	Referencia	
Lepidoptera	Carposinidae (J)	Desconocido	C	2	
		Tortricidae (J)	Criptophlebia	C	16
	Gelechiidae (J)	Desconocido	C	30	
		Lycaenidae (J)	Virachola	C,S	16
	Noctuidae (A)	Eudocima	C	25	
		Othreis	C	16	
	Noctuidae (J)	Spodoptera	C,S	9	
		Heliiothis	C,S	9, 16	
	Nymphalidae (A)	Satyrinae	C	6	
		Morphinae	C	6	
		Charaxinae	C	6	
		Nymphalinae	C	6	
		Pyrilidae (J)	Anonaepestis	C	16
			Boetarda	C,S	19
	Ephesia		C,S	16	
	Nephopteryx		C,S	18	
	Prophantis		C	16	
	Virachola		C	16	
	Desconocido		C	26	
	Diptera	Tortricidae (J)	Cydia	C,S	4
		Riodinidae (J)	Eurybia	C,S	17
		Desconocido (J)	Desconocido	C	32
		Agromyzidae (J)	Ophiomyia	C	30
Cecidomyiidae (J)		Desconocido	S	2	
Tephritidae (A/J)		Anastrepha	C,S	1, 3, 15, 21, 22	
		Bactrocera	C	7, 8, 11, 12, 16, 31	
		Ceratitidis	C	16	
		Dirioxa	C	7	
		Pterandrus	C	28	
	Desconocido (J)	Desconocido	C	27, 32	
	Hymenoptera	Agaonidae (J)		S	19, 20
Eurytomidae (J)		Bephratelloides	S	24	
Hemiptera	Formicidae (A)	Desconocido	C	32	
		Alylidae (A)	Hyalymenus	S	13
	Coreidae (A)	Amblypelta	C	16	
		Leptoglossus	S	29	
	Miridae (A)	Piasus	S	13	
	Lygaeidae (A)	Desconocido	S	19	
		Pentatomidae (A)	Nezara	C	16
			Sibaria	S	13
Desconocido	S	23			
Thysanoptera	Thripidae (A)	Scirtothrips	C	16	
Homoptera	Pseudococcidae (A)	Planococcus	C	16	

Orthoptera	Tettigoniidae (A)	Ischnomela	C	4
		Copiphora	C	4
Coleoptera	Anobiidae (J)	Dryophilodes	S	2
		Bruchidae (J)	Amblycercus	S
	Chrysomelidae (J)	Longitarsus	S	16
		Curculionidae (J)	Ceratopus	C,S
	Sternochetus		S	16
	Cleogonus		S	19
	Curculionidae (A)		Archarias	S
		Procholus	S	4
		Cyrinx	S	13, 23
		Ambetes	S	23
		Scarabeidae (J)	Onthophagus	C,S
	Scolytidae (J)	Hypothenemus	S	14
	Desconocido (J)	Desconocido	S	32

(1) Aluja (1994), (2) Andersen y New (1987), (3) Celedonio-Hurtado *et al.* (1995), (4) Cunningham (1997), (5) Davis y Sutton (1997), (6) De Vries (1988), (7) Drew (1987), (8) Drew y Hooper (1983), (9) Eigenbrode y Trumble (1994), (10) Fitt (1981b), (11) Fitt (1986), (12) Fletcher (1987), (13) Greig (1993), (14) Gutierrez-Martínez y Ondarza (1996), (15) Hernández-Ortiz (1993), (16) Hill (1983), (17) Horvitz *et al.* (1987), (18) Ibrahim (1992), (19) Janzen (1979b), (20) Jordano (1983), (21) Malavasi *et al.* (1980), (22) Malo *et al.* (1987), (23) Marquis (1988), (24) Nadel y Peña (1991), (25) Sands y Broe (1991), (26) Schreiner (1991), (27) Valburg (1992a), (28) Waser (1977), (29) Wheeler y Miller (1985), Winter (1982), Wong *et al.* (1989), (32) C. Restrepo, datos sin publicar.

se reflejan, a su vez, en las partes de la fruta que consumen y en la forma en que lo hacen. Los insectos adultos, por ejemplo, consumen los jugos de las frutas maduras, las estructuras carnosas y las semillas. Los jugos los obtienen introduciendo estructuras especializadas en la fruta (Noctuidae y Thripidae, Hill 1983) o lamiendo su superficie (Nymphalidae y Tephritidae, Bateman 1972, DeVries 1988, Aluja 1994). La pulpa la obtienen cortando trozos con las mandíbulas (Formicidae y Tettigoniidae, Mandujano 1994, Cunningham 1997). Los insectos que se alimentan de semillas también introducen estructuras especializadas, ya sea para mordisquear el tejido o para chupar los nutrientes, una vez que los tejidos han sido digeridos por sustancias inyectadas dentro de las semillas (Curculionidae y varias familias de Hemiptera) (Wheeler & Miller 1985, Greig 1993, Cunningham 1997). La movilidad les permite a los adultos utilizar otras fuentes alimenticias, tal y como ocurre con las moscas de la fruta (Wheeler & Miller 1985, Greig 1993, Hendrichs *et al.* 1993, Cunningham 1997).

Los insectos que se alimentan de frutas en las etapas juveniles generalmente completan su desarrollo dentro de las frutas o las semillas (las hembras ponen los huevos en estas estructuras). Durante su desarrollo, las larvas pueden desplazarse activamente (Tephritidae) (Bateman 1972) o permanecer relativamente inmóviles (Eurytomidae y Bruchidae) (Janzen 1976, Nadel & Peña 1991) cortando y mascando las estructuras carnosas maduras o el contenido de las semillas inmaduras. A diferencia de las anteriores, las larvas de Lepidoptera, no se hallan confinadas a ninguna estructura. Estas larvas eclosionan de huevos que han sido puestos sobre hojas o ramas, y al cabo de unos días se dirigen hacia las frutas (Zangheri *et al.* 1992). Algunas especies cubren las infrutescencias con hilos de seda, y una vez protegidas, cortan trozos de las frutas inmaduras, incluyendo las semillas (Hill 1983). Otras, abren un orificio a través de la pared de los frutos y una vez adentro, se desplazan activamente cortando y mascando las estructuras carnosas y las semillas. Los insectos frugívoros, al igual que los vertebrados frugívoros, afectan a las semillas de muchas maneras. La actividad de

estos dos grupos de organismos sobre las frutas se superpone a lo largo de un gradiente definido por el tipo de daño que causan a las semillas y a las estructuras carnosas.

### El juego de las plantas y los insectos frugívoros: las plantas se protegen, los insectos buscan los medios para vencer esa protección

Los pocos estudios que han evaluado las causas y las consecuencias de la interacción entre las plantas productoras de frutos y los insectos frugívoros han supuesto que las características de estos dos grupos de organismos han evolucionado, por parte de las plantas, para defenderse de los frugívoros que dañan las semillas y las estructuras carnosas, y, por parte de los insectos, para evadir los mecanismos de defensa de las plantas (ver capítulo 19) y adquirir nutrientes sin tener que aportar ningún beneficio (Herrera 1982, pero ver Horvitz & Schmenske 1986 y Horvitz & Le Corff 1993, con relación a la diseminación por hormigas de semillas ariladas). Vista de esta forma, la relación entre los insectos frugívoros y las plantas productoras de frutas es de parasitismo.

La gravedad del daño que causa un insecto frugívoro puede medirse de acuerdo con su impacto sobre los embriones contenidos en las semillas. En un extremo están los insectos que dejan las semillas intactas, pues sólo se alimentan de las estructuras carnosas; en el otro, están los insectos que reducen la cantidad de endospermo y los cotiledones de las semillas, o que incluso destruyen los embriones. Esta variación en la actividad de los insectos frugívoros puede utilizarse para establecer grupos de características, tanto en las plantas como en los insectos frugívoros, que permitan explicar (1) por qué y cómo se protegen las plantas contra los insectos frugívoros y (2) por qué y cómo muchos insectos evaden los mecanismos de defensa de las plantas para alimentarse de las frutas. Al igual que en la sección anterior los *porqués* se relacionan con el

valor adaptativo de estos comportamientos y los *cómos* con los mecanismos próximos.

### Por qué protegerse de los insectos frugívoros

Los insectos frugívoros pueden afectar el patrón espacial de deposición de semillas de dos maneras: de una manera directa, reduciendo el número de frutos con embriones y semillas sanas, y, de una manera indirecta, influyendo en el comportamiento de los vertebrados frugívoros (Fig. 21.1). En la mayoría de los trabajos en los que se ha estimado el impacto de los insectos sobre la producción de frutos simplemente se ha reportado el porcentaje de frutos con señas visibles del daño, pero no se ha especificado el tipo de daño (Tabla 21.5). En dos experimentos que se llevaron a cabo en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, se observó que los insectos provocaban una reducción sustancial en el número de semillas sanas de *Calyptronyne ghiesbreghtiana*, especie de palma de sotobosque. Esta especie produce frutos con una sola semilla, y los racimos que no fueron protegidos contra los insectos perdieron el 60% de los frutos (Cunningham 1997). El daño que sufrieron las frutas durante las primeras semanas de desarrollo lo ocasionaron varias especies de la familia Curculionidae; el daño a la pulpa en la fruta madura lo causaron algunas especies de la familia Tettigonidae.

