

LA POLINIZACIÓN Y LA DISPERSIÓN EN EL NEOTRÓPICO

JULIÁN MONGE-NÁJERA
PATRICIA GÓMEZ
FIGUEROA

Dirección de Producción de Materiales Didácticos, UNED

La naturaleza de una comunidad queda establecida por numerosas variables geológicas y climáticas, que incluyen temperatura, precipitación, altura, latitud, y viento, entre muchas otras. Las actividades humanas también afectan la vegetación y la fauna del lugar. Los factores anteriores determinarán el tipo de relaciones que se establecerán entre los organismos de un ecosistema particular. Cuando dos organismos interactúan de manera que ambos se benefician, a este tipo de relación se le conoce como mutualismo. Es un tipo muy común de relación e incluye casos muy conocidos, como la polinización y la dispersión que analizaremos seguidamente.

Las flores femeninas deben ser selectivas con el polen que aceptan para fecundar sus semillas. Se ha propuesto que hay mecanismos por los cuales ellas pueden seleccionar, del polen que reciben, cual llega a las semillas, o bien, lo aceptan todo pero abortan flores o frutos correspondientes al polen inferior. Esta segunda posibilidad parece evolutivamente improbable pues representa un desperdicio, pero se da en muchas plantas. Por otra parte, cierta variabilidad en la descendencia aumenta la probabilidad de que al menos algunas semillas produzcan plantas que alcancen la madurez.

Las granadillas, enredaderas del género *Passiflora*, reciben mezclas de

polen que se acumulan en los cuerpos de las abejas y colibríes que las polinizan. De hecho, las flores se abren a horas fijas y estos animales llegan con puntualidad (Janzen, 1968).

La mayoría de los árboles mesoamericanos de bajura son polinizados por animales y la mayoría de sus semillas sobrevive hasta el momento de su dispersión. Un caso excepcional es el árbol *Ateleia herbertsmithii*, que es polinado por el viento y pierde hasta un 90% de sus semillas, en el fruto verde, por ataques del gorgojo, *Apion johnschmitti* (Curculionidae). Incluso sus semillas son dispersadas por el viento: se encuentran en frutos minúsculos de una semilla cada uno (Janzen, 1975).

En contraste con la sencilla polinización mediante el viento, plantas como las orquídeas han desarrollado mecanismos impresionantes. Los machos de la orquídea *Catasetum maculatum*, pueden dedicar sólo 45 minutos del año a colocar polen de su polinizador, que es una abeja euglosina macho (los machos viajan más y dispersan más ampliamente el polen). La abeja *Euplusia surinamensis* puede viajar a unos 20 km por hora en bosque cerrado y reencontrar el nido desde una distancia de 23 km. Las abejas memorizan la ruta entre flores y las visitan aproximadamente en el mismo horario, sirviendo a plantas aisladas que no

podrían entrecruzarse si dependieran del viento o de animales menos inteligentes (Janzen, 1981).

LA DISPERSIÓN DE LAS SEMILLAS

Cuando un animal come frutas pero de alguna manera lleva a otro lugar

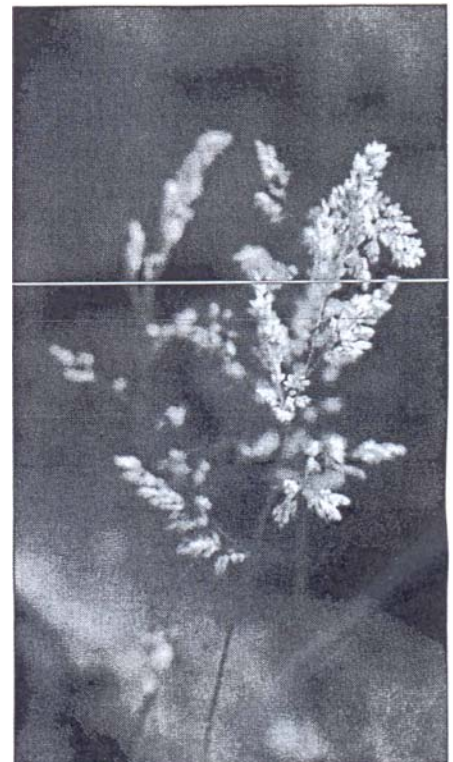


FIGURA 1
En las sabanas del trópico americano y del trópico africano, muchas plantas son polinizadas por el viento.

