

19
24

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

Facultad de Ciencias

**"LAS AVES FRUGIVORAS DE CHAMELA, JALISCO.
SU RECURSO VEGETAL Y SU PAPEL EN LA DISPERSION DE
SEMILLAS."**

T E S I S

Que para obtener el título de

BIOLOGO

presenta

HUMBERTO ANTONIO BERLANGA GARCIA

México, D.F.

FALLA DE ORIGEN

1991.



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	3
INDICE.....	5
INTRODUCCION.....	7
CONSIDERACIONES GENERALES.....	9
El papel de la ornitocoría en la dinámica de la vegetación.....	12
OBJETIVOS.....	15
MATERIALES Y METODOS.....	16
Area de estudio.....	16
Clima.....	16
Vegetación.....	17
Muestreo.....	19
Las plantas.....	19
Las aves.....	20
-Censos.....	20
-Diversidad.....	22
-Trabajo con redes (captura).....	23
La interacción.....	23
Conectancia y coevolución.....	24
RESULTADOS.....	26
Las plantas	
Análisis florístico.....	26
Fructificación y estacionalidad.....	26
Caracterización del recurso.....	27
Morfología de frutos y semillas.....	28

Las aves

Composición de especies.....	29
Diversidad.....	29
Estatus.....	30
Abundancia.....	31
Morfología.....	32

La interacción

Correlaciones morfológicas.....	34
Matriz general de interacciones.....	34
Aves y plantas.....	35
Plantas y aves.....	35
Frugivoría.....	35
Patrones de visita.....	37
Tiempo de forrajeo.....	38
Patrones de consumo.....	39
Dispersión y depredación de semillas.....	40
Conectancia y coevolución.....	42

DISCUSION Y CONCLUSIONES.....43

Las plantas.....	43
-Caracterización del recurso.....	47
Las aves.....	49
La interacción.....	52
Aspectos generales a nivel de comunidad.....	56
Conectancia y coevolución.....	56

BIBLIOGRAFIA.....59

INTRODUCCION

Las relaciones entre plantas y vertebrados son complejas y antiguas. Hace aproximadamente 300 millones de años durante el periodo Carbonífero, los ancestros de las modernas Cycadaceas producían frutos carnosos aparentemente adaptados para el consumo por reptiles (Sporne, 1965; Howe, 1986). Posteriormente, durante el Cretácico (65 a 125 millones de años) los bosques de gymnospermas de tierras bajas fueron rápidamente penetrados y luego reemplazados por plantas con flores y frutos, éstos últimos adaptados para el consumo por aves y mamíferos (Stebbins, 1974; Reegal, 1977; Howe, 1986).

Se ha dicho que en las selvas actuales entre el 45% y 90% de las especies de árboles producen frutos carnosos aparentemente adaptados para el consumo por aves y mamíferos (Howe y Smallwood, 1982; Howe, 1986). Pero ver Herrera (1986 y 1989).

La observación de las interacciones entre aves y plantas seguramente interesó al hombre desde tiempos muy remotos (Estrada y Fleming, 1986), sin embargo, a excepción de contribuciones aisladas más bien de carácter anecdótico, su estudio formal se inicia en los años 30 con un trabajo clásico realizado por Ridley (1930) titulado "The dispersal of plants throughout the world", considerado como la "biblia" de la dispersión de semillas (Van der Pijl, 1982).

En México son muy contados los trabajos relacionados con este tema, por ejemplo Estrada y Coates Estrada (1984) trabajaron aspectos de frugivoría por primates, Rebón (1987) estudió a las aves que utilizan a una especie de planta, Kantak (1979) hizo algunas observaciones de frugivoría por aves, Illescas (1987) quien trabajo aspectos de la ecología post dispersión de una especie de árbol en Los Tuxtlas y Trejo (1976) quien analizó contenidos estomacales de aves frugívoras en la región de Los Tuxtlas.

Prácticamente no existen estudios que aborden a toda la comunidad de aves frugívoras de una región determinada (ver Estrada y Fleming, 1986). Particularmente, en Chamela se cuenta solo con algunas aportaciones aisladas y los trabajos de Eguiarte y Martínez del Río (1985) sobre los hábitos alimenticios de *Trogon citreolus* y las tesis de Dominguez (1990) y Gryj (1990) sobre la ecología de *Erythroxylum havanense* (Erythroxylaceae).