En la misma localidad, cinco especies de arbustos del género *Piper* perdieron entre un 9 y un 87% de las semillas: los responsables fueron varios Hemiptera que se alimentaron de la única semilla contenida en los frutos todavía inmaduros (Greig 1993). La variación en el porcentaje de daño se atribuyó a las diferencias que presentaban las cinco especies de arbustos en cuanto al número y el tamaño de semillas por amento: las especies que producían muchas semillas de tamaño pequeño presentaron un menor porcentaje de semillas dañadas que las especies que producían pocas semillas pero de tamaño grande (Greig 1993). Las especies más afectadas por los insectos frugívoros fueron, entonces, las que produjeron amentos con pocas frutas.

TABLA 21.5 Especies de plantas para las cuales se ha estimado el porcentaje de frutos dañados por insectos. (a) Experimento en donde se excluyeron los insectos, (b) frutos colectados de una manera aleatoria en el campo, tipo de daño no especificado, (c) frutos colectados de una manera aleatoria en el campo, porcentaje de semillas dañadas por fruto; (d) frutos colectados de una manera aleatoria en el campo, las larvas se alimentan de las estructuras carnosas; (e) frutos colectados de una manera aleatoria en el campo, las semillas y los frutos presentaban orificios de salida.

Especie	Familia	Tipo de Fruta	Insecto	Porcentaje de frutos con daño	Referencia
<i>Calyptronyne ghiesbreghtiana</i>	Arecaceae	Drupa	Varios	60 <sup>a</sup>	1
<i>Gaiadendron punctatum</i>	Loranthaceae	Drupa	Desconocido	32 <sup>b</sup>	4
<i>Miconia</i> sp.	Melastomataceae	Baya	Desconocido	10 <sup>b</sup>	4
<i>Ficus</i> spp.	Moraceae	Sicono	Hymenoptera	44-61 <sup>c</sup>	6, 7, 8
<i>Ardisia compressa</i>	Myrsinaceae	Drupa	Diptera	24 <sup>d</sup>	9
<i>Piper</i> spp.	Piperaceae	Drupa	Varios	9-87 <sup>a</sup>	3
<i>Hesperomeles obovata</i>	Rosaceae		Desconocido	20 <sup>b</sup>	4
<i>Hirtella</i> sp.	Rosaceae		Desconocido	53 <sup>b</sup>	4
<i>Gonzalagunia rosea</i>	Rubiaceae		Diptera	15 <sup>d</sup>	9
<i>Psychotria gracilis</i>	Rubiaceae	Baya	Diptera	40-76 <sup>e</sup>	12
<i>Achras zapota</i>	Sapotaceae		Lepidoptera	95 <sup>b</sup>	5
<i>Acnistus arborescens</i>	Solanaceae		Diptera	20 <sup>d</sup>	10
<i>Neea ampifolia</i>	Solanaceae	Baya	Diptera	49 <sup>d</sup>	9
<i>Lysianthes synanthera</i>	Solanaceae	Baya	Diptera	31 <sup>d</sup>	9
<i>Solanum cordovense</i>	Solanaceae	Baya	Diptera	23 <sup>d</sup>	9
<i>Cestrum racemosum</i>	Solanaceae	Baya	Diptera	25 <sup>d</sup>	9
<i>Solanum mauritianum</i>	Solanaceae	Baya	Diptera	100 <sup>b</sup>	2
<i>Lantana</i> spp.	Verbenaceae	Drupa	Diptera	2 <sup>b</sup>	11

(1) Cunningham (1997), (2) Drew y Hooper (1983), (3) Greig (1993), (4) Herrera (1986), (5) Ibrahim (1992), (6) Janzen (1976), (7) Janzen (1979a), (8) Janzen (1979b), (9) Valburg (1992a), (10) Valburg (1992b), (11) Winter (1982), (12) C. Restrepo, datos sin publicar.

Los insectos frugívoros pueden afectar el patrón espacial de deposición de semillas de una manera indirecta, pues inciden en el comportamiento de los diseminadores de semillas (Fig. 21.1). En efecto, en una serie de experimentos llevados a cabo en condiciones de laboratorio en Monteverde, Costa Rica, se observó que el pájaro *Chlorospingus ophthalmicus* variaba el consumo de frutos con larvas dependiendo de la clase de frutos que se le ofrecía (Valburg 1992a). Prefería, por ejemplo, los frutos maduros de *Cestrum racemosum*, *Gonzalagunia rosea* y *Ardisia compressa* con larvas, pero prefería los frutos maduros de *Neea amplifolia* y *Lysianthes synanthera* sin larvas. La presencia de larvas en los frutos maduros de *Solanum cordovense* no afectó la escogencia.

En otros dos estudios, Redford *et al.* (1984) y Oppenheimer (1996) encontraron que varias especies de primates (*Callithrix*, *Cercocebus*,

*Cebus*) eran capaces de distinguir, y seleccionar, las frutas que contenían larvas de insectos. Lo contrario ocurre con *Brotogeris jugularis*, un periquito que aparentemente selecciona las semillas de *Ficus* que no contienen larvas de avispa agaónida (Janzen 1981). En Australia, Drew (1987) encontró que la incidencia de frutos con larvas de *Dacus cacuminatus* (Diptera: Tephritidae) era mayor en una localidad en donde la paloma *Macropygia phasianella*, el mayor consumidor de estos frutos, estaba ausente.

En otro ejemplo realizado en condiciones de laboratorio, el pájaro *Chlorospingus ophthalmicus* prefirió los frutos maduros de *Acnistus arborescens* con larvas de insectos, pero las especies de murciélagos, *Carollia brevicauda* y *Sturnira ludovici*, mostraron el patrón contrario (Valburg 1992b, Engriser 1995). Los resultados de todos estos estudios muestran que los insectos pueden influir en la escogencia de frutos por

parte los vertebrados frugívoros, escogencia que variará dependiendo de si los insectos hacen a las frutas más, o menos, atractivas.

### Por qué alimentarse de frutas

A diferencia de los vertebrados frugívoros, los insectos —por presentar un ciclo de vida muy corto y una mayor facilidad de ser manipulados experimentalmente— ofrecen grandes posibilidades para investigar la evolución de las diferentes estrategias ecológicas que pueden surgir de una dieta basada en el consumo de frutas. Sin embargo, son pocos los trabajos que se han realizado al respecto. *Anastrepha serpentina* (Tephritidae), por ejemplo, es una mosca de la fruta que está estrechamente relacionada con los frutos de la familia Sapotaceae. Las hembras adultas se alimentan del jugo de las frutas, ponen sus huevos en ellas y las larvas completan su desarrollo alimentándose de sus estructuras carnosas (Aluja 1994). Jacome *et al.* (1995) observaron que la longevidad y la fecundidad de las hembras adultas se veían claramente afectadas por la dieta que seguían (Fig. 21.2). Así, las hembras que se alimentaban de las frutas abiertas de *Manilkara zapota* eran muy longevas, y las que se alimentaban de una solución de sacarosa con proteínas ovipositaron a una edad muy temprana. Este experimento muestra que los cambios en la dieta pueden afectar diferentes componentes de la estrategia de vida de un organismo.

### Cómo protegerse de los insectos frugívoros

Es frecuente observar que la presencia de insectos provoca el aborto selectivo de semillas o incluso de frutas enteras, especialmente de aquéllas inmaduras (Stephenson 1981). Este es, quizás, el mecanismo más costoso, desde el punto de vista energético, que una planta puede emplear para protegerse de un insecto frugívoro. Dadas las complejas interacciones que se establecen entre el embrión, el endospermo y las estructuras carnosas de las frutas (Recuadro 21.1), es probable que las plantas utilicen este mecanismo únicamente si el embrión se ve seriamente afectado por la actividad de los insectos.

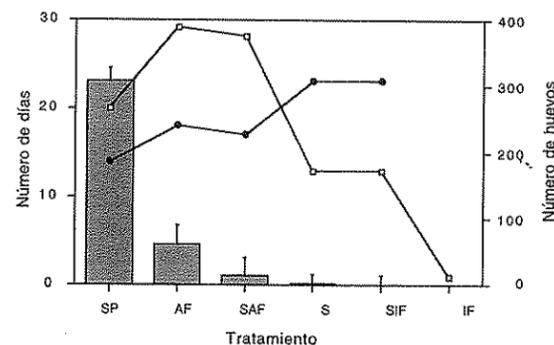
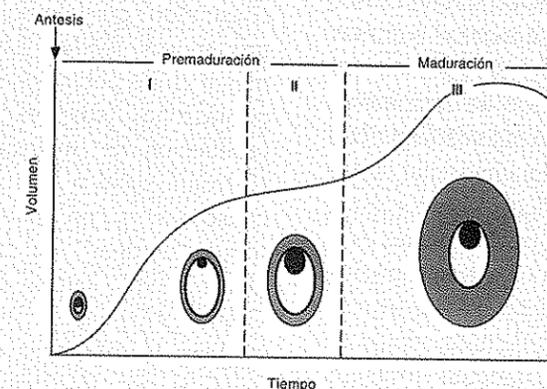


FIGURA 21.2 El tipo de dieta incide, de manera notoria, en los diferentes componentes del ciclo vital de los insectos. En este experimento, a los adultos de la mosca de la fruta *Anastrepha serpentina* (Tephritidae) se les suministró alguna de las siguientes dietas (tratamientos): sacarosa y proteínas (SP), frutos abiertos de *Manilkara zapota* (AF), sacarosa y frutos abiertos de *M. zapota* (SAF), sacarosa (S), sacarosa y frutos cerrados de *M. zapota* (SIF) o frutos cerrados de *M. zapota* (IF). La altura de las barras representa el número promedio de huevos que produjeron las moscas hembras; los cuadros blancos representan la longevidad de las moscas (medida como el número de días transcurridos hasta alcanzar una mortalidad del 25%), y la edad (número de días) a la que las hembras ovipositaron por primera vez está representada por los círculos en negro. Los datos fueron tomados de Jacome *et al.* (1995).