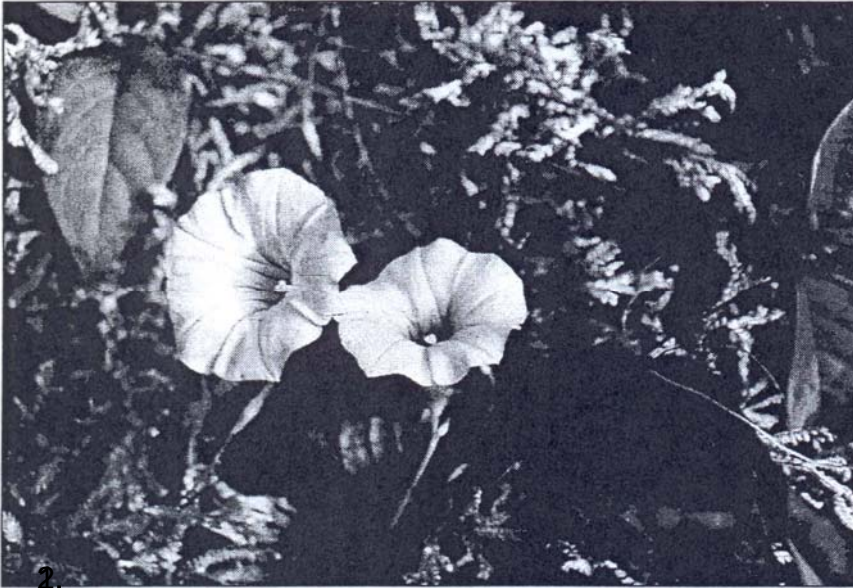


FIGURA 2
Las flores son hojas, modificadas por la evolución, que atraen a los insectos polinizadores.

semillas y éstas sobreviven, las dos partes se están beneficiando: la planta recibe transporte para sus semillas y el animal se alimenta; por eso se trata de un mutualismo.

La *Cecropia peltata* (Moraceae) es una planta común que se encuentra en grupos. Fructifica a inicios de la estación lluviosa y, entonces, al menos 15 especies de vertebrados diurnos y trece de nocturnos comen sus frutas, que cuando están maduras son comidas con igual frecuencia de día y de noche. Las aves y los murciélagos parecen ser mejores dispersores de las semillas que los monos, y si una semilla tiene la mala suerte de caer donde ya se ha establecido un grupo de estas plantas, su probabilidad de sobrevivir es bajísima (un individuo por hectárea cada catorce meses). En cambio, si cae en claro, tiene 176 veces más probabilidades, tal vez porque se ve afectada por sus congéneres, por ejemplo, debido a su sombra.

La suerte que corren las semillas del higo, *Ficus hondurensis*, depende tanto de vertebrados como de insectos. Son dispersadas principalmente por aves, murciélagos, pizotes, monos carablanca y garrobos, pero hay tres especies de hormigas (*Pheidole*

radoszkwskii, *P. fallax* y *Atta cephalotes*) que actúan como dispersores secundarios. En un experimento removieron del 2S al 98% de las semillas colocadas en el campo. Las extraen de pedazos de fruta comida y de heces, pero no logran comerlas todas, y una posibilidad es que algunas germinan recibiendo al fin y al cabo un beneficio de las hormigas (Janzen, 1976).

Cuando las semillas del cornezuelo, *Acacia farnesiana*, se han dispersado, todavía tienen enemigos, por ejemplo, el gorgojo, *Stator vachelliae*. Este insecto halla las semillas en heces de caballos, venados y garrobos, los principales dispersores en la actualidad. Solo depositan sus huevos en las semillas de la superficie y las buscan cerca de la planta madre. Los roedores son los animales que extraen más semillas, independientemente del lugar y la distancia, dañando a los brúquidos (Traveset, 1991 y 1992).