En general, se puede hablar de tres partes esenciales en el proceso de dispersión de semillas mediado por animales:
1) Quién mueve las semillas; 2) a dónde llegan estas semillas y, 3) Qué sucede con la semilla una vez que llegan allí (Janzen, 1983).

En el presente estudio se aborda fundamentalmente la primera de estas tres partes, analizándose en detalle cada uno de sus componentes, en este caso las aves y las plantas con las que interactúan. ¿Cómo son?, ¿cuando están?, ¿cómo se desarrolla ésta interacción? y ¿cuáles podrían ser las consecuencias para cada grupo a la luz de su morfología, su conducta e historia natural?, son a *grosso modo*, las cuestiones generales que se pretende conocer y analizar aquí.

Muchas plantas tropicales, producen frutos carnosos adaptados para atraer agentes dispersores de semillas y muchos animales, se alimentan de éstos frutos dispersando o destruyendo sus semillas (Howe, 1985). Teóricamente la "función" de los frutos maduros consumidos por vertebrados, es "colocar" las semillas en los animales "correctos" y mantenerlas fuera del alcance de los animales "incorrectos" (Janzen, 1983).

El conocimiento detallado de estas interacciones, permitirá conocer de manera precisa diversos aspectos de la dinámica de los ecosistemas naturales (en este caso una selva baja caducifolia), tales como la estructura de la comunidad de aves frugívoras, sus hábitos alimenticios, su impacto en la biología de las plantas de las que se alimentan e inferir aspectos evolutivos tanto para las aves y las plantas, como para la propia interacción, tanto a nivel regional como comparativo. Este conocimiento además de tener valor científico, será de gran utilidad a mediano plazo en la planeación, diseño, manejo y desarrollo de áreas naturales protegidas, ya que contribuye de manera directa en la toma de decisiones de carácter práctico con el fin de lograr tanto el mantenimiento de la biodiversidad como el manejo y utilización sostenidos de los recursos naturales.

CONSIDERACIONES GENERALES

En la ecología fisiológica y del comportamiento, el principal objeto de estudio son los organismos. Ambas tratan de entender cómo los individuos enfrentan las condiciones ambientales de los sitios donde viven.

La ecología de poblaciones estudia a los individuos de una especie que coexisten, éstos en conjunto, poseen características tales como la densidad, proporción de sexos, estructura de edades, tasa de natalidad e inmigración, tasa de mortalidad y emigración, que son características únicas de las poblaciones (Begon, et al. 1988; Krebs, 1978).

El comportamiento de las poblaciones se explica en términos del comportamiento del conjunto de los individuos que las integran. Finalmente, las actividades a nivel de las poblaciones, tienen consecuencias en el siguiente nivel de complejidad que es el de las comunidades.

Una comunidad es un conjunto de poblaciones de especies que ocurren juntos en el espacio y el tiempo. El foco principal de atención de los ecólogos de comunidades es la forma en que los grupos de especies están distribuidos en la naturaleza, y las maneras en que estos grupos son afectados o influenciados por las interacciones entre especies y las fuerzas físicas del ambiente (Begon, et al. 1988).

Las comunidades de organismos, tienen propiedades que son la suma de las propiedades de sus integrantes, más las interacciones entre éstos. Son entonces las interacciones, las que hacen de las comunidades algo más que la suma de sus partes.

La ecología de comunidades, utiliza el conocimiento de las interacciones entre organismos para intentar explicar el comportamiento y la estructura de la comunidad entera. Las comunidades pueden ser delimitadas a diferentes niveles y el nivel apropiado para su estudio depende de las preguntas que serán respondidas. De esta manera, los ecólogos pueden en algunos casos considerar a todos los organismos que se encuentran juntos dentro de un área o restringir su atención dentro de la comunidad a un grupo taxonómico particular (por ejemplo árboles, pájaros o insectos) o aún grupos con una actividad particular como los insectos hervívoros o los pájaros frugívoros etc (Begon et al 1988).