Además del aborto de semillas y frutas, las plantas poseen un rico arsenal físico y químico de defensas para protegerse de los insectos (Herrera 1982). El conocimiento que se tiene de los requerimientos nutricionales y energéticos de los insectos (ver revisión en Slansky & Rodríguez 1987) permite elucidar los posibles mecanismos que utilizan las plantas para protegerse de los insectos frugívoros. Existe evidencia de que las plantas pueden protegerse modificando el componente mecánico, nutritivo y de diseño de los frutos o semillas (Herrera 1982). El componente mecánico se relaciona con la presencia de espinas, pelos, protuberancias, cáscaras y cubiertas duras o gruesas. Las larvas de *Spodoptera exigua* (Noctuidae) se alimentan de los frutos inmaduros de *Lycopersicum* spp. (Solanaceae; Juvik & Stevens 1982, Eigenbrode & Trumble 1994). La especie cultivada *L. esculentum* presenta cutículas menos duras que

RECUADRO 21.1 Frutos carnosos: características de su desarrollo

Durante su desarrollo, los frutos carnosos experimentan cambios fisiológicos, morfológicos y químicos (Hulme 1970, Hulme 1971, Rhodes 1980, Monselise 1986, Brady 1987, Ho 1988). Cada etapa está regulada por estructuras anatómicas específicas, las cuales inhiben o promueven la actividad de otras estructuras anatómicas. La etapa de premaduración del fruto (I y II) está regulada por las semillas (endospermo y embrión); la etapa de maduración (III) por las estructuras carnosas asociadas a las semillas. En la primera etapa, y como consecuencia de una rápida división celular, el fruto experimenta un primer impulso de crecimiento. Las semillas controlan el tránsito de compuestos de carbono (producto de la fotosíntesis) e inhiben su consumo por parte de las estructuras carnosas. Hacia el final de esta etapa las semillas alcanzan su tamaño máximo. En la segunda etapa, el fruto cambia muy poco de tamaño: el embrión y el endospermo se diferencian y el endocarpo se endurece. En la tercera etapa, el fruto experimenta un segundo impulso de crecimiento, como consecuencia de la expansión de las células presentes en las estructuras carnosas, y alcanza su tamaño máximo. Las semillas, por su parte, alcanzan la madurez. Durante esta etapa la dureza y la concentración de clorofila, y de compuestos secundarios y de proteínas, disminuye, mientras que la concentración de azúcares, lípidos, agua, compuestos volátiles (incluyendo etileno), pH y pigmentos diferentes a la clorofila aumenta. Al iniciarse la tercera etapa, la tasa de respiración del fruto es muy alta, pero disminuye a medida que el fruto comienza su senescencia. Durante la premaduración del fruto, las semillas cumplen dos funciones importantes: evitan el aborto del fruto (por medio de la producción de auxinas) y dirigen los asimilados de carbono fotosintético hacia las estructuras carnosas (por medio de la producción de giberelinas y citoquininas). Si durante las etapas I y II, las semillas sufren algún daño, el desarrollo del fruto se vería seriamente comprometido (Stephenson 1981). (En la figura adjunta, el embrión se muestra en color negro, la semilla en blanco y las estructuras carnosas en gris.)



*L. pimpinellifolium*. En un experimento se encontró que muchas de las larvas de *S. exigua* que fueron criadas con frutos de *L. pimpinellifolium* fueron incapaces de penetrar los frutos con sus mandíbulas y como resultado murieron de inanición (Juvik & Stevens 1982, Eigenbrode & Trumble 1994).

El tamaño de las frutas y las semillas puede influir en el comportamiento de los insectos frugívoros. En Hawaii, por ejemplo, las hembras de *Cryptophlebia* (Tortricidae) ponen sus huevos sobre los frutos de *Macadamia integrifolia*, pero depositan más huevos en los frutos que tienen un diámetro mayor a los 20 mm (Jones 1994). Esto sugiere que las hembras prefieren frutos de un

cierto tamaño. En la Estación Biológica La Selva, varios curculiónidos consumen las semillas de la palma *Calyptrogyne ghiesbreghtiana*, pero, de acuerdo con Cunningham (1997), se observa una mayor incidencia de daño en los frutos que tienen un diámetro promedio de 4.8 mm (no en frutos más grandes o más pequeños). *Rhagoletis pomonella* (Tephritidae) pone sus huevos en los frutos de varias especies de la familia Rosaceae (*Malus* sp. y *Prunus* sp.). Buscando algún patrón de oviposición, Prokopy (1977) colocó esferas rojas de varios tamaños entre las copas de estas dos especies de árboles, y observó que las hembras de *R. pomonella* visitaron con más frecuencia las esferas de 7.5 cm de diámetro que las de otros

tamaños. El uso de otros frutos artificiales apoya estos resultados (Prokopy & Bush 1973). En algunos bosques secos de Costa Rica, se ha observado que las semillas de muchas especies de Leguminosae son consumidas por escarabajos "brúchidos" (Coleoptera) (Janzen 1969). También se ha observado que esto no lo hacen de una manera indiscriminada: en un estudio comparativo que incluyó 36 especies de leguminosas, se observó que los "brúchidos" se inclinaban por las especies que producían pocas semillas pero de tamaño grande, y dejaban de lado las especies que producían muchas semillas pero de tamaño pequeño. Ejemplos como estos sugieren que el componente de diseño puede afectar el comportamiento de los insectos frugívoros (dadas sus preferencias por frutos o semillas de cierto tamaño).

Las plantas también pueden proteger sus frutos por intermedio del componente químico. En efecto, la proporción y el tipo de los nutrientes, así como la presencia de compuestos secundarios, pueden afectar de manera negativa a los diferentes componentes del ciclo vital de los insectos frugívoros. Posiblemente el mecanismo más eficaz al que pueden recurrir las plantas es la producción de frutos con una baja concentración de proteínas. *Ceratitis capitata* y *Anastrepha serpentina* (Tephritidae), por ejemplo, vieron su producción de huevos seriamente afectada cuando se les suministró una dieta carente de proteínas (Alves & Zucoloto 1992, Jacome *et al.* 1995). En otro experimento se encontró que las larvas de *Spodoptera exigua* (Noctuidae) se inclinaban por aquellas variedades de *Lycopersicum* spp. (Solanaceae) que tenían una baja concentración del glicoalcaloide  $\alpha$ -tomatina (Eigenbrode & Trumble 1994).

La abundancia (o escasez) de frutas en un momento dado tiene, también, el potencial de afectar la actividad de los insectos frugívoros. Y es que las plantas pueden hacer sus frutos más difíciles, o más fáciles, de encontrar. Dos estudios realizados en el bosque de la Isla de Barro Colorado, en Panamá, ilustran estas dos estrategias. *Mabea occidentalis* (Euphorbiaceae) es un arbolito del sotobosque que exhibe un solo período de fructificación. Los frutos dehiscentes

son producidos en un período de 15 semanas y la producción alcanza su máximo justo en la mitad de ese período. De Steven (1981) observó que el número de semillas consumidas por la polilla *Laysperesia* sp. (Olethreutidae: Lepidoptera) era menor al inicio del período de fructificación que en las etapas siguientes. Al parecer, entonces, las plantas que logran madurar sus frutos temprano pueden "escapar" de los insectos. *Hybanthus prunifolius* (Violaceae) es otro arbusto del sotobosque que exhibe un solo período de fructificación; pero, a diferencia de la especie anterior, la producción de frutos está limitada a un período de 4 semanas. Con fines experimentales, Augspurger (1981) creó una población de individuos que produjo frutos a lo largo de un período de tiempo más largo ("población asincrónica") y observó que el porcentaje y el número absoluto de semillas consumidos por una polilla (Cosmopteridae) y una mosca (*Silba*: Lonchaeidae) era mucho mayor en las poblaciones asincrónicas que en las poblaciones sincrónicas. En este caso la producción de un gran número de frutos en sincronía sació a los insectos frugívoros y, en consecuencia, un mayor número de semillas logró "escapar" del ataque de los insectos (Janzen 1969, Janzen 1971, Augspurger 1981). Greig (1993) empleó un argumento similar para explicar la diferencia en el número de frutos dañados por insectos en varias especies de arbustos del género *Piper* en la Estación Biológica La Selva.

### Cómo alimentarse de frutas

Los insectos frugívoros poseen una gran variedad de mecanismos para alimentarse de frutas (para aquellos insectos que se alimentan de semillas ver Johnson & Kistler 1987, Slansky & Panizzi 1987) y posiblemente para defenderse de los vertebrados frugívoros. Estos mecanismos son de tipo morfológico, fisiológico y conductual.

Las frutas son relativamente pobres en lípidos y muy pobres en proteínas. Sin embargo, estos compuestos son esenciales para que los insectos adultos alcancen su estado reproductivo y produzcan huevos y feromonas. Las moscas de la fruta han solucionado este problema de varias

formas. Por ejemplo, los adultos de *Rhagoletis* y *Anastrepha* obtienen proteínas ingiriendo miel de áfidos, exudados de la superficie de las hojas y jugos de las heces de las aves (Bateman 1972, Fletcher 1987, Hendrichs *et al.* 1993, Aluja 1994). Los adultos de *Ceratitis* y *Anastrepha*, además de usar los lípidos que sintetizaron durante su etapa juvenil, pueden sintetizarlos *de novo* a partir de carbohidratos (Jacome *et al.* 1995, Warburg & Yuval 1996).

