

# Individual variance in the attributes of *Clusia salvinii* Donn. Smith associated with the attraction of frugivores in the dispersal of fruits and seeds

Variación individual en atributos de *Clusia salvinii* Donn. Smith asociados a la atracción de frugívoros en la dispersión de frutos y semillas

Hermilo Sánchez-Sánchez<sup>1</sup>; Javier Manjarrez<sup>1</sup>; César A. Domínguez-Tejada<sup>2</sup>; Alina Morquecho-Contreras<sup>3</sup>.

<sup>1</sup>Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México. Instituto Literario núm. 100, col. Centro. C. P. 50000. Toluca, Estado de México, MÉXICO.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria. C. P. 04510. Coyoacán, México, D. F.

<sup>3</sup>Facultad de Ciencias Agrícolas, Universidad Autónoma del Estado de México. Instituto Literario núm. 100, col. Centro. C. P. 50000. Toluca, Estado de México.

Correo-e: alimorcon@gmail.com Tel.: +52 (722) 2965553 (\*Autora para correspondencia).

## Abstract

Seed dispersal is one of the processes of plant-frugivore interactions that involves characteristics specific to the plant effecting the attraction of frugivores. In this paper, the individual variance in the attributes of *Clusia salvinii* in relation to the attraction of frugivores and its effect on the dispersal of fruits and seeds in the Reserva de Nanchititla, State of Mexico was studied. The morphometric characteristics of 25 trees of the *C. salvinii* species were evaluated (height, coverage, number of fruit, number of seeds per fruit, and fruit below the canopy). The removal of fruits and seeds (dispersal) was also estimated, as well as some of its attributes as estimators of the quantity of biomass assigned to the reproduction or as compensation for the dispersers (average weight per tree, average weight of the arils per tree). According to the results, tree height and harvest size or fruit production have an effect on the removal of seeds. On the other hand, the mass of the fruit, aril and seed had no relation to the removal of the fruit. Tree height and the quantity of fruit play an important role in the attraction of dispersers.

**Keywords:** Reproduction, descent, removal of fruits and seeds.

## Resumen

La dispersión de semillas es uno de los procesos de las interacciones planta-frugívoro que involucra características propias de la planta con efecto en la atracción de los frugívoros. En este trabajo se estudió la variación individual en los atributos de *Clusia salvinii*, relacionados con la atracción de frugívoros, y su efecto en la dispersión de frutos y semillas en la Reserva de Nanchititla, Estado de México. Las características morfométricas de 25 árboles de *C. salvinii* fueron evaluadas (altura, cobertura, número de frutos, número de semillas por fruto y frutos bajo las copas). También se estimó la remoción de frutos y semillas (dispersión) y algunos de sus atributos como estimadores de la cantidad de biomasa asignada para la reproducción o como recompensa para los dispersores (peso promedio por árbol, peso promedio de arilos por árbol). Acorde con los resultados, la altura de los árboles y el tamaño de la cosecha o producción de frutos tienen efecto sobre la remoción de semillas. Por otra parte, la masa del fruto, del arilo y de la semilla no presentó relación con la remoción de frutos. La altura de los árboles y la cantidad de frutos juegan un papel importante en la atracción de dispersores.

**Palabras clave:** Reproducción, descendencia, remoción de frutos y semillas.

## Introduction

The dispersal of fruits and seeds plays an important central role in ecology and plant evolution; it is a crucial point in the subsequent states of the life cycle (Alcántara & Rey, 2003; Wang & Smith, 2002; Willson & Traveset, 2000). Some studies have shown that certain characteristics of plants, such as size and weight of the fruit, serve as critical signals to attract dispersers (Alcántara & Rey, 2003; Valenta et al., 2013). According to Willson and Traveset (2000), the variance in the morphometric characteristics, such as weight of the fruit and weight of the arils, as well as the number and weight of the seeds, can have an effect on the dispersal. In this manner, it could be expected that the frugivores visit with higher frequency plants with more attractive fruit because of their visibility and abundance, and thus manage to disperse a greater number of seeds (Carlo, Collazo, & Groom, 2003; Jordano, García, Godoy, & García-Castaño, 2007).

In the context of dispersal, the intra-specific variance on the characteristics of the fruit is of great importance, if this variance affects the behavior of the dispersers (Rey, Gutiérrez, Alcántara, & Valera, 1997). Consequently, animals that consume fruit and disperse the seeds could constitute a strong selective pressure of great evolutionary importance for the dispersal plants (Rosenthal & Berenbaum, 2012). Hence, it is possible that the individuals of a community of plants manifest "competition" in being dispersed (Rosenthal & Berenbaum, 2012). Various studies have related plant characteristics with the attraction of frugivores (Jordano, 2000; Mack, 1993; Schupp, 1995), trying to understand significant levels of phylogenetic inertia between the characteristics of the fruit and vertebrates (Jordano, 1995; Jordano et al., 2007), or the importance of the dispersers as dispersal agents (Cipollini & Levey, 1997; Fuentes, 1992). Nevertheless, there is little information that supports the importance of individual variance in the plant characteristics involved in the dispersal process, following an adaptive approximation of attraction to the frugivores (Nathan & Muller-Landau, 2000). This paper explored the adaptive meaning of the individual variance on the morphometric characteristics of trees and fruits of *Clusia salvinii* Donn. Smith (cinnamon flower or guayabillo), related to the attraction of frugivores and their effect on the dispersal process of fruits and seeds. It is considered that *C. salvinii* species fulfills an important ecological function as a nursing plant for other species that inhabit the ecosystem (Lüttge, 2007).