Los organismos de una especie y de diferentes especies, interactúan entre sí de muy distintas maneras en procesos tales como el mutualismo, parasitismo, depredación y competencia (Begon, et al. 1988). En este contexto, dos poblaciones pueden o no afectarse mutuamente. Si lo hacen, la influencia puede ser benéfica, adversa o nula.

Utilizando los signos +, - y 0 se puede clasificar las diferentes interacciones de una manera simple (Pianka, 1982):

Tipo de interacción	Especies	
	A	B
COMPETENCIA	-	-
NEUTRALISMO	0	0
MUTUALISMO	+	+
DEPREDAACION	+	-
COMENSALISMO	+	0
AMENSALISMO	-	0

Mutualismo es el nombre que se emplea para las asociaciones entre especies que al interactuar obtienen un beneficio común (++); los individuos de la población de cada especie mutualista crecen y/o sobreviven y/o se reproducen más en presencia de la otra especie (Begon, et al., 1988; Pianka, 1982).

En muchos sistemas mutualistas están involucrados recursos como "recompensa", al menos para una de las partes, y para la otra, protección en contra de enemigos o un ambiente favorable para crecer y reproducirse. En otros casos, la especie que obtiene comida proporciona un "servicio" a su contraparte, ya sea polinizando sus flores o dispersando sus semillas.

A pesar de las ventajas que obtiene cada uno de los "socios", es importante evitar pensar en términos de una relación "cómoda" entre los mutualistas, ya que cada uno actúa esencialmente de manera egoísta, de tal forma que las relaciones mutualistas evolucionan simplemente porque los beneficios de cada participante exceden los costos involucrados (Begon et al.1988).

Hasta hace poco tiempo, la importancia del mutualismo había sido subestimada o ignorada a pesar de ser un fenómeno ampliamente difundido en la naturaleza (Boucher, 1982). Una buena proporción de la biomasa del planeta depende de mutualismos, por ejemplo, muchas plantas están asociadas a micorrizas mutualistas, muchas plantas con flores dependen de insectos o aves para polinizar sus flores y muchas otras dependen de vertebrados (aves o mamíferos) para dispersar sus semillas (Begon et al. 1988).

En particular, como ya se mencionó, el estudio científico de los frutos, los frugívoros y la dispersión de semillas desde una perspectiva ecológica y evolutiva es relativamente nuevo (Estrada y Fleming, 1986), y se inicia en los años 30 con la publicación del trabajo de Ridley (1930).

Una de las aportaciones más influyentes y que ha estimulado el desarrollo de los estudios en este campo, es el trabajo de Van der Pijl (1968), quien examina por primera vez los mecanismos de dispersión de semillas de las plantas superiores, en particular los métodos que las plantas utilizan para mantener a su descendencia separada espacialmente, alcanzando su propio lugar de establecimiento. Analiza además, las estrategias que éstas emplean para asegurar la persistencia de la especie, mediante la exploración de nuevos territorios siguiendo fluctuaciones climáticas o bien manteniéndose en sitios favorables.

Van der Pijl (1982) hizo una clasificación de los tipos ecológicos de dispersión de semillas, sobre la base de los agentes dispersores, agrupándolos por medio de una serie de características distintivas a las que en conjunto denominó **síndromes de dispersión**. De esta forma, definió por ejemplo la anemocoria o dispersión por viento, la mirmecocoria, o dispersión por hormigas, la hidrocoria o dispersión por agua, la quiroptercoria o dispersión por murciélagos, etcétera.

Para el caso de las plantas dispersadas por aves, Van der Pijl (1982) distingue tres tipos principales de ornitocoria:

- 1) Epizocoria
- 2) Synzocoria -----Stomatocoria
-----Dysozocoria
- 3) Endozocoria

Epizocoria.- Transporte y dispersión de semillas sobre el cuerpo. Es poco frecuente aunque existen algunos casos bien documentados, por ejemplo, en árboles del género *Pisonia* (Nyctaginaceae). También, hay ejemplos en plantas que colonizan islas, por medio de semillas viscosas o barbadas dispersadas vía aves marinas. Tal vez el caso más conocido sea el de transporte de semillas no especializadas atrapadas en el lodo de las patas de las gallaretas (Van der Pijl, 1982).