Por otro lado, las larvas de las moscas de la fruta necesitan consumir ciertas proteínas esenciales para crecer y completar su desarrollo. Tales proteínas las obtienen por medio de bacterias endosimbióticas, las cuales son transferidas a los huevos cuando éstos están aún dentro de las hembras (Bateman 1972, Fletcher 1987, Aluja 1994). En algunas especies de moscas, entre ellas *Bactrocera oleae*, esta asociación parece ser obligatoria (Hagen 1966). Con el fin de establecer el papel de estas bacterias en el crecimiento de las larvas de *Bactrocera jarvisi*, Fitt y O'Brien (1985) colocaron huevos esterilizados, y huevos sin esterilizar, en medios de cultivo con *Enterobacter*, y sin *Enterobacter*. En un medio ácido (pH = 4.5), la inoculación con bacterias no afectó el crecimiento de larvas provenientes de huevos esterilizados. En un medio neutro (pH = 7.0), sin embargo, la inoculación con bacterias afectó el crecimiento de larvas provenientes de huevos esterilizados. Estas larvas alcanzaron unos 15 g de peso, mientras que las del medio no inoculado y provenientes de huevos esterilizados alcanzaron unos 3 g de peso. Estos resultados señalan la importancia de *Enterobacter* para el desarrollo de esta mosca de la fruta.

La presencia de compuestos secundarios en las frutas y en las semillas es notable, aunque la concentración de estas sustancias disminuye durante el período de maduración de las estructuras carnosas (Juvik & Stevens 1982, Monselise 1986) (Recuadro 21.1). Las moscas de la fruta parecen haber reducido de dos maneras el costo metabólico que supone ingerir un compuesto secundario: (1) alimentándose únicamente de frutos maduros y (2) utilizando las bacterias endosimbióticas para desdoblar esas

sustancias (Fletcher 1987). Otros insectos frugívoros se alimentan de estructuras carnosas y semillas inmaduras, y es muy probable que posean algún mecanismo complejo para metabolizar a los compuestos secundarios (Bloem *et al.* 1989, Aldrich *et al.* 1990).

Como ya se mencionó, la abundancia de frutas es variable en el tiempo. Los insectos frugívoros, sin embargo, presentan una gran diversidad de comportamientos que les permiten enfrentar los períodos de escasez de fruta. Uno de estos comportamientos consiste en acercarse a una variedad de frutas muy amplia. Algunas especies están asociadas a una sola planta o a una sola familia de plantas, mientras que otras están asociadas a muchas plantas distribuidas en varias familias (Fitt 1981a, Fitt 1986, Aluja 1994). De hecho, aquellas especies que usan una amplia gama de plantas tienen múltiples posturas de huevos a lo largo del año, mientras que aquellas que usan pocas especies (o una sola especie) tienen una sola postura al año (Fletcher 1987, Nadel & Peña 1991).

Los insectos frugívoros presentan un patrón de movimiento muy variado, condición que responde, posiblemente, a las fluctuaciones en la abundancia y en la diversidad de las frutas que consumen. Por ejemplo, *Bactrocera opiliae* se reproduce una sola vez al año y esto lo hace durante la fructificación de la única planta que ella utiliza para este fin (la fructificación dura unas pocas semanas) (Fitt 1981a). Cuando no se está en época de fructificación, los adultos de *B. opiliae* se agrupan debajo de las hojas y permanecen quietos, en diapausa facultativa, hasta el siguiente período de producción de frutos (Fitt 1981b). Un segundo grupo de insectos frugívoros presenta movimientos locales y se desplazan ya sea verticalmente dentro del bosque o de manera horizontal entre áreas que difieren en cuanto al tipo y la abundancia de frutas que presentan (DeVries 1988, Hedstrom & González 1987, Wong *et al.* 1989, Vargas *et al.* 1990, Tan & Serit 1994, Celedonio-Hurtado *et al.* 1995). Un tercer grupo de insectos frugívoros se desplaza a través de áreas más grandes, a lo largo de un gradiente altitudinal (Drew & Hooper 1983, Malo *et al.* 1987) o latitudinal (Sands *et al.* 1991).

Un insecto que se alimenta de estructuras carnosas y de semillas tiene que evadir, además de los mecanismos de defensa de las frutas, los vertebrados frugívoros que las consumen. Para los insectos adultos esto no es un problema, ya que generalmente tienen una alta movilidad. Los menos móviles pueden incorporar los compuestos secundarios presentes en las semillas dentro de sus tejidos, volviéndose tóxicos para los depredadores (Aldrich *et al.* 1990). Las larvas, por su parte, pueden evadir a los vertebrados frugívoros de varias maneras. Por un lado, pueden completar su desarrollo y salir de los frutos antes de que éstos se vuelvan atractivos para los diseminadores. Esto es lo que hacen las moscas de la fruta (*Tephritidae*): abren un orificio de salida en los frutos maduros y se dejan caer al suelo, en donde se entierran y empupan (Bateman 1972, Fletcher 1987, Aluja 1994). En el bosque montano de Monteverde, en Costa Rica, se ha observado que una mosca no identificada completa su desarrollo en las semillas de *Psychotria gracilis*: los huevos son puestos en las semillas de frutos inmaduros y una vez que las larvas se transforman en adultos abren un orificio a través de la semilla y el pericarpio y dejan atrás una semilla hueca. Las frutas que han albergado a las larvas maduran normalmente, y cambian de color verde a rojo. La presencia de un mayor número de semillas huecas en los frutos maduros sugiere que las moscas adultas emergen antes de que los frutos hayan alcanzado ese estado (C. Restrepo, *datos no publicados*). Una situación similar ocurre con una avispa (*Eurytomidae*) que se desarrolla en las semillas de *Palicourea gibbosa* en las montañas de Colombia.

Los insectos también pueden alimentarse de las frutas y evadir a los vertebrados frugívoros haciendo que los frutos se vuelvan menos atractivos para estos últimos. Los productos de excreción de los insectos, así como los de las bacterias y hongos que colonizan los túneles excavados por las larvas en las estructuras carnosas, pueden cambiar el sabor de los frutos y hacerlos desagradables para los vertebrados (Janzen 1977, Manzur & Courtney 1984, Courtney & Manzur 1985, Herrera 1989, Sallabanks & Courtney 1992).

## Atraer y proteger: un dilema para las plantas y los frutos carnosos

Las plantas que producen frutas carnosas y los vertebrados e invertebrados frugívoros pueden interactuar de múltiples formas. De ahí, en parte, la dificultad para obtener respuestas claras a los *porqués* y *cómos*, que operan en los sistemas frutas-vertebrados frugívoros. Del mismo modo, la falta de conocimiento sobre la forma en que se integran los procesos que ocurren a nivel de individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas ha resultado en una enorme colección de trabajos que si bien revelan aspectos fascinantes sobre la historia natural de diversos sistemas, tienen poco poder predictivo (Levey & Benkman 1999). Por un lado, pareciera que existen muchas similitudes entre los insectos y los vertebrados frugívoros con relación al *porqué* alimentarse de frutas y *cómo* hacerlo, situación que sugiere dos cosas: que algunas características de las plantas han evolucionado independientemente de la función de dispersión de sus semillas, y, que la "carrera evolutiva" entre las frutas, los insectos y los vertebrados frugívoros ha sido intensa. Por otro lado, la actividad de los dos grupos de frugívoros examinados en este capítulo genera un espectro de daños a las frutas y a las semillas que parece superponerse: en un extremo se encuentran los frugívoros que dejan las semillas intactas -y que en muchos casos las transportan lejos de la planta progenitora- y, en el otro, los frugívoros que destruyen las semillas. Esto indica que el patrón espacial de deposición de semillas alrededor de las plantas progenitoras es el resultado de la actividad combinada de los insectos y los vertebrados frugívoros.

Son varios los tópicos que merecen ser estudiados o revaluados con el fin de entender mejor las causas y las consecuencias de las interacciones entre las frutas y los frugívoros.

1. En los ecosistemas tropicales la diversidad de frutas carnosas es asombrosa y aunque se han realizado numerosos esfuerzos por caracterizar este recurso, quizás convenga

ahora examinarlo desde el punto de vista de los insectos frugívoros.

2. La presencia de compuestos secundarios parece ser muy común en las frutas; sin embargo, su distribución no está clara, sus funciones no se conocen a ciencia cierta y no se sabe, tampoco, cómo los procesan los frugívoros. A la luz de los numerosos programas que se han puesto en marcha para buscar nuevos compuestos activos (ver capítulo 19), esta sería una especialidad de investigación con un gran potencial para dilucidar las interacciones ecológicas que tienen lugar entre los compuestos secundarios y los frugívoros.
3. A pesar de que las especies de insectos frugívoros son muy numerosas, no existen estudios que cuantifiquen su diversidad en los ecosistemas boscosos tropicales. Esta información ayudaría a entender no sólo el impacto que pueden tener los insectos frugívoros sobre las plantas, sino también sobre los vertebrados que se alimentan de ellos.
4. Es poco lo que se sabe sobre las repercusiones que la acción combinada de los insectos y los vertebrados frugívoros tiene sobre los patrones espaciales de deposición de semillas. El balance que se logre entre diseminación y daño podría ser, en parte, responsable de la diversidad de plantas que se observa en los bosques neotropicales, tal y como se discute en el capítulo 16.