## Materials and methods

### Site of study

The study was developed in the Reserva de Nanchititla, State of Mexico (100° 15' - 100° 37' WL and 18° 46' - 19°

## Introducción

La dispersión de frutos y semillas juega un papel central en la ecología y evolución de las plantas; es determinante en los estados subsecuentes del ciclo de vida de estas (Alcántara & Rey, 2003; Wang & Smith, 2002; Willson & Traveset, 2000). Algunos estudios han demostrado que ciertas características de las plantas como el tamaño y peso del fruto sirven como señales críticas para la atracción de dispersores (Alcántara & Rey, 2003; Valenta et al., 2013). Acorde con Willson y Traveset (2000), la variación en las características morfométricas como el peso del fruto, el peso de arilos, así como el número y peso de semillas pueden tener efecto en la dispersión. De esta forma, se podría esperar que los frugívoros visiten con mayor frecuencia a las plantas con frutos más atractivos por su visibilidad y abundancia y logren dispersar mayor número de semillas (Carlo, Collazo, & Groom, 2003; Jordano, García, Godoy, & García-Castaño, 2007).

En el contexto de la dispersión, la variación intraespecífica en las características de los frutos resulta de gran importancia, si esta variación afecta la conducta de los dispersores (Rey, Gutiérrez, Alcántara, & Valera, 1997). Como consecuencia, los animales que consumen los frutos y dispersan las semillas podrían constituir una fuerte presión selectiva de gran importancia evolutiva para las plantas que dispersan (Rosenthal & Berenbaum, 2012). Por lo anterior, es posible que los individuos de una comunidad de plantas manifiesten "competencia" por ser dispersadas (Rosenthal & Berenbaum, 2012). Diversos estudios han relacionado las características de las plantas con la atracción de frugívoros (Jordano, 2000; Mack, 1993; Schupp, 1995), tratando de entender niveles significativos de inercia filogenética entre las características de los frutos y los vertebrados (Jordano, 1995; Jordano et al., 2007) o la importancia de los dispersores como agentes de dispersión (Cipollini & Levey, 1997; Fuentes, 1992). No obstante, poca información soporta la importancia de la variación individual en las características de las plantas implicadas en el proceso de dispersión, bajo una aproximación adaptativa de atracción a los frugívoros (Nathan & Muller-Landau, 2000). En tal contexto, en este trabajo se exploró el significado adaptativo de la variación individual en las características morfométricas de árboles y frutos de *Clusia salvinii* Donn. Smith (flor de canela o guayabillo), relacionadas con la atracción de frugívoros y su efecto en el proceso de dispersión de frutos y semillas. Se considera que *C. salvinii* cumple una función ecológica importante como planta nodriza, para otras especies que habitan en el ecosistema (Lüttge, 2007).

## Materiales y métodos

### Sitio de estudio

El estudio se desarrolló en la Reserva de Nanchititla, Estado de México (100° 15' - 100° 37' LO y 18° 46' - 19°

02' NL). The region is characterized for having a semi-warm, sub-humid climate with rain in the summer. The average temperature is 20 °C and the average yearly precipitation is 1,130 mm, greatest in the month of June. The vegetation is characteristic of a mixed pine-oak forest with small areas of riparian vegetation and tropical deciduous forest (Casas-Andreu & Aguilar-Miguel, 2005).

#### Characteristics of *C. salvinii*

*Clusia salvinii* is a dioecious tree 5 to 14 m tall with a distribution from Mexico to Panama in cloud and evergreen forests at a height of 900 to 2,000 m (Mats, Gustafsson, Winter, & Bittrich, 2007); the tree is plentiful in the riparian forest of the Reserva de Nanchititla, Estado de Mexico. The reproduction of *C. salvinii* starts in the second half of the rainy season with the appearance of flower buds on feminine trees and three weeks later on the masculine trees (Aguilar-Rodríguez & Castro-Plata, 2006). The flowers are white and aromatic, produce nectar, and are mainly pollinated by bees and wasps (Lemes-Martins, Wendt, Margis, & Scarano, 2007). The fruit develops during the dry season of the following year. They are globule and five to seven orange arils which contain the seeds form inside the fruit. The fruit adjusts to an ornithochory syndrome in which birds mainly consume the arils; nevertheless, it has been observed that mammals frequently consume fruit and arils that detach from the fruit and are later consumed by ants (Lemes-Martins et al., 2007). Likewise, damage done by herbivores has been observed on the leaves of seedlings and adult trees, as well as predation pre-dispersal due to insect larvae inside the fruit.

#### Evaluation of the morphometric characteristics of trees and fruits of *C. salvinii*

During the spring and summer of two consecutive years, 25 trees from the Reserva de Nanchititla were selected. The trees' height and coverage (m<sup>2</sup>, area of an ellipse) were measured by trigonometric estimation utilizing a Brunton compass (Rossbach model BBC-90, Mexico). Only the most accessible trees with fruit within the riparian forest of the reserve were considered. The trees were separated by an average distance of 282.6 ± 131.1 m (range of 91 to 516 m). In each tree, the number of fruit produced was counted (harvest size) from the start (November) until the end of maturity (June). The average weight of the fruit, arils and seeds (per fruit per tree) was determined for each tree. The evaluated characteristics of the fruit were considered estimators for the quantity of biomass that a plant assigns for its reproduction or as compensation for the dispersers.

02' LN). La región se caracteriza por presentar clima semicálido subhúmedo con lluvias en verano. La temperatura media es de 20 °C y la precipitación media anual es de 1,130 mm, siendo mayor en el mes de junio. La vegetación característica es un bosque mixto de pino-encino con pequeñas áreas de vegetación riparia y bosque tropical caducifolio (Casas-Andreu & Aguilar-Miguel, 2005).