Se cree que las semillas del guapinol, *Hymenaea courba-*

ril (Leguminosae), y de otros árboles que dan frutos grandes, eran dispersadas en el pasado por grandes mamíferos que se extinguieron en el periodo Pleistocénico (como los gonfoterios) hace 9000 años (Janzen, 1983). Según algunos investigadores, otros animales pudieron pasar entonces a ser sus dispersores, aunque tal vez de diferente eficacia. Un ejemplo es el garrobo, *Ctenosaura similis*, el cual consume frutas del cornezuelo, *Acacia farnesiana*, especialmente durante la estación seca; sus semillas germinan en la hojarasca después de ser dispersadas mediante las heces del reptil (Fitch y Henderson, 1978).

Las guatusas, *Dasyprocta punctata*, pueden ser un ejemplo semejante, y hoy son importantes dispersores del guapinol. Las semillas que caen bajo el árbol mueren en el 99% de los casos, comidas entre otros por ratones y saínos, que son una especie de parásito en la relación del guapinol con sus dispersores. Un número significativo de las que son transportadas y enterradas por las guatusas para comerlas logran germinar por-

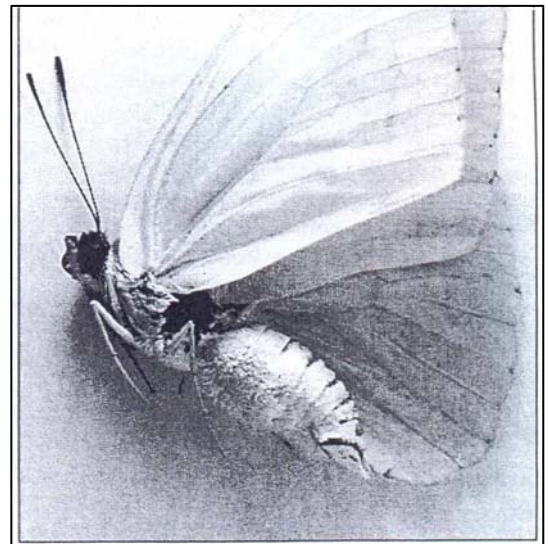


FIGURA 3
Las mariposas son importantes polinizadores tropicales.

ARTÍCULO

que el animal las olvida o no logra regresar (Hallwachs, 1986).

Tres especies de monos, *Ateles geoffroyi*, *Alouatta palliata* y *Cebus capucinus* se alimentan en gran parte de frutas y defecan semillas que suelen germinar en el 60% de los casos. Se ha calculado que en un hectárea, los monos defecan unas 392 semillas semanales.

Construyendo experimentalmente masas de heces se descubrió que el 52% de las semillas fue removido por dispersores secundarios y comido en un plazo de cinco días. Los monos colorados tienden a depositar las semillas en diferentes sitios según el sexo, los machos deben ser mejores dispersores pues viajan más (Freese, 1975, 1976 Y 1977).

La leguminosa *Mucuna andreana*, es un bejuco cuyo follaje llega a estar 30 m de altura; produce frutos que tienen de una a cinco semillas que varían mucho en su desarrollo y peso. ¿Porqué toda esa variabilidad? Podría ser porque la planta evita gastar recursos en desarrollar algunos de los frutos (por ejemplo, porque provienen de padres inadecuados; lo mismo parece ocurrir en *Bauhinia pauletia*, porque la fruta puede fotosintetizar suficiente para no ser costosa fisiológicamente para