### Frugivoría aplicada

El estudio de las interacciones entre las plantas productoras de frutos con estructuras carnosas y los organismos que se alimentan de ellas ha tenido, y seguirá teniendo, una gran aplicación. A continuación se presenta una lista de las áreas que se han beneficiado con el estudio de las interacciones frutas-frugívoros:

1. Los estudios que buscan controlar la presencia de insectos frugívoros en los cultivos de frutas han generado no sólo una vasta literatura, sino la mejor

información de que se dispone hasta el momento sobre la interacción entre los insectos frugívoros y las frutas. Una buena parte de esos trabajos se ha orientado a tratar de entender los mecanismos que utilizan los insectos para seleccionar las frutas (cómo alimentarse de frutas), y a evaluar las consecuencias de una dieta frugívora sobre los distintos componentes del ciclo vital de los insectos (por qué alimentarse de frutas). La información generada ha permitido desarrollar sistemas de control que van desde el diseño de trampas, hasta el diseño de ecosistemas manejados. De igual modo, ha permitido seleccionar variedades de frutas resistentes a la actividad de los insectos frugívoros. El control de los vertebrados frugívoros también ha recibido alguna atención.

2. El estudio de los insectos frugívoros ha resultado de gran utilidad en el manejo de malezas y plantas introducidas. En este caso, lo que se busca es la proliferación de aquellos insectos que se especializan en las frutas o en las semillas de esas plantas, con el fin de modificar el patrón espacial de deposición de semillas (para reducir, así, la fertilidad de las plantas).
3. El estudio de los mecanismos que controlan la producción de frutos ha encontrado ciertamente aplicación en la horticultura. No solo se ha logrado aumentar la productividad de muchas especies frutales, sino que se han podido seleccionar variedades de plantas dirigidas a solventar ciertas necesidades humanas.
4. Los estudios de frugivoría han encontrado aplicación en la restauración de áreas degradadas (p. ej., Cardoso da Silva *et al.* 1996; ver capítulo 23) y comienzan a ser útiles para guiar el manejo de bosques maderables (p. ej., Guariguata & Pinard 1998).
5. Al diseñar un área protegida, los estudios de frugivoría son particularmente importantes para garantizar tanto la supervivencia de aquellos frugívoros que

presentan movimientos de carácter local, regional o continental, como el mantenimiento de muchas especies de plantas que dependen de ellos para la dispersión de sus semillas (ver p. ej., Guindon 1996).

## Literatura citada

- Aide, T. M. & J. K. Zimmerman. 1991. Patterns of insect herbivory, growth, and survivorship in juveniles of a neotropical liana. *Ecology* 71:1412-1421.
- Aldrich, J. R., S. P. Carroll, W. R. Lusby, M. J. Thompson, J. P. Kochansky, & R. M. Waters. 1990. Sapindaceae, cyanolipids, and bugs. *Journal of Chemical Ecology* 16:199-210.
- Aluja, M. 1994. Bionomic and management of *Anastrepha*. *Annual Review of Entomology* 39: 155-178.
- Alves, J. & F. S. Zucoloto. 1992. Nutritional value and selection of different diets by adult *Ceratitis capitata* flies (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Physiology* 38: 485-491.
- Andersen, A. N. & T. R. New. 1987. Insect inhabitants of fruits of *Eucalyptus*, *Leptospermum*, and *Casuarina* in southeastern Australia. *Australian Journal of Zoology* 35:327-336.
- Augspurger, C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollination and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology* 62: 775-788.
- Avila, M. L., V. H. Hernández, & E. Velarde. 1996. The diet of the Resplendent Quetzal (*Pharomachrus mocinno*, Trogonidae) in a Mexican cloud forest. *Biotropica* 28:720-727.
- Bairlein, F. 1996. Fruit-eating in birds and its nutritional consequences. *Comparative Biochemistry and Physiology* 113:215-224.
- Bairlein, F. & E. Gwinner. 1994. Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. *Annual Review of Nutrition* 14:187-215.
- Baker, H. G., I. Baker, & S. A. Hodges. 1998. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30: 559-586.
- Barnea, A., Y. Yom-Tov, & J. Friedman. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology* 5: 394-402.
- Bateman, M. A. 1972. The ecology of fruit flies. *Annual Review of Entomology* 17: 493-518.
- Bazzaz, F. A., R. W. Carlson, & J. L. Harper. 1979. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits. *Nature* 279: 554-555.
- Beach, J. H. & W. J. Kress. 1980. Sporophyte versus gametophyte: a note on the origin of self-incompatibility in flowering plants. *Systematic Botany* 5:1-5.
- Bernhardt, P. & L. B. Thien. 1987. Self-isolation and insect pollination in the primitive angiosperms: new evaluations of older hypotheses. *Plant Systematics and Evolution* 156:159-176.
- Bewley, J. D. & M. Black. 1994. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, USA.
- Bizerril, M. X. A. & A. Raw. 1997. Feeding specialization of two species of bats and the fruit-quality of *Piper arboreum* in a Central Brazilian gallery forest. *Revista de Biología Tropical* 45: 913-918.
- Blake, J. G. & B. A. Loiselle. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *The Auk* 108:114-130.
- Blanke, M. M. & F. Lenz. 1989. Fruit photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 12:31-46.
- Bloem, K. A., K. C. Kelley, & S. S. Duffey. 1989. Differential effect of tomatine and its alleviation by cholesterol on larval growth and efficiency of food utilization in *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*. *Journal of Chemical Ecology* 15:387-398.
- Bodmer, R. E. 1990. Fruit patch size and frugivory in the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *Journal of Zoology* 222: 121-128.
- Bodmer, R. E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* 23: 255-261.
- Bosque, C. & R. Ramírez. 1988. Post-breeding migration of oilbirds. *The Willson Bulletin* 100:675-677.
- Brady, C. J. 1987. Fruit ripening. *Annual Review of Plant Physiology* 38: 179-204.
- Burkey, T. V. 1994. Tropical tree species diversity: A test of the Janzen-Connell model. *Oecologia* 97: 533-540.
- Cardoso da Silva, J. M., C. Uhl, & K. G. Murray. 1996. Plant succession, landscape management, and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10: 491-503.
- Celedonio-Hurtado, H., M. Aluja, & P. Liedo. 1995. Adult population fluctuations of *Anastrepha* species (Diptera: Tephritidae) in tropical orchard habitats of Chiapas, Mexico. *Environmental Entomology* 24: 861-869.
- Chaikiattiyos, S., C. M. Menzel, & T. S. Rasmussen. 1994. Floral induction in tropical fruit trees: Effects of temperature and water supply. *Journal of Horticultural Science* 69: 397-415.
- Chapman, C. A. & L. J. Chapman. 1996. Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species. *Journal of Tropical Ecology* 12: 491-504.
- Charles-Dominique, P., M. Atramentowicz, M. Charles-Dominique, H. Gerard, A. Hladik, C. M. Hladik, & M.

- F. Prevost. 1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise interrelations plantes-animaux. *Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie)* 35:341-435.
- Christian, K. A., C. R. Tracy, & W. P. Porter. 1984. Diet, digestion, and food preferences of Galapagos land iguanas. *Herpetologica* 40: 205-212.
- Cintra, R. 1997. A test of the Janzen-Connell model with two common tree species in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13:641-658.
- Cipollini, M. L. & D. J. Levey. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: Adaptive hypotheses and implications for seed dispersers. *American Naturalist* 150: 346-372.
- Clark, D. A. & D. B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rainforest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124: 769-788.
- Clark, D. B., D. A. Clark, & J. M. Read. 1998. Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a Neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101-112.
- Coates-Estrada, R. & A. Estrada. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 4: 349-357.
- Coley, P. D. 1983a. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64: 426-433.
- Coley, P. D. 1983b. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Compton, S. G., S. J. Ross, & I. W. R. Thornton. 1994. Pollinator limitation of fig tree reproduction on the island of Anak Krakatau (Indonesia). *Biotropica* 26: 180-186.
- Condit, R., S. P. Hubbell, & R. B. Foster. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a Neotropical forest. *American Naturalist* 140:261-286.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pp. 298-310 *en* P. J. DeBoer & G. R. Gradwell, editores. *Dynamics of Populations*. Center of Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Coombe, B. G. 1976. The development of fleshy fruits. *Annual Review of Plant Physiology* 27:507-528.
- Cortes-F., J. E., J. Vasconcellos-N., M. A. Garcia, & A. L. T. de Souza. 1994. Saucory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26:295-301.
- Courtney, S. P. & M. I. Manzur. 1985. Fruiting and fitness in *Crataegus monogyna*: The effects of frugivores and seed predators. *Oikos* 44:398-406.
- Croat, T. B. 1974. A case for selection for delayed fruit maturation in *Spondias* (Anacardiaceae). *Biotropica* 6:135-137.
- Cruz, A. 1974. Feeding assemblages of Jamaican birds. *The Condor* 76:102-119.
- Cruz, A. 1981. Bird activity and seed dispersal of a montane forest tree (*Dunalia arborescens*) in Jamaica. *Biotropica* (Supplement) 13: 34-44.
- Cunningham, S. A. 1997. Predator control of seed production by a rain forest understory palm. *Oikos* 79: 282-290.
- Davidar, P. 1983. Birds and neotropical mistletoes: Effects on seedling recruitment. *Oecologia* 60: 271-273.
- Davis, A. J. & S. L. Sutton. 1997. A dung beetle that feeds on fig: Implications for the measurement of species rarity. *Journal of Tropical Ecology* 13: 759-766.
- Debussche, M. & P. Isenmann. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56: 327-338.
- Denslow, J. S., J. C. Schulz, P. M. Vitousek, & B. R. Strain. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71:165-179.
- De Steven, D. 1981. Predispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea occidentalis*, Euphorbiaceae). *Biotropica* 13: 146-150.
- DeVries, P. J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera* 26: 98-108.
- Drew, R. A. I. 1987. Reduction in fruit fly (Tephritidae: Dacinae) populations in their endemic rainforest habitat by frugivorous vertebrates. *Australian Journal of Zoology* 35: 283-288.
- Drew, R. A. I. & G. H. S. Hooper. 1983. Population studies of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in south-east Queensland. *Oecologia* 56: 153-159.
- Eigenbrode, S. D. & J. T. Trumble. 1994. Fruit-based tolerance to damage by beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in tomato. *Environmental Entomology* 23: 937-942.
- Ellison, A. M., J. S. Denslow, B. A. Loiselle, & D. Brenes. 1993. Seed and seedling ecology of Neotropical Melastomataceae. *Ecology* 74: 1733-1749.
- Engriser, E. M. 1995. The effect of insect larvae infestation on fruit choice in Phyllostomid fruit bats: an experimental study. *Biotropica* 27: 523-525.
- Erard, C., M. Théry, & D. Sabatier. 1989. Régime alimentaire de *Rupicola rupicola* (Cotingidae) en Guyane Française: Relations avec la frugivorie et la zoochorie. *Revue d'Ecologie (La Terre et La Vie)* 44: 47-74.
- Fialho, R. F. 1990. Seed dispersal by a lizard and a tree frog: Effect of dispersal on seed survivorship. *Biotropica* 22: 423-424.