#### Características de *C. salvinii*

*Clusia salvinii* es un árbol dioico de 5 a 14 m de altura con distribución desde México hasta Panamá en las nebliselvas y bosques siempre verdes, a una altura de 900 a 2,000 m (Mats, Gustafsson, Winter, & Bittrich, 2007); el árbol es muy abundante en el bosque ripario de la reserva de Nanchititla, Estado de México. La reproducción de *C. salvinii* inicia en la segunda mitad de la época de lluvias con la aparición de yemas florales en árboles femeninos y tres semanas después en árboles masculinos (Aguilar-Rodríguez & Castro-Plata, 2006). Las flores son blancas y aromáticas, producen néctar y son polinizadas por abejas y avispas principalmente (Lemes-Martins, Wendt, Margis, & Scarano, 2007). Los frutos se desarrollan durante la estación seca del siguiente año, son globosos y en su interior se forman de cinco a siete arilos anaranjados, los cuales contienen las semillas. Los frutos se ajustan a un síndrome de dispersión, en el cual las aves consumen principalmente los arilos; no obstante, se observa que los mamíferos consumen frecuentemente frutos y arilos que se desprenden del fruto y después son consumidos por hormigas (Lemes-Martins et al., 2007). Comúnmente, se observan daños por herbívoros en las hojas de plántulas y árboles adultos, así como depredación predispersión, debido a larvas de insectos en el interior del fruto.

#### Evaluación de las características morfométricas de árboles y frutos de *C. salvinii*

Durante la primavera y verano de dos años consecutivos se seleccionaron 25 árboles de la Reserva de Nanchititla, a los cuales se les midió altura (por estimación trigonométrica utilizando una brújula Brunton (Rossbach modelo BBC-90, México) y cobertura (m<sup>2</sup>, área de una elipse). Solo se consideraron los árboles con frutos que se encontraban más accesibles dentro del bosque ripario de la reserva. Los árboles estaban separados a una distancia promedio de 282.6 ± 131.1 m (rango de 91 a 516 m). En cada árbol se contó el número de frutos producidos (tamaño de la cosecha) desde el inicio (noviembre) hasta el fin de la maduración (junio). El peso promedio de frutos, arilos y semillas (por fruto por árbol) se determinaron para cada árbol. Las características evaluadas de los frutos se consideraron estimadoras de la cantidad de biomasa que una planta

### Removal of the fruits and seeds of *C. salvinii*

From the start to the end of maturity of the fruit, dispersal was estimated through the calculation of the difference of total fruit produced per tree and the fruit that fell below the canopies (considered non-dispersed fruit). The fruit not found below the canopies or on the tree was considered as having been removed or transported by some disperser; however, this estimation does not consider the possible embryo mortality by the same removers or dispersers. From a 10 % sample of the fruit taken from each tree, the average number of seeds per fruit was estimated and multiplied by the number of fruit produced, for the end result of estimating the approximate size of the total harvest of seeds produced per individual. The removal of seeds was quantified in a manner analogous to the fruit dispersal. The removal of fruits or seeds from each tree was estimated in terms of number and percentage; the percentages were comparable with the total quantity of fruits or seeds produced in proportional terms.

### Relation of the individual variance and the dispersal of fruits and seeds

With the objective of defining which attributes of the trees are associated with seed dispersal, a linear regression analysis was carried out to determine which morphometric characteristics of the trees are related to the harvest size, as well as the quantity and percentage of removed fruits and seeds. Furthermore, a second linear regression analysis was implemented to determine which attributes of the fruit (mass and arils per tree) correlate with the number and percentage of the removal of fruits and seeds. All the statistical analyses were carried out with the software STATISTICA 8.0 (Weiß, 2007) with a  $P = 0.05$  value.

## Results and discussion

### Individual variance of *C. salvinii* and harvest size

The *C. salvinii* trees showed great variance in the morphometric characteristics. Table 1 shows the results of height, coverage, and reproductive attributes (harvest size, fruit mass, and seeds).

The linear regression analysis showed that 28 % of the variance in size of the fruit harvest is explained by elevation ( $P = 0.012$ ,  $R^2 = 0.286$ ; Figure 1) and 33 % by coverage ( $P = 0.002$ ,  $R^2 = 0.336$ ; Figure 2), which indicates that larger trees tend to produce a greater quantity of fruit. The taller tree height exposes the fruit to a greater extent by protruding from a homogeneous arboreal layer in its elevation, being more visible and, therefore, more attractive to the frugivores (Carlo et al., 2003). It is possible that tree height facilitates the

asigna para su reproducción o como recompensa para los dispersores.

### Remoción de frutos y semillas de *C. salvinii*

Desde el comienzo y hasta el final de la maduración de frutos, la dispersión se estimó mediante el cálculo de la diferencia de frutos totales producidos por árbol y frutos caídos bajo las copas (considerados frutos no dispersados). Los frutos no encontrados bajo las copas o en el árbol se consideraron frutos removidos o transportados por algún dispersor; sin embargo, esta estimación no considera la posible mortalidad de embriones por los mismos removedores o dispersores. A partir de una muestra de 10 % de los frutos, tomada en cada árbol, se estimó el número promedio de semillas por fruto y se multiplicó por el número de frutos producidos, con el fin de estimar el tamaño aproximado de la cosecha total de semillas producidas por individuo. La remoción de semillas se cuantificó de manera análoga a la dispersión de frutos. La remoción de frutos o semillas de cada árbol se estimó en términos de número y porcentaje; los porcentajes fueron comparables con la cantidad total de frutos o semillas producidas en términos de proporción.

### Relación de la variación individual y la dispersión de frutos y semillas

Con el fin de delimitar qué atributos de los árboles están asociados con la dispersión de semillas, se realizó un análisis de regresión lineal para determinar qué características morfométricas de los árboles están relacionadas con el tamaño de la cosecha, así como con la cantidad y porcentaje de frutos y semillas removidos. Además, se aplicó un segundo análisis de regresión lineal para determinar qué atributos de los frutos (masa y arilos por árbol) se correlacionan con el número y porcentaje de la remoción de frutos y semillas. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software STATISTICA 8.0 (Weiß, 2007) con un valor  $P = 0.05$ .