Synzocoria: a) Estomatocoria.- Este tipo de dispersión ocurre, por ejemplo, en el caso de diásporas comestibles cuyas semillas son acarreadas cuando quedan adheridas al pico de las aves. La semilla viscosa es inmediatamente

redepositada, cuando el ave frota su pico contra una rama (vgr. *Viscum album*). Existen varios ejemplos particularmente entre los muérdagos, (Loranthaceae y Viscaceae).

Dysozoocoria.- Algunas aves consumen diásporas y las digieren, pero ocasionalmente tiran o arrojan algunas semillas en condición viable contribuyendo así a la regeneración. Otras, en particular de la familia Corvidae (eg. *Nucifraga*, *Garrulus*.), acarrear diásporas en el pico de manera deliberada. Estas aves consumen las semillas, pero al mismo tiempo las dispersan al guardar más de las que posteriormente pueden recobrar (ver Balda, 1982). Este proceso es intermedio entre la Synzoocoria y la Endozoocoria.

Endozoocoria.- Las diásporas son consumidas por el ave y pasan por el tracto digestivo sin ser dañadas. La mayoría de los arbustos de zonas templadas, así como la mayoría de los arbustos, árboles y lianas tropicales, producen frutos (diásporas carnosas) que muestran claras adaptaciones para atraer aves o mamíferos (Howe y Smallwood, 1982). Las aves sólo digieren el pericarpio o alguna otra parte suave del fruto y desechan las semillas intactas, tanto al defecarlas como al regurgitarlas, promoviendo de esta manera su dispersión.

El papel de la ornitocoria en la dinámica de la vegetación

Cualquier parche o manchón de vegetación está sujeto a cambios en el tiempo, ya que todos los individuos de todas las especies representadas, mueren y son reemplazadas por otros.

El estudio de la dinámica de la vegetación, está ampliamente representado en la literatura, y existen un gran número de esfuerzos por explicar sus patrones y procesos (Miles, 1979).

Hasta hace relativamente poco tiempo, el papel de los animales en la dinámica de la vegetación había sido prácticamente ignorado. Actualmente los ecólogos prestan cada vez más atención al papel que los animales desempeñan en esta dinámica, a través de actividades como herbivoría, dispersión y depredación (MacMahon, 1981). Los animales responden a cambios en la vegetación, seleccionando hábitats adecuados para sobrevivir y reproducirse, particularmente es bien conocida la influencia de la estructura de la vegetación (entre otros factores) en la distribución, composición y estructura de las comunidades de aves (Cody, 1981; además ver Herrera, 1985).

Por otra parte, los animales causan cambios en la vegetación a través de las actividades antes mencionadas, las cuales tienen impactos en la sucesión o en las fluctuaciones de las comunidades de plantas (vgr. Dirzo y Dominguez, 1986; Fleming y Heithaus, 1981.).

Snow (1971) En uno de los primeros intentos para examinar las posibles consecuencias evolutivas de las interacciones entre plantas con frutos y los frugívoros que dispersan sus semillas, reconoce los atributos especiales de los frutos como fuente de alimento. A diferencia de otras "presas", los frutos han evolucionado generalmente para ser accesibles, conspicuos y fáciles de digerir, con el fin de atraer dispersores de semillas. Por otro lado, este autor, introdujo los conceptos de frugívoros **especialistas** y frugívoros **oportunistas** y los relacionó con la calidad nutricional de los frutos de los que se alimentan (Snow, 1976).

A partir de las contribuciones de Snow (1971), McKey (1975) propuso un modelo de coevolución planta-frugívoro, para explicar las estrategias que las plantas utilizan para dispersar sus semillas, introduciendo el concepto de **calidad de dispersión**. Por un lado, algunas plantas producen una gran cantidad de frutos pequeños con escaso valor nutritivo, que atraen a una gran variedad de dispersores de baja calidad. Por otro lado, otras plantas producen un menor número de frutos grandes con un valor nutricional superior, cuyas semillas son dispersadas por un número menor de especies de animales que proporcionan una alta calidad de dispersión. El término **calidad** se refiere a la posibilidad de que la semilla sea depositada en condiciones viables en un sitio apropiado para la germinación y establecimiento de la descendencia. Además esta relacionado con el tamaño de la semilla (McKey, 1975).