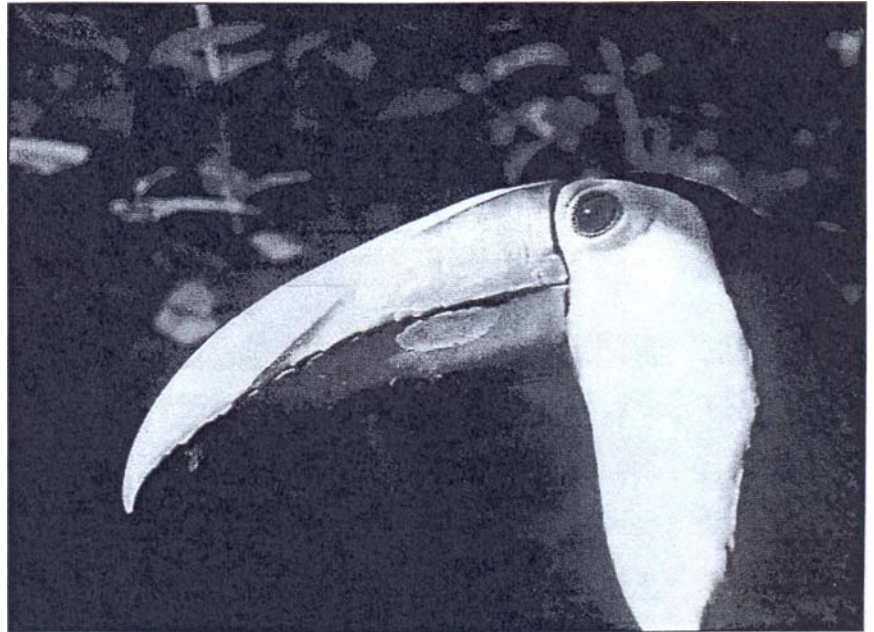


FIGURA 4

Las aves son los principales dispersores de semillas del mundo.

la planta madre y porque las semillas son dispersadas por agua (lluvia, arroyos), al tener pesos diferentes, son llevadas a muy diversas distancias evitando que se acumulen, pues concentradas son más perseguidas por sus enemigos. Las plántulas tienen poca probabilidad de sobrevivir si los brúquidos dañan la semilla, pero esta está protegida por

un 3 a 10% de peso seco del compuesto L-DOPA (Janzen, 1978).

Antes, cuando *Sterculia apetala*, un árbol caducifolio, dejaba caer sus frutos, éstos eran rápidamente comidos por venados, ardillas, saínos, monos, guatusas y tepezcutiles, que dispersaban las semillas. Por la acción de los cazadores, actualmente gran parte de los frutos quedan allí y las semillas son consumidas por la chinche. *Dysdercus fasciatus* que es también plaga del algodón. Sin saberlo, los cazadores han favorecido a un enemigo del algodonero, y así han puesto en peligro a un hermoso árbol. Aunque uno esperaría que las aves insectívoras depredaran a muchas de estas chinches bajo el árbol, sólo se han registrado ataques de *Hyla septentrionalis* (una rana), *Cambusia punctata* (un pez que consume los insectos que van a parar al agua) y *Anolis sagrae* (una lagartija) en una chinche emparentada: *Dysdercus andreae* (Janzen, 1972).

Las palmeras del género *Scheelea* son comunes en bosques estacionales no muy secos, y en lugares más húmedos. Sus frutos sirven de alimento a ratones que dispersan sus semillas, aunque la mayoría de éstos



FIGURA 5

En la cima de esta colina actúa la dispersión de estas semillas por agua de escorrentía. En los costados, los principales dispersores son los animales.

ARTÍCULO

3.



FIGURA 6
En la base de la flor se forma el fruto,
receptáculo de las semillas que propagan la vida
vegetal.

de la planta madre, donde son atacados por larvas de gorgojos, que a su vez son controladas por una enfermedad microbiana. Se ha propuesto que los gorgojos no encuentran buena parte de las semillas que quedan lejos de la planta madre, pero el único experimento que se hizo no fue concluyente (Wilson y Janzen, 1972).

Hay dos gorgojos cuyas larvas consumen las semillas del árbol *Cassia grandis*: *Pygiopachymerus lineola* y *Zabrotes interstitialis*. Al desarrollarse los adultos, salen dejando agujeros por los cuales penetran al fruto ciertas larvas de una mariposa nocturna, que consumen la pulpa, dañan al fruto, pues lo vuelven aún menos atractivo para los posibles dispersores vertebrados, que hoy parecen estar ausentes (Janzen, 1971).