## Resultados y discusión

### Variación individual de *C. salvinii* y tamaño de la cosecha

Los árboles de *C. salvinii* mostraron gran variación en las características morfométricas. El Cuadro 1 muestra los resultados de la altura, cobertura y atributos reproductivos (tamaño de la cosecha, masa de frutos y semillas).

En el análisis de regresión lineal se encontró que 28 % de la variación del tamaño de la cosecha de frutos es explicado por la altura ( $P = 0.012$ ,  $R^2 = 0.286$ ; Figura 1) y 33 % por la cobertura ( $P = 0.002$ ,  $R^2 = 0.336$ ; Figura

Table 1. Morphometric attributes of *Clusia salvinii* trees in the Reserva de Nanchititla, Estado de Mexico.Cuadro 1. Atributos morfométricos de árboles de *Clusia salvinii* en la Reserva de Nanchititla, Estado de México.

Tree/ Árbol	Tree characteristics/ Características del árbol		Reproductive attributes/Atributos reproductivos				
	Height (m)/ Altura (m)	Coverage (m <sup>2</sup> )/ Cobertura (m <sup>2</sup> )	Fruit/ Frutos	Seeds/ Semillas	Average fruit mass (g)/Masa promedio de frutos (g)	Removed fruit (%)/Frutos removidos (%)	Removed seeds (%)/Semillas removidas (%)
1	8.0	14.5	25	792	14.3	17.8	741.4
2	8.5	15.1	69	2,668	16.8	61.5	2,660.5
3	7.3	18.8	130	8,940	11.2	3.4	7,627.5
4	6.0	14.9	23	607	7.4	0.6	592.1
5	5.0	11.2	25	525	12.9	2.6	356.9
6	4.3	11.0	5	957	14.7	5.0	957.0
7	9.0	10.4	44	1,012	10.0	13.0	924.0
8	7.0	28.3	58	1,186	10.3	15.5	67.0
9	2.8	6.3	23	210	10.2	10.0	210.0
10	10.0	16.5	78	1,716	11.9	78.0	1,716.0
11	4.5	10.4	25	550	19.2	4.1	508.2
12	6.0	15.1	52	1,239	9.6	29.3	800.8
13	5.5	13.1	14	201	9.6	14.0	201.0
14	7.0	14.8	12	200	8.9	2.8	200.0
15	8.3	11.0	63	1,512	13.3	2.9	1,149.3
16	7.7	11.8	23	928	13.0	11.3	798.4
17	10.0	15.7	65	1,885	11.7	2.2	205.1
18	8.7	12.6	112	931	10.2	44.0	849.4
19	9.8	15.7	186	3,387	12.4	44.7	2,248.8
20	8.8	11.8	112	3,733	18.7	76.7	3,079.2
21	8.9	9.5	80	3,240	14.9	23.3	934.2
22	8.7	28.3	240	5,050	11.9	13.6	2,286.0
23	9.0	26.7	341	1,134	10.0	47.6	85.6
24	8.5	9.2	108	3,984	11.2	43.3	2,173.0
25	9.2	9.4	141	22,436	13.9	113.5	10,133.5
Average/ Promedio	7.4 (± 1.86)	14.3 (± 5.77)	82.2 (± 79.2)	2,761 (± 4,544)	12.33 (± 2.93)	27.2 (± 29.6)	1,660 (± 2,362)

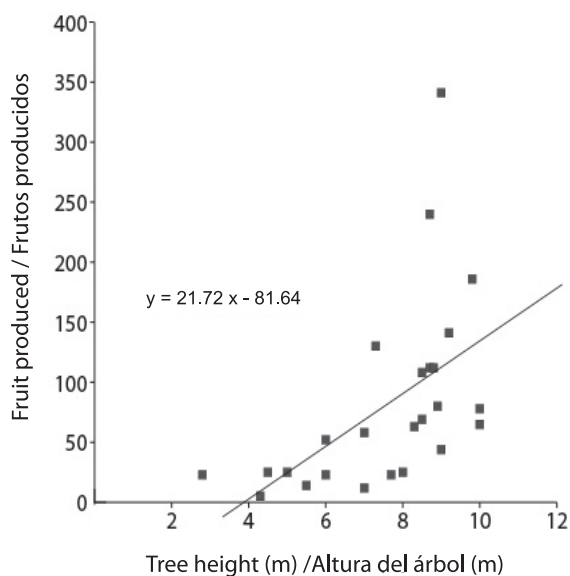
± Standard deviation of the average.

± Desviación estándar de la media.

foraging of some frugivores such as birds, which act as selective agents in seed dispersal (Rey et al., 1997). On the other hand, it was found that 48 % of the variation in the mass of the seeds ( $P = 0.0001$ ,  $R^2 = 0.4815$ ) is explained by the mass of the fruit, which suggests that when the mass of the fruit is greater, the seed content is higher.

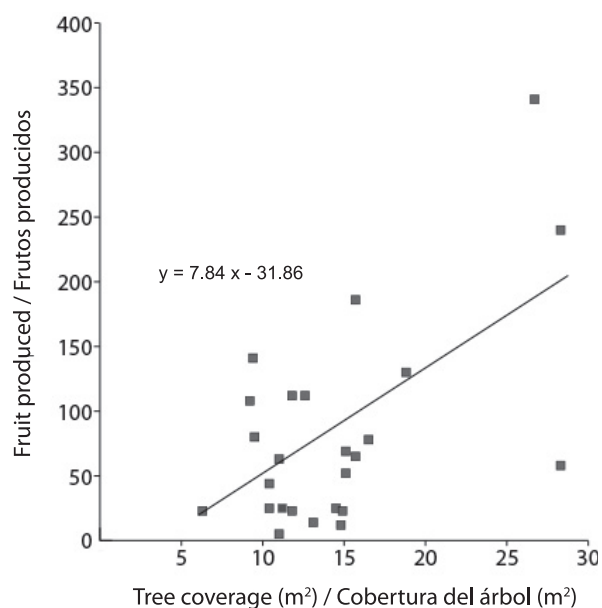
2), lo cual indica que los árboles más grandes tienden a producir mayor cantidad de frutos. La altura mayor en los árboles expone a los frutos en mayor medida al sobresalir de un estrato arbóreo homogéneo en su altura, siendo más vistosos y, por lo tanto, más atractivos para los frugívoros (Carlo et al., 2003). Es posible que la altura de los árboles facilite el forrajeo