Por mucho tiempo se consideró que los sistemas de dispersión de semillas por vertebrados, representaban relaciones coevolucionadas de mutuo beneficio, que implican un "servicio" de diseminación de semillas por el ave, y un incentivo proporcionado por la planta como "retribución", que en este caso es el fruto (ver Wheelwright y Orians, 1982). Sin embargo, la idea de coevolución implica cambios evolutivos recíprocos entre poblaciones de taxa lejanos que interactúan durante periodos largos de tiempo (Dirzo, 1983; Herrera, 1982).

Para el caso de los sistemas planta-frugívoro se ha señalado que muchas de las condiciones necesarias para que la coevolución se presente no se cumplen, por ejemplo, las aves y las plantas que interactúan, no tienen una historia común por lo que se ha propuesto que la relación se basa en preadaptaciones (Howe y Smallwood, 1982, Jordano, 1978), o bien no han coexistido durante el tiempo suficiente para

ejercer una presión de selección que promueva cambios coevolutivos en un sentido estricto (Herrera, 1985; 1989).

Algunos estudios teóricos (Morton, 1973; Howe, 1979; Howe y Eastbrook, 1977; Thompson y Wilson, 1979; Fleming, 1979) y empíricos (Smith, 1975; Howe, 1977; Mcdiarmid et al., 1977; Thompson y Wilson, 1978; Howe y De Steven, 1979; Howe y Van der Kerkhove, 1979; Howe, 1980; Howe, 1981; Snow, 1981) han refinado hipótesis, evaluado algunas predicciones y proporcionado observaciones de las tasas de remoción de frutos y comportamiento de los frugívoros en los árboles con frutos (Wheelwright y Orians, 1982).

En 1982 Howe y Smallwood publicaron un trabajo que hace una profunda revisión del tema, en donde reúnen y evalúan las teorías e hipótesis, así como las tendencias y problemática de este tópico de la ecología.

Posteriormente, Janzen (1983) examina algunos aspectos evolutivos de la dispersión de semillas mediada por vertebrados, proporcionando una muy completa revisión de la literatura y haciendo una caracterización de la interacción en esos términos. De acuerdo con Janzen, la literatura sobre la dispersión de semillas por vertebrados, es sumamente dispersa y hasta antes de 1970 la mayor parte de la información se incluía en estudios de muy diversa índole que no trataban con el tema en particular.

Para Janzen, registrar quien se come los frutos y algunas veces si las semillas son tragadas, ha sido ocupación favorita de ornitólogos y observadores de primates, aunque considera que estos trabajos son esenciales para cualquiera que planea estudiar la dispersión por vertebrados.

A pesar de que la mayoría de las investigaciones publicadas tratan fundamentalmente con la parte descriptiva o teórica de las interacciones planta-frugívoro, debe notarse que tales estudios tienen importantes implicaciones prácticas respecto a la conservación de hábitats e interacciones entre especies (Estrada y Fleming, 1986), por ejemplo en la creación y manejo de reservas naturales (Howe, 1984) contribuyendo a evitar o disminuir la acelerada tasa de pérdida de especies, especialmente en los trópicos.

OBJETIVOS

Los propósitos del presente trabajo son:

1) Determinar que especies integran la comunidad de aves frugívoras en una selva baja caducifolia, cual es su distribución espacial y temporal, y conocer aspectos de la morfología la historia natural de las especies de este gremio.

2) Conocer que especies de plantas son utilizadas por las aves frugívoras como recurso alimenticio, la distribución temporal (estacional) de los periodos de fructificación, aspectos relacionados con la morfología de los frutos, semillas e infrutescencias.

3) Hacer una descripción general de la interacción entre las aves y las planta que utilizan como alimento.

4) Evaluar cuáles son las especies de aves que actúan como los principales agentes de dispersión de semillas en base a la morfología y a la observación de sus interacciones y cuáles son las plantas que dependen de este gremio de aves para este propósito, en una selva baja caducifolia.