Aunque las semillas del árbol *Andira inermis* (Leguminosae) son destruidas en gran número por tres especies del género *Cleogonus* (unos gorgojos), también reciben beneficio de un animal: el murciélago, *Artibeus jamaicensis*, que curiosamente recoge los frutos pero va a comerlos a otros sitios. Tal vez la estructura del árbol, o algún olor desagrada-

ble, obligan al murciélago a partir pronto, con lo que la planta se beneficia de una mayor dispersión. En promedio, un murciélago vuela con cada fruto unos 270 m y posiblemente esto sea compensado por las 422 calorías que, se estima, obtiene por fruto comido. Curiosamente, los frutos abiertos por los murciélagos parecen ser evitados por los gorgojos (Janzen, 1982 y Janzen, et al., 1976)

Al menos para el "guácimo", *Cuazuma ulmifolia* (Sterculiaceae). las ventajas de la humedad se ven contrarrestadas por la desventaja del mayor ataque por el escarabajo, *Amblycerus cistelinus*. La destrucción de semillas va del 12% en bosque caducifolio muy seco, a 42% en bosque ribereño, y dentro del bosque, puede ir del 2% al 75% desde el sitio más seco hasta el más húmedo (Janzen, 1982). Seguramente en el pasado pleistocénico las semillas eran dispersadas por los grandes mamíferos, y en la actualidad esto lo hace el ganado. Un caballo puede comer de 300 a 2100 frutos en una sesión, defecando semillas viables 2-5 días después. La anatomía de las semillas es tal que las muelas del

caballo no las rompen, pero el animal se beneficia porque la pulpa del fruto es nutritiva. Un caso similar de efecto ambiental sobre la pérdida de semillas es el de *Bauhinia pauletia* (Leguminosae), que antes perdía hasta el 45% de sus semillas por la acción del gorgojo *Cibbobruchus cristicollis*. Ahora con la avanzada deforestación, el gorgojo se ha vuelto escaso y más semillas de este espinoso arbusto sobreviven (Heithaus, Opler y Baker, 1974).

El gorgojo, *Callosobruchus maculatus*, puede desarrollar sus larvas en las semillas de unas 35 especies de leguminosas, pero principalmente lo hace en el frijol *Vigna* (Cowpea). ¿Por qué? Aparentemente, en unos casos la cubierta de la semilla es tan dura, gruesa o tóxica que no logra penetrar. Pero incluso cuando logra entrar a la semilla, hay casos en que las defensas químicas impiden que la larva se alimente, o incluso la matan. Es más bien en las leguminosas que nosotros los humanos hemos dejado casi sin defensa química para nuestro propio consumo, que estos gorgojos penetran fácilmente y se convierten en plagas (Janzen, Juster y Bell, 1977).

El jaba, *Spondias mombin* (Anacardiaceae) pierde más del 95% de sus semillas por el gorgojo, *Amblycerus spondiae*. El venado come algunos frutos y a veces escupe las semillas en zonas abiertas, donde sólo un 20% es atacado por los gorgojos, aunque las sobrevivientes tienen cierta probabilidad de quemarse en los incendios de verano (Janzen, 1985).

El árbol *Lonchocarpus costaricensis* (Leguminosae), produce frutos cada dos años. Las cosechas son de varios miles de frutos alargados que son transportados por el viento. Aunque la mayoría de los frutos contienen una sola semilla, algunos llevan hasta tres; esta variabilidad probablemente evita que todos caigan cerca del mismo lugar. Antes de su dispersión algunas semillas son consumidas por los gorgojos, *Ctenocolum crotonae* y *Ctenocolum tuberculatum*, pero tienen protección

ARTÍCULO



FIGURA 7

Los incendios favorecen la reproducción de algunas plantas, pero la mayoría sufren daños y pierden dispersores por efecto del fuego y el humo.

química (flavonoides) eficaz contra la mayoría de insectos y roedores (Janzen, 1982).

Es muy conocido el árbol que produce las jícaras, *Crescentia alata* (el jícaro). Los grandes frutos suelen pesar 210-390 g y contienen alrededor de 400-600 semillas. En la actualidad, los jícaras son abiertos por los caballos que les aplican con sus dientes incisivos una presión de 200 kg, para tragar su pulpa dulce llena de semillas. Algunas frutas resultan demasiado duras para un caballo, pero probablemente eran abiertos por elefántidos en el Pleistoceno. Su dura cáscara evita la entrada de hongos, hormigas, termitas y hasta ratones, que destruirían las semillas. El caballo evolucionó en América y se extendió a Eurasia, pero luego se extinguió en América y fue reintroducido por los españoles en el siglo XVI (Rockwood, 1974).