- Fitt, G. F. 1986. The roles of adult and larval specialisations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* in cultivated fruits (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* 69:101-109.
- Fitt, G. P. 1981a. The ecology of northern Australian Dacinae (Diptera: Tephritidae). I. Host phenology and utilization of *Opilia amentaceae* Roxb. (Opiliaceae) by *Dacus (Bactrocera) opiliae* Drew and Hardy, with notes on some other species. *Australian Journal of Zoology* 29: 691-705.
- Fitt, G. P. 1981b. The ecology of northern Australian Dacinae. II. Seasonal fluctuations in trap catches of *Dacus opiliae* Drew & Hardy and *D. tenuifascia* and their relationship to host phenology and climatic factors. *Australian Journal of Zoology* 29: 885-894.
- Fitt, G. P. & R. W. O'Brien. 1985. Bacteria associated with four species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae) and their role in the nutrition of the larvae. *Oecologia* 67: 447-454.
- Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* 51: 42-46.
- Fletcher, B. S. 1987. The biology of Dacine fruit flies. *Annual Review of Entomology* 32:115-144.
- Forget, P.-M. 1991. Comparative recruitment patterns of two non-pioneer canopy tree species in French Guiana. *Oecologia* 85: 434-439.
- Foster, M. S. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous birds and its fruit source. *Ecology* 58: 73-85.
- Foster, R. B. 1996. Famine on Barro Colorado Island. Pp. 201-212 en E. G. Leigh, A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, USA.
- Frankie, G. W., H. G. Baker, & P. A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- Franson, S. E. & M. S. Willson. 1983. Seed predation and patterns of fruit production in *Asclepias syriaca* L. *Oecologia* 59:370-376.
- Freeman, C. E. & R. D. Worthington. 1988. Is there a difference in the sugar composition of cultivated sweet fruits of tropical/subtropical and temperate origins? *Biotropica* 21: 219-222.
- Galetti, M., P. Martuscelli, F. Olmos, & A. Aleixo. 1997. Ecology and conservation of the Jacutinga *Pipile jacutinga* in the Atlantic forest of Brazil. *Biological Conservation* 82: 31-39.
- Gautier-Hion, A., J. M. Duplantier, R. Quris, F. Feer, C. Sourd, J. P. Decoux, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, P. Hecketsweiler, C. Roussillon, & J. M. Thiollay. 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. & L. H. Emmons. 1987. Geographical variation in fertility, phenology, and composition of understory neotropical forests. *Biotropica* 19:216-227.
- George, A. P., R. J. Nissen, & C. Howitt. 1990. Effects of environmental variables and cropping on leaf conductance of custard apple (*Annona cherimola* x *Annona squamosa*) 'African Pride'. *Scientia Horticulturae* 45:137-147.
- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions of Humaita, Amazonia. *Biotropica* 10: 170-183.
- Goulding, M. 1980. The Fishes and the Forest: Explorations in Amazonian Natural History. University of California Press, USA.
- Grant, V. 1950. The protection of the ovules in flowering plants. *Evolution* 4: 179-201.
- Greenberg, R. 1981. Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica* 13: 215-223.
- Greig, N. 1993. Predisersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest. *Oecologia* 93: 412-420.
- Guariguata, M. R. & M. A. Pinard. 1998. Ecological knowledge of regeneration from seed in neotropical forest trees: implications for natural forest management. *Forest Ecology and Management* 112: 87-99.
- Guindon, C. F. 1996. The importance of forest fragments to the maintenance of regional biodiversity in Costa Rica. Pp. 168-186 en J. Schelhas & R. Greenberg, editores. *Forest patches in tropical landscapes*. Island Press, USA.
- Gutiérrez-Martínez, A. & R. N. Ondarza. 1996. Kairomone effect of extracts from *Coffea canephora* over *Hypothenemus hampei* (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology* 25:96-100.
- Hagen, K. S. 1966. Dependence of the Olive Fly, *Dacus oleae*, larvae on symbiosis with *Pseudomonas savastanoi* for the utilization of olive. *Nature* 209:423-424.
- Hamrick, J. L., M. J. W. Godt, & S. L. Sherman-Broyles. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6: 95-124.
- Harper, J. L. 1994. *Population Biology of Plants*. Academic Press, UK.
- Harrison, S. 1987. Treefall gaps versus forest understory as environments for a defoliating moth on a tropical shrub. *Oecologia* 72: 65-68.
- Hedstrom, I. & I. Gonzalez. 1987. Vertical distribution of guava fruit flies, *Anastrepha striata* Schiner (Diptera, Tephritidae), in Costa Rican lowland guava orchards: implications for monitoring attempts. *Tropical Pest Management* 33: 287-289.
- Heideman, P. D. 1989. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. *Journal of Ecology* 77: 1059-1079.
- Hendrichs, J., C. R. Lauzon, S. S. Cooley, & R. J. Prokopy. 1993. Contribution of natural food sources to adult

- longevity and fecundity of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America* 86: 250-264.
- Hernández-Conrique, D., L. I. Iñiguez-Davalos, & J. F. Storz. 1997. Selective feeding by Phyllostomid fruit bats in a subtropical montane cloud forest. *Biotropica* 29: 376-379.
- Hernández-Ortiz, V. 1993. Taxonomy, distribution, and natural host plants of *Anastrepha*. Pp. 31-34 en M. Aluja & P. Liedo, editores. *Fruit flies. Biology and Management*. Springer-Verlag, USA.
- Herrera, C. M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos* 36: 51-58.
- Herrera, C. M. 1982. Defense of ripe fruits from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *American Naturalist* 120: 218-241.
- Herrera, C. M. 1984. Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. *Oikos* 42: 203-210.
- 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. Pp. 5-18 en A. Estrada & T. H. Fleming, editores. *Frugivores and seed dispersal*. W. Junk Publishers, The Netherlands.
- Herrera, C. M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: A study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57: 305-331.
- Herrera, C. M. 1989. Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruit predators: Supporting evidence from a Costa Rican dry forest. *Oikos* 54: 185-188.
- Hill, D. S. 1983. *Agricultural insect pests of the tropics and their control*. Cambridge University Press, UK.
- Ho, L. C. 1988. Metabolism and compartmentalization of important sugars in sink organs in relation to sink strength. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 39: 355-378.
- Horvitz, C. C. & J. Le Corff. 1993. Spatial scale and dispersion pattern of ant- and bird-dispersed herbs in two tropical lowland rain forests. *Vegetatio* 107/108: 351-362.
- Horvitz, C. C. & D. W. Schemske. 1986. Seed dispersal of a neotropical myrmecochore: Variation in removal rates and dispersal distance. *Biotropica* 18: 319-323.
- Horvitz, C. C., C. Turnbull, & D. J. Harvey. 1987. The biology of the immature stages of *Eurybia elvina* (Lepidoptera: Riodinidae), a myrmecophilus metalmark butterfly. *Annals of the Entomological Society of America* 80: 513-519.
- 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 a neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- Howe, H. F. 1981. Dispersal of a neotropical nutmeg (*Virola sebifera*) by birds. *The Auk* 98: 88-98.
- Howe, H. F. 1983. Annual variation in a neotropical seed-dispersal system. Pp. 211-227 en S. L. Sutton, T. C. Whitmore, & C. Chadwick, editores. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publications, UK.
- Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pp. 123-189 en D. R. Murray, editor. *Seed Dispersal*. Academic Press, USA.
- Howe, H. F. 1990. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama: Effects of herbivory and canopy closure. *Journal of Tropical Ecology* 6:259-180.
- Howe, H. F. 1993. Specialized and generalized dispersal systems: Where does the paradigm stand? *Vegetatio* 107/108: 3-13.
- Howe, H. F. & G. F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist* 111: 817-832.
- Howe, H. F. & R. B. Primack. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae). *Biotropica* 7:278-283.
- Howe, H. F., E. W. Schupp, & L. C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Howe, H. F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, H. F. & G. A. Vande Kerckhove. 1979. Fecundity and seed dispersal by birds of a tropical tree. *Ecology* 60: 180-189.
- Howe, H. F. & G. A. Vande Kerckhove. 1981. Removal of nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62: 1093-1106.
- Hulme, A. C., editor. 1970. *The Biochemistry of Fruits and their Products*. Vol. I. Academic Press, UK.
- Hulme, A. C., editor. 1971. *The Biochemistry of Fruits and their Products*. Vol. II. Academic Press, UK.
- Ibrahim, A. G. 1992. The bionomics of lepidopterous pests of *Achras sapota* (*Manilkara zapota*). *Acta Horticulturae* 296:177-179.
- Iverson, J. B. 1985. Lizards as seed dispersers. *Journal of Herpetology* 19: 292-293.
- Izhaki, I. & U. N. Safriel. 1989. Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit digestibility. *Oikos* 54: 23-32.