**Figure 1. Linear relation between the fruit produced and the height of 25 *Clusia salvinii* trees. The figure shows that the tallest trees produce a greater quantity of fruit.**

**Figura 1. Relación lineal entre frutos producidos y altura de 25 árboles de *Clusia salvinii*. La figura demuestra que los árboles más grandes producen mayor cantidad de frutos.**



**Figure 2. Linear relation between the fruit produced and coverage of 25 *Clusia salvinii*. The figure shows that trees with greater coverage produce a greater quantity of fruit.**

**Figura 2. Relación lineal entre frutos producidos y cobertura de 25 árboles de *Clusia salvinii*. La figura demuestra que árboles con mayor cobertura producen mayor cantidad de frutos.**

#### Harvest size of the fruits and seeds of *C. salvinii*

In total, 2,054 fruits were produced in the population studied during the sampling months. The fruits that fall outside the canopies of the progenitors are considered as having been dispersed and correspond to only 27 % of the total harvest (Figure 3). On the other hand, the total number of seeds calculated for the population was 69,023; of this figure, 60 % corresponds to the category of dispersed seeds. The discrepancy between the reported removal values for fruits and seeds is due to the fact that a large part of the seeds is removed or consumed by frugivores (Jordano et al., 2007), leaving the rest of the fruit on the parent plant.

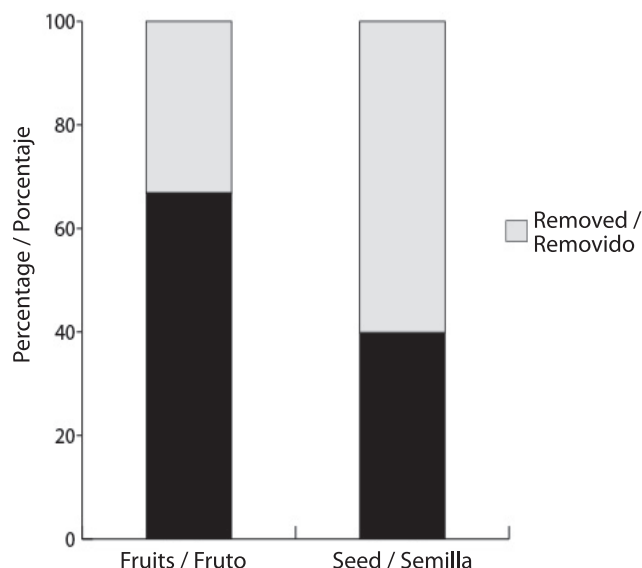
The harvest size or the quantity of fruit produced by a single plant can influence seed dispersal. It would be expected that the plants that produce more fruit increase the probability of being dispersed (Jordano et al., 2007; Willson & Traveset, 2000). Nevertheless, the results of the relation between removed fruit and harvest size of *C. salvinii* showed a “diminished returns” behavior (Charnov, 1976; Rodríguez-Martínez, 2010); i.e., the number of removed fruit increases in function to the harvest size up to the point of saturation where it is probable that the fruits no longer disperse in their totality. This hypothesis is supported by our results of

de algunos frugívoros como las aves, las cuales actúan como agentes selectivos en la dispersión de semillas (Rey et al., 1997). Por otra parte, se encontró que 48 % de la variación de la masa de las semillas ( $P = 0.0001$ ,  $R^2 = 0.4815$ ) es explicada por la masa del fruto, lo que sugiere que cuando la masa del fruto es mayor, el contenido de semillas es más alto.

#### Tamaño de la cosecha de frutos y semillas de *C. salvinii*

En total se produjeron 2,054 frutos en la población estudiada durante los meses de muestreo. Los frutos que cayeron fuera de las copas de los progenitores se consideraron frutos dispersados y correspondieron solo a 27 % de la cosecha total (Figura 3). Por otra parte, el número total de semillas calculado para la población fue de 69,023; de esta cifra, 60 % correspondió a la categoría de semillas dispersadas. La discrepancia entre los valores de remoción reportados para frutos y semillas se debe a que gran parte de las semillas son removidas o consumidas por frugívoros (Jordano et al., 2007), dejando el resto del fruto sobre la planta madre.

El tamaño de la cosecha o la cantidad de frutos producidos por una planta puede influir en la dispersión de semillas. Se esperaría que las plantas que produzcan más frutos aumenten la probabilidad de ser



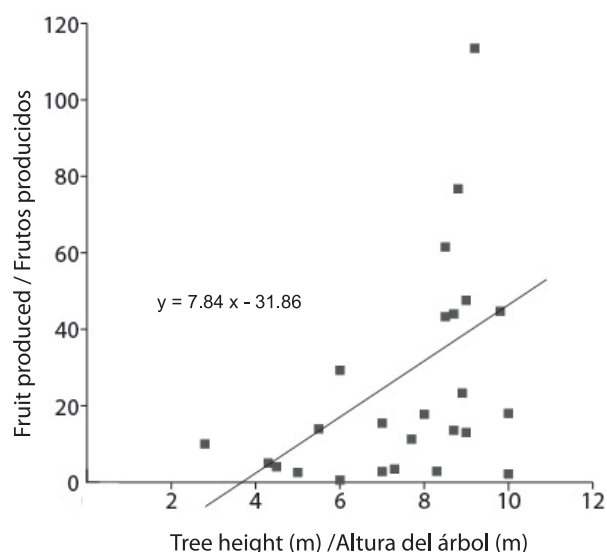
**Figure 3. Fruits and seeds removed from the harvest total; 27 % of the fruit produced and 60 % of the seeds of *Clusia salvinii* can be interpreted as dispersed.**