El árbol de Guanacaste, *Enterolobium cyclocarpum*, da nombre a la provincia y desde el 31 de agosto de 1959, es el Árbol Nacional de Costa Rica, por sugerencia del periodista José María Pinaud. Se le encuentra desde México hasta Venezuela. Se afirma que en náhuatl, la lengua general de los indígenas mesoamericanos, significa árbol de orejas (quai-

til = árbol y nacastli = oreja). Es cierto que sus frutos parecen orejas humanas.

Las semillas que quedan expuestas sólo son consumidas por el gorgojo, *Stator generalis*, en Panamá, pero aunque alguna vez se pensó que en Guanacaste tenían alguna protección química especial, ahora se cree que simplemente el gorgojo no ha

logrado establecerse en la provincia porque el ganado consume casi todos los frutos (Janzen y Janzen, 1982).

Como en otras especies, las semillas del Guanacaste varían en tamaño (0,2-0,8 mg y 300-1000 mg), lo que tal vez aumente la variedad de animales que las dispersen. Además, las semillas más grandes son más duras y resistentes. Cuando un caballo encuentra los frutos con moho, no los come. Es posible que los hongos y bacterias que atacan alimentos tan variados como frutos, semillas y carne, produzcan los compuestos tóxicos que los hacen incomibles, como una forma de competir con invertebrados y vertebrados que se alimentan de tales materiales. Cuando un caballo encuentra frutos en buen estado puede comer 25,1-61,5 % de las semillas, escupiendo algunas (tal vez para no recargar el estómago o no dañarse los dientes). Del 9 al 56% de las semillas cruzan intactas el aparato digestivo; en 15-60 días ha salido la cuarta parte de éstas, aunque en diez días puede haberse expulsado hasta el 71% de las semillas según el individuo, quedándose algunas hasta 6 meses dentro del animal (Janzen, 1981).



FIGURA 8

Todos estos árboles compiten por animales que dispersen sus semillas.

ARTÍCULO

5.

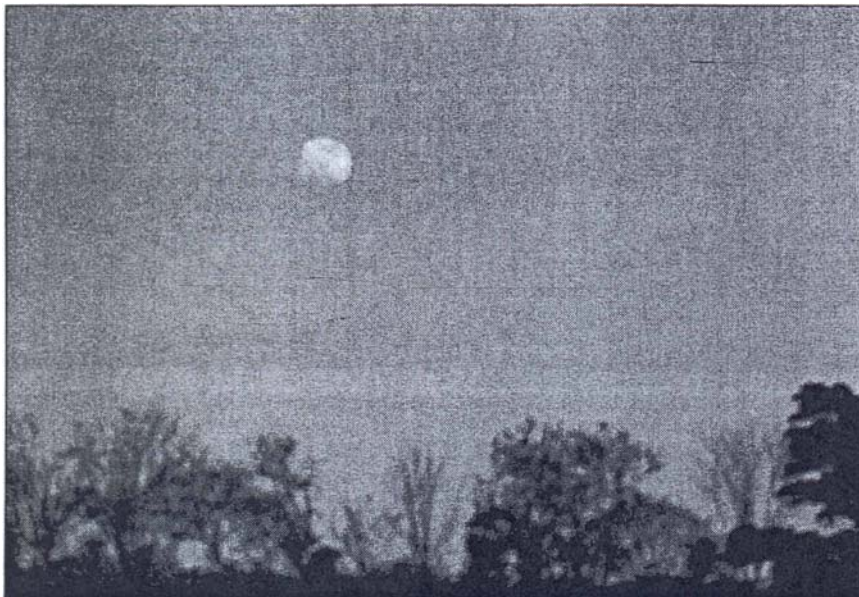


FIGURA 9

El sol con su energía, pone en movimiento el ciclo de la flor, frutos, semillas y plántulas; en todos los árboles.