- Izhaki, I. & U. N. Safriel. 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78:56-65.
- Jacome, I., M. Aluja, P. Liedo, & D. Nestel. 1995. The influence of adult diet and age on lipid reserves in the tropical fruit fly *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Physiology* 41:1079-1086.
- Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- 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.
- Janzen, D. H. 1972. Association of a rainforest palm and seed-eating beetles in Puerto Rico. *Ecology* 53: 258-261.
- Janzen, D. H. 1975. Interactions of seeds and their insect predators/parasitoids in a tropical deciduous forest. Pp. 154-186 *en* P. W. Price, editor. *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. Plenum Press, USA.
- Janzen, D. H. 1976. Two patterns of pre-dispersal seed predation by insects on Central American deciduous forest trees. Pp.179-188 *en* J. Burley & B. T. Styles, editores. *Tropical Trees: Variation, breeding, and conservation*. Academic Press, USA.
- Janzen, D. H. 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meet spoils. *American Naturalist* 111: 691-713.
- Janzen, D. H. 1979a. How many babies do figs pay for babies. *Biotropica* 11: 48-50.
- Janzen, D. H. 1979b. How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 13-51.
- Janzen, D. H. 1981. *Ficus ovalis* seed predation by an orange-chinned parakeet (*Brotogeris jugularis*). *The Auk* 98:841-844.
- Janzen, D. H., G. A. Miller, J. Hackforth-Jones, C. M. Pond, K. Hooper, & D. P. Janos. 1976. Two Costa Rica bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology* 57: 1068-1075.
- Johnson, X. & X. Kistler. 1987. Nutritional Ecology of Bruchid Beetles. Pp. 259-282 *en* F. Slansky & J. G. Rodriguez, editores. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, and Spiders*. John Wiley and Sons, USA.
- Jones, V. P. 1994. Oviposition patterns of koa seedworm and litchi fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae) on macadamia and litchi in Hawaii. *Journal of Economic Entomology* 87: 1278-1284.
- Jordano, P. 1983. Fig seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* 15: 38-41.
- Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: Effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.
- Jordano, P. 1988. Diet, fruit choice, and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. *Ardea* 76: 193-209.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp. 105-156 *en* M. Fenner, editor. *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C. A. B. International, UK.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: A comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145:163-191.
- Juvik, J. A. & M. A. Stevens. 1982. Physiological mechanisms of host-plant resistance in the genus *Lycopersicon* to *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*, two insect pests of the cultivated tomato. *Journal of the American Society of Horticultural Science* 107: 1065-1069.
- Kantak, G. E. 1981. Temporal feeding patterns of some tropical frugivores. *Condor* 83: 185-187.
- Koptur, S., W. A. Haber, G. W. Frankie, & H. G. Baker. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4: 323-346.
- Kubitzki, K. & A. Ziburski. 1994. Seed dispersal in flood plain forests of Amazonia. *Biotropica* 26: 30-43.
- Leigh, E. G. 1996. Forest production and regulation of primary consumers on Barro Colorado Island. Pp. 111-122 *en* E. G. Leigh, A. S. Rand, & D. M. Windsor, editores. *The Ecology of a Tropical Forest*. Smithsonian Institution Press, USA.
- Levey, D. J. 1988a. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58: 251-269.
- Levey, D. J. 1988b. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089.
- Levey, D. J. & F. G. Stiles. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: Resource availability and movement patterns in Neotropical landbirds. *American Naturalist* 140: 447-476.
- Levey, D. J., T. C. Moermond, & J. S. Denslow. 1994. Frugivory: An overview. Pp. 282-294 *en* L. A. Mcdade, K. S. Bawa, H. A. Hespenheide, & G. S. Hartshorn, editores. *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. The University of Chicago Press, USA.
- Levey, D. J. & C. W. Benkman. 1999. Fruit-seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 41-43.
- Lugo, A. E. & J. L. Frangi. 1993. Fruit-fall in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 25: 73-84.
- Malavasi, A., J. S. Morgante, & R. A. Zucchi. 1980. Biología de "Moscas-das-frutas" (Diptera, Tephritidae). I. Lista de Hospedeiros e ocorrência. *Revista Brasileira de Biología* 40: 9-16.
- Malo, E., P. S. Baker, & J. Valenzuela. 1987. The abundance of species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) in the coffee producing area of coastal Chiapas, southern Mexico. *Folia Entomologica Mexicana* 73 :125-140.
- Mandujano, S. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical* 42:107-114.
- Manzur, M. I. & S. P. Courtney. 1984. Influence of insect damage in fruits of hawthorn on bird foraging and seed dispersal. *Oikos* 43: 265-270.
- Marquis, R. J. 1988. Phenological variation in the Neotropical understory shrub *Piper arieianum*: Causes and consequences. *Ecology* 69: 1552-1565.
- Martin, T. E. 1985. Selection of second-growth woodlands by frugivorous migrating birds in Panama: An effect of fruit size and plant density. *Journal of Tropical Ecology* 1: 157-170.
- Martínez del Río, C. & C. Restrepo. 1993. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. *Vegetatio* 107/108: 205-216.
- Martínez-Ramos, M., J. Sarukhán, & D. Piñero. 1988. The demography of trees in the context of forest gap dynamics: The case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. Pp. 293-313 *en* D. J. Davy, M. J. Hutchings, & A. R. Watkinson, editores. *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications, UK.
- McDiarmid, R. W., R. E. Ricklefs, & M. S. Foster. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica* 9: 9-25.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. Pp. 159-191 *en* L. E. Gilbert & P. H. Raven, editores. *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, USA.
- Medellín, R. A. 1994. Seed dispersal of *Cecropia obtusifolia* by two species of opossums in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 21:400-407.
- Moll, D. & K. P. Jansen. 1995. Evidence for a role in seed dispersal by two tropical herbivorous turtles. *Biotropica* 27:121-127.
- Molofsky, J. & B. L. Fisher. 1993. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. *Ecology* 74: 261-265.
- Monselise, S. P., editor. 1986. *Handbook of Fruit Set and Development*. CRC Press, USA.
- Morton, E. S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *American Naturalist* 107: 8-22.
- Mulcahy, D. L., G. B. Mulcahy, & K. B. Searcy. 1992. Evolutionary genetics of pollen competition. Pp. 25-36 *en* R. Wyatt, editor. *Ecology and Evolution of Plant Reproduction*. Chapman and Hall, USA.
- Murray, K. G. 1987. Selection for optimal fruit-crop size in bird-dispersed plants. *American Naturalist* 129: 18-31.
- Murray, K. G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs* 58: 271-298.
- Murray, K. G., K. Winnett-Murray, E. A. Cromie, M. Minor, & E. Meyers. 1993. The influence of seed packing and fruit color on feeding preferences of American robins. *Vegetatio* 107/108: 217-226.
- Nadel, H. & J. E. Peña. 1991. Seasonal oviposition and emergence activity of *Bephratelloides cubensis* (Hymenoptera: Eurytomidae), a pest of *Annona* species in Florida. *Environmental Entomology* 20:1053-1057.
- Nason, J. D., P. R. Aldrich, & J. L. Hamrick. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. Pp. 304-320 *en* W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editores. *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press, USA.
- Nepstad, D. C., C. Uhl, C. A. Pereira, & J. M. C. DaSilva. 1996. A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- Nishida, H. & N. Hayashi. 1996. Cretaceous coleopteran larva fed on a female fructification of extinct gymnosperm. *Journal of Plant Research* 109: 327-330.
- O'Connor, R. J. 1984. *The Growth and Development of Birds*. John Wiley and Sons, UK.
- Oppenheimer, J. R. 1996. *Cebus capucinus*: Home range, population dynamics, and interspecific relationships. Pp. 253-272 *en* E. G. Leigh, A. S. Rand, & D. M. Windsor, editors. *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and Long-term Changes*. Smithsonian Institution Press, USA.
- Paschoal, M. & M. Galetti. 1995. Seasonal food use by the neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in southeastern Brazil. *Biotropica* 27: 268-273.
- Peres, C. A., L. C. Schiesari, & C. L. Dias-Leme. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nuts (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: A test of the escape hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 13: 69-79.
- Prokopy, R. J. 1977. Attraction of *Rhagoletis* flies (Diptera: Tephritidae) to red spheres of different sizes. *Canadian Entomology* 109: 593-596.
- Prokopy, R. J. & G. L. Bush. 1973. Ovipositional responses to different sizes of artificial fruit by flies of *Rhagoletis pomonella* species group. *Annals of the Entomological Society of America* 66: 927-929.