**Figura 3. Frutos y semillas removidos del total de la cosecha; 27 % de los frutos producidos y 60 % de las semillas de *Clusia salvinii* pueden interpretarse como dispersados.**

*C. salvinii*, as the removal of the number and percentage of fruits and seeds shows that when the harvest is small, the majority of the fruit produced are removed, and as it increases, the removal of the fruit decreases. Therefore, the individuals of *C. salvinii* with a very large harvest size are at a disadvantage with regard to individuals with a small harvest size.

#### Removal of fruits and seeds

The variation of the individual reproductive characteristics of the trees could act as a factor for the frugivores to select the fruit to consume and, therefore, constitutes a source of selection (Alcántara & Rey, 2003). In order to evidence this relation, the variance of the individual reproductive characteristics of the trees was analyzed (Table 1) and, subsequently, the effect of such variance on the removal of fruits and seeds. The analysis of the dispersal of fruits and seeds indicates that only the height of the tree partially explains (24 %) the fruit dispersal ( $P = 0.012$ ,  $R^2 = 0.246$ ). This relation suggests that the tallest individuals of *C. salvinii* disperse a greater number of fruit (Figure 4), possibly because the trees that reach greater heights manage to expose their fruit in such a form that results in them being more visible and attractive to the frugivores (Fruit removed =  $7.84$  [height] -  $31.86$ ). The coverage did not show a relation with the dispersal of fruits and seeds.



**Figure 4. Linear relation between the tree height and the fruit dispersal for *Clusia salvinii*. The figure suggests that taller trees can disperse a greater quantity of fruit.**

**Figura 4. Relación lineal entre altura del árbol y dispersión de frutos de *Clusia salvinii*. La figura sugiere que los árboles más altos pueden dispersar número mayor de frutos.**

dispersadas (Jordano et al., 2007; Willson & Traveset, 2000). No obstante, los resultados de la relación de frutos removidos y el tamaño de la cosecha de *C. salvinii* mostró comportamiento de “ganancias disminuidas” (Charnov, 1976; Rodríguez-Martínez, 2010); es decir, el número de frutos removidos aumenta en función del tamaño de la cosecha hasta un punto de saturación donde es probable que los frutos ya no se dispersan en su totalidad. Esta hipótesis es apoyada con nuestros resultados de *C. salvinii*, pues la remoción del número y porcentaje de frutos y semillas muestra que cuando la cosecha es pequeña, prácticamente todos los frutos producidos son removidos, y conforme aumenta, la remoción de frutos disminuye. Por tanto, los individuos de *C. salvinii* con tamaño de cosecha muy grande están en desventaja con respecto a individuos con tamaño de cosecha pequeño.

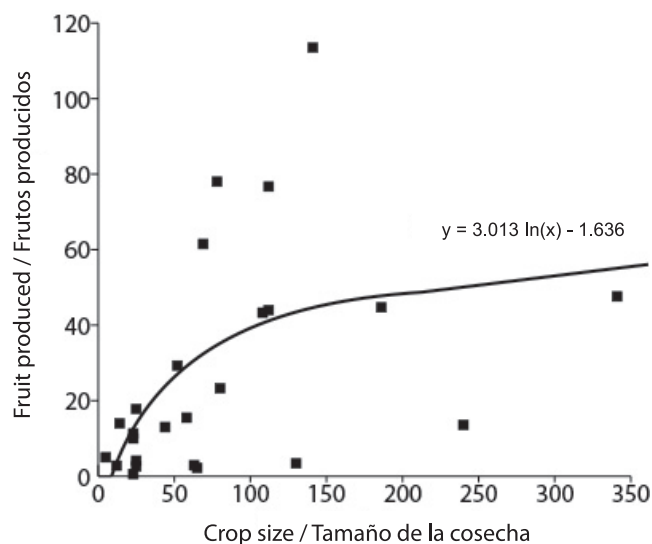
#### Remoción de frutos y semillas

La variación de las características reproductivas individuales de los árboles podría actuar como un factor para que los frugívoros seleccionen los frutos a consumir y, por tanto, constituir una fuente de selección (Alcántara & Rey, 2003). Para evidenciar esta relación, se analizó la variación de las características reproductivas individuales de los árboles (Cuadro 1) y, posteriormente, el efecto de tal variación sobre la remoción de frutos y semillas. El análisis de la

The harvest size (fruits and seeds) only explained 17 % of the removal of the fruit, but in the case of the seeds, it explained 88 % of the removal (fruit:  $P = 0.039$ ,  $R^2 = 0.172$ ; seeds:  $P = 0.0001$ ,  $R^2 = 0.8794$ ). This high percentage of seed removal suggests that although the removal of the fruit is relatively low, the number of seeds removed is much higher. In Figure 5, a logarithmic curve can be graphically observed [Fruit removed =  $3.013 \ln(\text{harvest size}) - 1.636$ ], which shows that in the trees with greater harvests a greater number of fruit is removed; however, the relation reaches a maximum threshold and stabilizes. The plants with large harvests possibly have the potential to disperse more fruits and seeds; however, it is likely that the selection pressures act against the plants that increase the size of the unrestrictedly produced harvest (Nathan & Muller-Landau, 2000).

No relation was found between the percentage of fruit and seed removal with the harvest size, but there was a relation in the absolute number, which indicates that the plants with large harvest size disperse more fruits or seeds; however, in relative terms they disperse a slightly lower proportion.