Las vacas pueden eliminar hasta un 86% de las semillas en sólo cinco días, sobreviviendo 17-56% de las semillas. Aunque la vaca traga más semillas indiscriminadamente, las expulsa en poco tiempo, lo que sugiere que animales como el caballo las dispersan a mayores distancias. El ratón, *Sigmodon hispidus*, propio de zonas abiertas, busca las boñigas para comerse las semillas germinadas, especialmente en boñigas pequeñas con muchas semillas, que se encuentran en sitios de lugares cerrados. Este ratón deja de buscar boñigas en la época en que no contiene semillas. El ratón de bosque, *Liomys salvini*, busca también semillas en la boñiga, aunque prefiere penetrar la de caballo, no la de vaca, y aprende a evitar las semillas de especies tóxicas. De las que consume, actúa con mayor eficacia si las semillas son grandes y abundantes en la boñiga (Janzen, 1981)

La danta, *Tapirus bairdi*, también consume frutos, incluyendo los del carao (*Cassia grandis*) y el guanacaste, pero sólo sobrevive un 22% de las semillas, por lo que no es un buen dispersor. El paso por el sistema digestivo tarda un poco más para las semillas de guanacaste (15,3

días) que para las de carao (10,3 días). En todo caso, las semillas sobrevivientes son las más pequeñas (Janzen, 1981)

Entre los escarabajos hayal menos 88 especies de brúquidos, ocho de gorgojos y dos de cerambícidos que se alimentan de semillas, y la gran mayoría de ellos sale de la semilla antes del período de dispersión, pues entonces corren el peligro de ser devorados por los animales que se comen los frutos.

De manera similar, el árbol, *Ateleia herberth-smithii*, produce frutos con una o dos semillas, pero las semillas solitarias son más grandes y ricas en reservas, por lo que posiblemente tienen mayor probabilidad de sobrevivir como plántula. Las semillas son dispersadas por el viento, por lo que la variedad de pesos hace que los frutos tengan una dispersión más heterogénea (Beli, et al., 1980).

El bejuco leñoso *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) pierde la mayoría de sus semillas y plántulas. Las ardillas, *Sciurus variegatoides*, extraen hasta un 43% de las semillas, aunque no pueden comerlas todas, talvez porque contienen la sustancia venenosa canavanina. Los gorgojos, *Caryedes*

brasiliensis, comen del 13 al 100% de algunas cosechas, y las orugas noctuidas pueden acabar con todas las plántulas que queden. Aparentemente sólo tienen buenas posibilidades de sobrevivir las semillas que van a parar lejos de la planta madre, ya que allí es más difícil encontrarlas. Es posible que la plántula conserve algo de las defensas químicas que tiene la semilla, como ocurre con el frijol local, *Phaseolus lunatus* (Janzen, 1971)

Algunas especies tienen un papel mucho más grande que otras en la conservación de la función de un ecosistema. ¿Qué especies son las más cruciales en cada ecosistema? Nadie lo sabe, lo que si sabemos es el papel que cada persona tiene en la red compleja de la vida, y sino no actuamos protegiendo nuestro medio, pronto perderemos la biodiversidad de cada ecosistema. Nuestra inteligencia, nuestra dignidad y nuestro papel como vigilantes de la vida en la Tierra, nos obligan a cuidar y preservar todos los ecosistemas del planeta.

Bibliografía

- FITCH, H. S. & R. W. Henderson. 1978. "Ecology and exploitation of *Ctenosaura similis*". Univ. Kansas Sci. Bull. 51 :483500.
- FREESE, C. H. 1975. Censusing *Alouatta palliata*, *Ateles geoffroyi*, and *Cebus capucinus* in the Costa Rican dry forest. In *Neotropical primates: field studies and conservation*, R. W. Thorington and P. G. Heltne eds., National Academy of Sciences, Washington, D. C. pp. 4-9.
- FREESE, C. H. 1976. "Predation on swollen-thorn acacia ants by white-faced monkeys *Cebus capucinus*". *Biotropica* 8:278-281.
- FREESE, C. H. 1977. "Food habits of the whitefaced capuchins *Cebus capucinus* L. (Primates: Cebidae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica". *Brenesia* 10/11 :43-56.
- HALLWACHS, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): The inheritors of Guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae), p. 285-304. In: A. Estrada and T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and Seed dispersal*. Dr. W. Jonk Publishers, Dordrecht.
- HEITHAUS, E. R., P. A. Opler & H. G. Baker. 1974. "Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution". *Ecology* 55:412-419.