MATERIALES Y METODOS

Area de Estudio

En presente estudio se llevó a cabo dentro de los terreno de la Estación de Investigación Experimentación y Difusión Chamela que pertenece al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

La Estación esta situada en la costa oeste de la República Mexicana, en el Estado de Jalisco, dentro del Municipio La Huerta, muy cerca de la bahía de Chamela ($19^{\circ} 30'$ de latitud Norte, $103^{\circ} 03'$ de longitud Oeste). Se localiza a un costado de la carretera federal 200 (Barra de Navidad - Puerto Vallarta), a menos de dos kilómetros de la costa. Cuenta con una superficie protegida de 1600 ha. dispuestas en un rectángulo de aproximadamente ocho kilómetros de largo por dos de ancho (Figura 1).

La Estación se encuentra incluida en la Provincia Fisiográfica denominada "Provincia de la Sierra Madre del Sur", dentro de las "Subprovincias de las Costas de Jalisco Colima (SPP, 1981).

El relieve de la región es dominado por barrancos, pequeños valles y lomeríos (Solis, 1980), con un rango altitudinal que va de menos de 30 a 500 metros sobre el nivel medio del mar. Las pendientes por debajo de los seis grados son poco frecuentes, encontrándose comunmente pendientes de 20 grados o más (Bullock, 1986).

La zona se caracteriza por la presencia de rocas ígneas que se originaron durante los periodos Terciario y Cuaternario de las Eras Mesozoica y Cenozoica, que han sido metamorfozadas por la intensa actividad tectónica de esos periodos, y en menor escala por rocas sedimentarias, probablemente del Cretácico (SPP, 1981).

Clima

La temperatura promedio anual es de 24.9° centígrados, el rango mínimo mensual es de 14.8 a 22.9° °C; el día más caliente registrado fue de 35.0° °C, siendo los meses más calurosos de mayo a septiembre. El hecho de que no haya registros de temperaturas más altas se debe probablemente a la proximidad con el océano (Bullock 1986).

La precipitación promedio anual es de 740 milímetros ± 119 mm y un rango de 580 a 960 mm. Por lo general, la primera lluvia de más de 10 mm se registró después del 20 de junio, sugiriendo el fin de la época de secas. Los meses de máxima precipitación son agosto y septiembre.

De acuerdo a las modificaciones al sistema de Köppen realizadas por García (1973), el clima de Chamela puede ser descrito mediante los símbolos "Aw0(x')i" como el más seco de los climas cálidos subhúmedos (Bullock 1986).

El climograma de Chamela, construido con datos promedio obtenidos en la Estación de Biología durante el periodo noviembre de 1985-noviembre de 1986, se presenta en la Figura 2.

Uno de los aspectos más característicos y sobresalientes de Chamela es sin duda su marcada estacionalidad en cuanto a los periodos de precipitación y de disponibilidad de recursos para plantas y animales.

Vegetación

La vegetación predominante en la Estación es la selva baja caducifolia (Miranda y Hernandez, 1963), equivalente al bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). En menor proporción, se presenta la selva mediana subperennifolia a subcaducifolia, equivalente al bosque tropical perennifolio a subcaducifolio (Lott, 1985).

Por su extensión, la selva baja es la vegetación más importante en la región. Es densa y a menudo con muchos individuos de tallo delgado, se localiza en los lomeríos con suelos más someros. La altura de los árboles rara vez excede los 10 metros y típicamente más del 75% de las especies pierden las hojas durante la estación seca que dura de 5 a 7 meses (Lott, 1985; Pennington y Sarukahán, 1968). El componente arbóreo cuyas copas son convexas o planas forma un dosel de altura uniforme, con algunos árboles emergentes aislados (Pennington y Sarukhán, 1968; Rzedowski, 1978).

Las especies arbóreas más importantes son *Cordia alliodora*, *Caesalpinia eriostachys*, *Lysiloma divaricata*, *Lonchocarpus* spp., *Heliocarpus pallidus*, *Jatropha chamelensis*, *Guapira* sp., *Trichilia trifolia* y *Croton* spp. (Lott et al., 1985).

La selva mediana, se desarrolla a lo largo de los arroyos principales y en lugares protegidos (cañadas) sobre suelos profundos (Lott, 1985). Típicamente menos del 75% de las especies pierde sus hojas durante la época seca (Pennington y Sarukhán, 1968).