The dispersal did not depend on the attributes related to the reproduction of the fruit. The fact that the individual variance of the reproductive attributes such as the mass of the fruit, aril, and seed show no relation



**Figure 5. Logarithmic relation between the harvest size of the fruit of *Clusia salvinii* and its dispersal. The relation reaches the maximum threshold and stabilizes.**

**Figura 5. Relación logarítmica entre el tamaño de la cosecha de frutos de *Clusia salvinii* y su dispersión. La relación alcanza el umbral máximo y se estabiliza.**

dispersión de frutos y semillas indica que sólo la altura del árbol explica parcialmente (24 %) la dispersión de frutos ( $P = 0.012$ ,  $R^2 = 0.246$ ). Esta relación sugiere que los individuos de *C. salvinii* más altos dispersan mayor número de frutos (Figura 4), posiblemente porque los árboles que alcanzan alturas mayores logran exponer sus frutos de tal forma que resulten más vistosos y atractivos para los frugívoros (Frutos removidos =  $7.84 [\text{altura}] - 31.86$ ). La cobertura no mostró relación con la dispersión de frutos y semillas.

El tamaño de la cosecha (frutos y semillas) sólo explicó 17 % de la remoción de los frutos, pero en el caso de las semillas, explicó 88 % de la remoción (frutos:  $P = 0.039$ ,  $R^2 = 0.172$ ; semillas:  $P = 0.0001$ ,  $R^2 = 0.8794$ ). Este alto porcentaje de remoción de semillas sugiere que aunque la remoción de los frutos es relativamente baja, el número de semillas removidas es mucho más alto. En la Figura 5 se puede observar gráficamente una curva logarítmica [Frutos removidos =  $3.013 \ln(\text{tamaño de la cosecha}) - 1.636$ ] que muestra que en los árboles con cosechas mayores se remueve mayor número de frutos; sin embargo, la relación alcanza un umbral máximo y se estabiliza. Posiblemente, las plantas con cosechas grandes tienen el potencial de dispersar más frutos y semillas; sin embargo, es probable que las presiones de selección actúen en contra de las plantas que incrementan el tamaño de la cosecha producida ilimitadamente (Nathan & Muller-Landau, 2000).

No se encontró relación entre el porcentaje de remoción de frutos y semillas con el tamaño de la cosecha, pero sí en el número absoluto, lo que indica que las plantas con tamaños de cosecha grandes dispersan más frutos o semillas; sin embargo, en términos relativos dispersan una proporción ligeramente menor.

La dispersión no dependió de atributos relacionados con la reproducción de los frutos. El hecho de que la variación individual de atributos reproductivos como la masa del fruto, la masa del arilo y de la semilla no presenta relación con la remoción de frutos, sugiere que la atracción de frugívoros no depende de estas características. Esto también puede interpretarse como una selección en función de la cantidad y no de la calidad de los frutos, o que posiblemente son características que los frugívoros no seleccionen en función de la dispersión (Alcántara & Rey, 2003; Jordano et al., 2007), por lo menos bajo el escenario ecológico actual en el cual se realizó nuestro estudio.

La dispersión de semillas de *C. salvinii* por los frugívoros puede interpretarse como un proceso determinante del establecimiento de nuevos individuos. El proceso depende de algunas características de los árboles como la altura y el tamaño de la cosecha y es independiente de las características de los frutos



with the removal of fruit, suggests that the attraction of frugivores does not depend on these characteristics. This can also be interpreted as a selection in function of the quantity and not the quality of the fruit or that possibly they are characteristics that the frugivores do not select in function of the dispersal (Alcántara & Rey, 2003; Jordano et al., 2007), at least under the current ecological scene in which our study was carried out.

The dispersal of *C. salvinii* seeds by frugivores can be interpreted as a determinant process of the establishment of new individuals. The process depends on some characteristics of the trees such as height and harvest size and is independent on the characteristics of the fruit (attributes) or variances in the compensation for the dispersers. This explanation can be of great importance by explaining the adaptation tendencies (Alcántara & Rey, 2003). Our analysis suggests that a high variance in seed dispersal, as shown by the elevated value of the standard deviation with regard to the average number of seeds (Table 1). The relation between the fruit dispersal and some characteristics of the plants poses the hypothesis that the evolution of such plants is the combined result of the pressure that the dispersers have exercised, in order to maximize the height or harvest size with other factors that favor dispersers.

It is possible that other characteristics of the fruit (reproductive attributes not evaluated in *C. salvinii*) are involved in the attraction of the frugivores and that they show a relation with the dispersal as could be the nutritional quality or some others, such as the color and form, which could be selected in function of the dispersal. At any rate, in *C. salvinii*, the harvest size (number of fruit) could be considered the sole characteristic related to the attraction of frugivores. It is possible that the frugivores are attracted by trees that can offer a greater resource (trees with larger harvests); however, the frugivores show a maximum limit of fruit removal in trees with very large harvests.

## Conclusions

The individual variance in the height of *C. salvinii* trees is positively related to the quantity of removed fruit. The harvest size shows a relation with the removal of fruits and seeds; therefore, it is possible that a larger portion of the seeds is dispersed than that of the fruit taking into account the harvest size. The plants that produce small harvests manage to disperse all of their fruit unlike those that produce large harvests, which show the “diminishing returns” effect.

(atributos) o variaciones en la recompensa para los dispersores. Esto puede ser de gran importancia al explicar las tendencias de adaptación (Alcántara & Rey, 2003). Nuestro análisis sugiere una alta variación en la dispersión de las semillas, tal como lo muestra el valor elevado de la desviación estándar con respecto a la media del número de semillas (Cuadro 1). La relación entre la dispersión de frutos y algunas características de las plantas, plantea la hipótesis de que la evolución de éstas es el resultado combinado de la presión que los dispersores han ejercido, para maximizar la altura o tamaño de las cosechas con otros factores que los favorecen.