- Redford, K. H., G. A. Bouchardet da Fonseca, & T. E. J. Lacher. 1984. The relationship between frugivory and insectivory in primates. *Primates* 25: 433-440.
- Regal, P. J. 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. *Science* 196: 622-629.
- Reid, N. 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70: 137-145.
- Restrepo, C. 1987. Diseminación de cinco especies de muérdagos por aves. *Humboldtia* 1: 6-16.
- Restrepo, C., L. M. Renjifo, & P. Marples. 1997. Frugivorous birds in fragmented neotropical montane forests: Landscape pattern and body mass distribution. Pp. 171-189 en W. F. Laurance & R. O. Bierregaard, editors. *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Ecosystems*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Rhodes, M. J. C. 1980. Respiration and senescence of plant organs. Pp. 419-462 en P. K. Stumpf, editor. *Biochemistry of Plants: A Comprehensive Treatise*. Academic Press, UK.
- Rick, C. M. & R. I. Bowman. 1961. Galapagos, tomatoes, and tortoises. *Evolution* 15: 407-417.
- Ricklefs, R. E. 1976. Growth rates of birds in the humid New World tropics. *Ibis* 118:179-207.
- Roberts, J. T. & E. R. Heithaus. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. *Ecology* 67: 1046-1051.
- Roca, R. 1994. Oilbirds of Venezuela: Ecology and conservation. Nuttall Ornithological Club No. 24.
- Rosselli, L. 1989. El ciclo anual de un ave frugívora migratoria altitudinal, *Corapipo leucorroha* (Pipridae) y los frutos que consume. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Rylands, A. B. 1996. Habitat and the evolution of social and reproductive behavior in Callitricidae. *American Journal of Primatology* 38: 5-18.
- Sallabanks, R. & S. P. Courtney. 1992. Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. *Annual Review of Entomology* 37: 377-400.
- Samper, C. 1992. Natural disturbance and plant establishment in an Andean cloud forest. Ph. D. Dissertation, Harvard University, Cambridge, USA.
- Sands, D. P. A. & R. Broe. 1991. Prospects for biological control of the fruit piercing moth, *Othreis fullonia* (Clerck) (Lepidoptera: Noctuidae). Proceedings of the Agricultural Development in the American Pacific, Crop Protection Conference, Honolulu, Hawaii, USA.
- Sands, D. P. A., M. Schotz, & A. S. Bourne. 1991. Effects of temperature on development and seasonality of *Eudocima salamina* (Lepidoptera: Noctuidae) in eastern Australia. *Bulletin of Entomological Research* 81: 291-296.
- Sargent, S. 1995. Seeds fate in a tropical mistletoe: the importance of host twig size. *Functional Ecology* 9: 197-204.
- Schall, J. J. & S. Ressel. 1990. Toxic plant compounds and the diet of the predominantly herbivorous whiptail lizard, *Cnemidophorus arubensis*. *Copeia* 1991:111-119.
- Schreiner, I. H. 1991. Damage threshold for *Diaphania indica* Saunders (Lepidoptera: Pyralidae) on cucumbers in Guam. *Tropical Pest Management* 37:17-20.
- Schupp, E. W. 1988a. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.
- Schupp, E. W. 1988b. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- Schupp, E. W. & E. J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21: 200-203.
- Seghieri, J., C. Floret, & R. Pontanier. 1995. Plant phenology in relation to water availability: Herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 11: 237-254.
- Silva, H. R., M. C. Britto-Pereira, & U. Coramasche. 1989. Frugivory and seed dispersal by *Hyla truncata*, a Neotropical treefrog. *Copeia* 1989: 781-783.
- Slansky, F. & A. R. Panizzi. 1987. Nutritional ecology of seed-sucking insects. Pp. 283-320 en F. Slansky & J. G. Rodriguez, editors. *Nutritional ecology of insects, mites, and spiders*. John Wiley and Sons, USA.
- Slansky, F. & J. G. Rodríguez, editores. 1987. Nutritional ecology of insects, mites, and spiders. John Wiley and Sons, USA.
- Snow, D. W. 1962. The natural history of the oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad, W. I. Part 2. Population, breeding ecology, and food. *Zoologica* 47: 199-221.
- Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* 13: 1-14.
- Sosa, M. & P. J. Soriano. 1996. Resource availability, diet, and reproduction in *Glossophaga longirostris* (Mammalia, Chiroptera) in an arid zone of the Venezuelan Andes. *Journal of Tropical Ecology* 12:805-818.
- Sporne, K. R. 1965. The morphology of Gymnosperms. Hutchinson University Library, London, UK.
- Stebbins, G. L. 1976. Seeds, seedlings, and the origin of Angiosperms. Pp. 300-311 en C. B. Beck, editor. *Origin and early evolution of Angiosperms*. Columbia University Press, USA.
- Stephenson, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 253-279.
- Stephenson, A. G. 1992. The regulation of maternal investment in plants. Pp. 151-172 en C. Marshall & J. Grace, editores. *Fruit and Seed Production: Aspects of Development, Environmental Physiology and Ecology*. Cambridge University Press, UK.
- Stiles, E. W. 1993. The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. *Vegetatio* 107/108: 227-235.
- Tan, K. H. & M. Serit. 1994. Adult population dynamics of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in relation to host phenology and weather in two villages of Penang Island, Malaysia. *Environmental Entomology* 23: 217-275.
- Taylor, D. W. & G. Kirchner. 1996. The origin and evolution of the Angiosperm carpel. Pp. 116-140 en D. W. Taylor & L. J. Hickey, editores. *Flowering Plant Origin, Evolution and Phylogeny*. Chapman and Hall, USA.
- Terborgh, J., E. Losos, & M. Bolaños. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. *Vegetatio* 107/108: 375-386.
- Thomas, D. W., C. Bosque, & A. Arends. 1993. Development and thermoregulation and the energetics of nestling oilbirds (*Steatornis caripensis*). *Physiological Zoology* 66: 322-348.
- Tiffney, B. H. 1984. Seed size, dispersal syndromes, and the rise of angiosperms: Evidence and hypothesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 551-576.
- Tutin, C. E. G. & M. Fernandez. 1993. Relationships between minimum temperature and fruit production in some tropical forest trees. *Journal of Tropical Ecology* 9: 241-248.
- Valburg, L. K. 1992a. Feeding preferences of common bush-tanagers for insect-infested fruits: Avoidance or attraction? *Oikos* 65: 29-33.
- Valburg, L. K. 1992b. Eating infested fruits: Interactions in a plant-disperser-pest triad. *Oikos* 65: 25-28.
- Van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, USA.
- Vargas, R. I., J. D. Stark, & T. Nishida. 1990. Population dynamics, habitat preference, and seasonal distribution patterns of oriental fruit fly and melon fly (Diptera: Tephritidae) in an agricultural area. *Environmental Entomology* 19: 1820-1828.
- Venable, D. L. & J. S. Brown. 1993. The population-dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio* 107/108: 31-55.
- von Bigler, F. & V. Delucchi. 1981. Wichtige mortalitätsfaktoren während der präpupalen entwicklung der olivenfliege, *Dacus oleae* Gmel. (Diptera: Tephritidae) auf olestern und kultivierten oliven in westkreta, Griechenland. *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 92:343-363.
- Walker, L. R. & L. E. Neris. 1993. Posthurricane seed rain dynamics in Puerto Rico. *Biotropica* 25: 408-418.
- Warburg, M. S. & B. Yuval. 1996. Effects of diet and activity on lipid levels of adult Mediterranean fruit flies. *Physiological Entomology* 21: 151-158.
- Waser, P. 1977. Feeding, ranging, and group size in the mangabey, *Cercocebus albigena*. Pp. 193-222 en T. H. Clutton-Brock, editor. *Primate Ecology: Studies of Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys, and Apes*. Academic Press, USA.
- Wenny, D. G. & D. J. Levey. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95: 6204-6207.
- Wheeler, A. G. & G. L. Miller. 1985. *Leptoglossus fulvicornis* (Heteroptera: Coreidae), a specialist on magnolia fruits: Seasonal history, habits, and descriptions of immature stages. *Annals of the Entomological Society of America* 83:753-765.
- Wheelwright, N. T. 1993. Fruit size in a tropical tree species: Variation, preference by birds, and heritability. *Vegetatio* 107/108: 163-174.
- Wheelwright, N. T., W. A. Haber, K. G. Murray, & C. Guindon. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: A survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16: 173-192.
- Wheelwright, N. T. & C. H. Janson. 1985. Colors of fruit displays of bird-dispersed plants in two tropical forests. *American Naturalist* 126: 777-799.
- White, S. C. 1974. Ecological aspects of growth and nutrition in tropical fruit-eating birds. Ph.D. Dissertation, University of Pennsylvania, Pennsylvania, USA.
- Willson, M. F. 1992. The ecology of seed dispersal. Pp. 61-85 en M. Fenner, editor. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. C. A. B. International, UK.
- Willson, M. F. & C. J. Whelan. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *American Naturalist* 136: 790-809.
- Winter, J. A. 1982. *Ophiomyia lantanae* (Diptera: Agromyzidae) and associated parasitoids emerging from *Lantana* spp. fruits (Verbenaceae) in Paraná State, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 42:647-652.
- Wong, T. T. Y., R. T. Cunningham, D. O. McInnis, & J. E. Gilmore. 1989. Seasonal distribution and abundance of *Dacus cucurbitae* (Diptera: Tephritidae) in Rota, Commonwealth of the Northern Mariana Islands. *Environmental Entomology* 18: 1079-1082.
- Wright, S. J. 1983. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds and the effect of distance to the parent palm. *Ecology* 64: 1016-1021.
- Zangheri, S., G. Briolini, P. Cravedi, C. Duso, F. Molinari, & E. Pasqualini. 1992. Lepidotteri dei fruttiferi e della vite. Bayer S.p.A, Milano, Italia.
- Zurovchak, J. G. 1997. *Hamelia patens* (Rubiaceae) accelerates fruit maturation rate in response to increased fruit removal. *Biotropica* 29: 229-231.