ARTÍCULO

- JANZEN, D. H. 1968. "Reproductive behavior in the Passifloraceae and some of its pollinators in Central America". *Behavior* 32:33-48.
- JANZEN, D. H. 1971. "Escape of juvenile *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest". *Amer. Natur.* 105:97-112.
- JANZEN, D. H. 1971. "Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space". *Ecology* 52:964-979.
- JANZEN, D. H. 1972. "Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus lascivus* in a Costa Rican deciduous forest". *Ecology* 53:350-361.
- JANZEN, D. H. 1975. *Ecology of plants in the tropics*. Edward Arnold, London, 66 pp.
- JANZEN, D. H. 1976. "Two patterns of predispersal seed predation by insects on Central American deciduous forest trees". In: *Tropical trees: variation, breeding and conservation*, J. Burley and B. T. Styles eds., Academic Press, London, pp. 179-188.
- JANZEN, D. H., G. A. Miller, J. Hackenforth-Jones, C. M. Pond, K. Cooper & D. P. Janos. 1976. "Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae)". *Ecology* 56: 1068-1075.
- JANZEN, D. H., H. B. Juster & E. A. Bell. 1977. "Toxicity of secondary compounds to the seed-eating larvae of the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus*". *Phytochemistry* 16:223-227.
- JANZEN, D. H. 1978. "Reduction of seed predation on *Bauhinia pauletia* (Leguminosae) through habitat destruction in a Costa Rican deciduous forest". *Brenesia* 14/15:325-335.
- JANZEN, D. H. 1981. "Bee arrival at two Costa Rican female *Catasetum orchid* inflorescences, and a hypothesis on euglossine population structure". *Oikos* 36:177-183.
- JANZEN, D. H. 1981. "Differential visitation of *Catasetum orchid* male and female flowers". *Biotropica* 13 (supplement):77.
- JANZEN, D. H. 1981. "Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's tapir". *Biotropica* 13 (supplement):59-63.
- JANZEN, D. H. 1981. "*Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents". *Ecology* 62:593-601.
- JANZEN, D. H. 1981. "Guanacaste tree seed-swallowing by Costa Rican range horses". *Ecology* 62:587-592.
- JANZEN, D. H. 1982. "Simulation of *Andira* fruit pulp removal by bats reduces seed predation by *Cleogonus* weevils". *Brenesia* 19/20: 165-170.
- JANZEN, D. H. 1982. "Natural history of guacimo fruits (Sterculiaceae: *Guazuma ulmifolia*) with respect to consumption by large mammals". *American Journal of Botany* 69: 1240-1250.
- JANZEN, D. H. 1982. "Weight of seeds in 1-3 seeded fruits of *Lonchocarpus costaricensis* (Leguminosae), a Costa Rican wind-dispersed tree". *Brenesia* 19/20:363-368.
- JANZEN, D. H. 1983. "Larval biology of *Ectomyelois muriscis* (Pyralidae: Phycitinae), a Costa Rican fruit parasite of *Hymenaea courbaril* (Leguminosae: Caesalpinioideae)". *Brenesia* 21:387-393.
- JANZEN, D. H. 1985. "*Spondias mombin* is culturally deprived in megafauna-free forest". *Journal of Tropical Ecology* 1: 131-155.
- JOHNSON, C. O & D. H. Janzen. 1982. "Why are seeds of the Central American guanacaste tree, *Enterolobium cyclocarpum*, not attacked by bruchids except in Panama?" *Environmental Entomology* 11:373-377.
- ROCKWOOD, L. L. 1974. "Seasonal changes in the susceptibility of *Crescentia alata* leaves to the flea beetle, *Oedionychus* sp." *Ecology* 55:142-148.
- TRAVESET, A. 1991. "Pre dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesana*: factors affecting the abundance of cooccurring bruchid beetles". *Oecologia* 87: 570-576.
- TRAVESET, A. 1992. "Effect of vertebrate frugivores on bruchid beetles that prey on *Acacia lamesiana* seeds". *Oikos* 63: 200-206.
- WILSON, D. E. & D. H. Janzen. 1972. "Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm". *Ecology* 53:954-959.