Es posible que otras características del fruto (atributos reproductivos no evaluados en *C. salvinii*) estén involucradas en la atracción de frugívoros y que presenten relación con la dispersión como podrían ser la calidad nutricional o algunas otras como el color y la forma, las cuales podrían seleccionarse en función de la dispersión. De cualquier forma en *C. salvinii*, el tamaño de la cosecha (número de frutos) podría considerarse la única característica relacionada con la atracción de frugívoros. Probablemente, los frugívoros son atraídos por árboles que pueden ofrecer mayor recurso (árboles con cosechas mayores); sin embargo, los frugívoros muestran un límite máximo de remoción de frutos en árboles con cosechas muy grandes.

## Conclusiones

La variación individual en la altura de los árboles de *C. salvinii* se relaciona positivamente con la cantidad de frutos removidos. El tamaño de la cosecha muestra relación con la remoción de frutos y semillas; por lo tanto, es probable que se disperse mayor proporción de semillas que frutos teniendo en cuenta el tamaño de la cosecha. Las plantas que producen cosechas pequeñas logran dispersar todos sus frutos a diferencia de aquellas que producen cosechas grandes, las cuales presentan el efecto de “ganancia disminuida”.

*End of English version*

*Fin de la versión en español*

## References / Referencias

- Aguilar-Rodríguez, S., & Castro-Plata, B. (2006). Anatomía de la madera de doce especies del bosque mesófilo de montaña del Estado de México. *Madera y Bosques*, 12(1), 95–115. Obtenido de <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61712109>
- Alcántara, J. M., & Rey, P. J. (2003). Conflicting selection pressures on seed size: Evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(6), 1168–1176. doi: 10.1046/j.1420-9101.2003.00618.x
- Carlo, T. A., Collazo, J. A., & Groom, M. J. (2003). Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: Pattern consistency and implications for seed removal. *Oecologia*, 134, 119–131. doi: 10.1007/s00442-002-1087-1
- Casas-Andreu, G., & Aguilar-Miguel, X. (2005). Herpetofauna del parque “Sierra de Nanchititla”, Estado de México, México. Lista, distribución y conservación. *Ciencia Ergo Sum*, 12(1), 44–53. Obtenido de <http://www.redalyc.org/pdf/104/10412105.pdf>
- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*, 9(2), 129–136. doi: 10.1016/0040-5809(76)90040-X
- Cipollini, M. L., & Levey, D. J. (1997). Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: Adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *American Naturalist*, 150, 346–372. doi: 10.1086/286069
- Fuentes, M. (1992). Latitudinal and elevational variation in fruiting phenology among western-european bird-dispersed plants. *Ecography*, 15, 177–183. doi: 10.1111/j.1600-0587.1992.tb00021.x
- 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. doi: 10.1086/285735
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. In M. Fenner (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in natural plant communities* (pp. 125–165). Wallingford, UK: CAB International.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J. A., & García-Castaño, J. L. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings National Academy of Sciences USA*, 104, 3278–3282. doi: 10.1073/pnas.0606793104
- Lemes-Martins, R., Wendt, T., Margis, R., & Scarano, F. R. (2007). Reproductive Biology. In U. Lüttge (Ed.), *Clusia. A woody neotropical genus of remarkable plasticity and diversity* (vol. 194, pp. 73–94). New York, USA: Springer Science.
- Lüttge, U. (2007) *Clusia. A woody neotropical genus of remarkable plasticity and diversity*. New York, USA: Springer Science.
- Mack, A. L. (1993). The sizes of vertebrate-dispersed fruits: A Neotropical-Paleotropical comparison. *American Naturalist*, 142, 840–856. doi: 10.1086/285575
- Mats, H., Gustafsson, G., Winter, K., & Bittrich, V. (2007). Diversity, phylogeny and classification of *Clusia*. In U. Lüttge (Ed.), *Clusia. A woody neotropical genus of remarkable plasticity and diversity* (vol. 194, pp. 95–116). New York, USA: Springer Science.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 278–285. doi: 10.1016/S0169-5347(00)01874-7
- Rey, P. J., Gutiérrez, J. E., Alcántara, J. M., & Valera, F. (1997). Fruit size in wild olives: Implications for avian seed dispersal. *Functional Ecology*, 11, 611–618. doi: 10.1046/j.1365-2435.1997.00132.x
- Rodríguez-Martínez, J. (2010). *Ecología* (2a ed.). España: Ediciones Pirámide.
- Rosenthal, G. A., & Berenbaum, M. R. (2012). *Hervívoros: Their interactions with secondary plant metabolites. Ecological and evolutionary processes*. Oxford: Academic Press.
- Schupp, E. W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82, 399–409. doi: 10.2307/2445586
- Weiβ, C. H. (2007). StatSoft, Inc., Tulsa, OK.: STATISTICA, Version 8. *ASTA Advances in Statistical Analysis*, 91(3), 339–341. doi: 10.1007/s10182-007-0038-x
- Valenta, K., Burke, J. R., Styler, A. S., Jackson, A. D., Melin, D. A., & Lehman, M. S. (2013). Colour and odour drive fruit selection and seed dispersal by mouse lemurs. *Scientific Reports*, 3(24), 1–5. doi: 10.1038/srep02424
- Wang, B. C., & Smith, T. B. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 379–385. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02541-7
- Willson, M. F., & Traveset, A. (2000). The ecology of seed dispersal. In M. Fenner (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in natural plant communities* (pp. 85–110). Wallingford, UK: CAB International. Obtenido de [http://www.planta.cn/forum/files\\_planta/seed\\_dispersal\\_206.pdf](http://www.planta.cn/forum/files_planta/seed_dispersal_206.pdf)