CLIMOGRAMA DE LA ESTACION DE BIOLOGIA
CHAMELA (PERIODO NOV 1985 - NOV 1986)

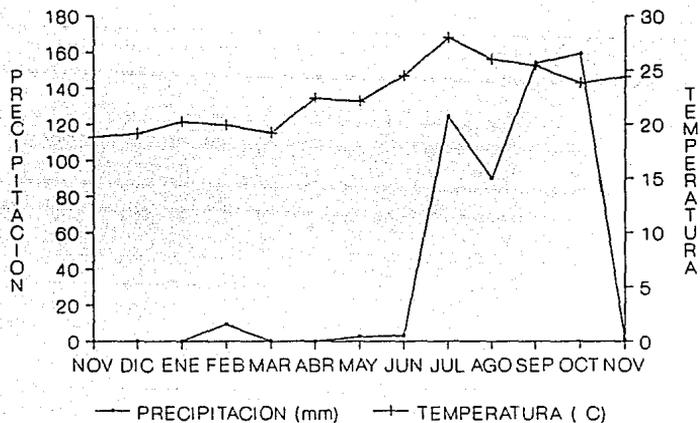


Figura 2.- Precipitación y temperatura a lo largo del año de estudio en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco.

Esta selva ocupa un área mucho menor que la selva baja con la que comparte muchos elementos vegetales (Lott et al, 1985; Ceballos y Miranda, 1986).

En general se pueden distinguir dos estratos arbóreos: uno con árboles de más de 15 metros y otro con árboles que van de 6 a 15 metros de altura; en el primer caso destacan: *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum* o *Platymisciu lasiocarpum*, mientras que en el segundo, son características *Cordia elaeagnoides*, *Jacaratia mexicana*, *Caesalpinia eriostachys* y *Recchia mexicana*. Otras especies importantes son *Sciadodendon excelsum*, *Couepia poliandra*, *Tabebuia Donnell-smithi*, *Ficus* spp. y *Thouinidium decandrum*. Este tipo de vegetación es rico en epífitas y trepadoras, las cuales le dan un aspecto denso (Lott et al., 1985; Ceballos y Miranda, 1986).

Muestreo

Con el fin de obtener un muestreo anual se realizaron un total de 11 salidas al campo, durante un periodo que comprendió de noviembre de 1985 a noviembre de 1986. Cada salida, tuvo una duración de 10 a 20 días en función de los requerimientos de cada visita.

Las Plantas

Se hicieron recorridos mensuales por las veredas de la estación (por ejemplo El Tejón, Eje Central, La Ardilla, La Calandria, El Búho, La Chachalaca, Camino antiguo norte y Camino antiguo sur, que están marcadas cada 100 metros, y los arroyos Coastecomate, Colorado y Zarco (Fig 3), para detectar a las diferentes especies de plantas en fructificación.

Con la ayuda de unos binoculares se facilitó su localización, y se registró: fecha, ubicación con respecto a la vereda, forma biológica y estado fenológico, se colectaron ramas con hojas y frutos de cada especie encontrada, para su posterior identificación.

La información obtenida durante los recorridos, permitió delimitar en general los periodos de fructificación a lo largo del año para cada especie, para ello se utilizaron conteos aproximados de frutos por rama de cierto tamaño y se extrapoló luego por el número de ramas de ese tamaño en cada individuo, agrupándolos bajo la siguiente escala:

Ménos de 10 frutos, de 10 a 100; 100 a 500; 500 a 1000; 1000 a 5000 o más de 5000 frutos.

Para ordenar la información relativa a cada especie de planta, se diseñaron formas de campo especiales. Los datos que se tomaron fueron:

Especie y forma biológica (árbol, arbusto etc.), altura total y diámetro aproximado de la copa.

Fruto: forma, color, olor, textura, largo (LF), ancho (AF) y peso húmedo (WF).

Semilla: forma, color, dureza de la testa (1=dura y 2=suave), el número de semillas por fruto, largo (LS), ancho (AS) y peso húmedo (WS). Finalmente de la infrutescencia (en su caso) se registró lo siguiente: forma, largo (LI), ancho (AI), distribución y posición en la planta, es decir,

agrupadas o dispersas y arriba en medio o abajo, respectivamente.

Para la mayoría de las especies se utilizaron tamaños de muestra de $N=50$ y se trató de obtener muestras de al menos 5 individuos diferentes de cada especie.

El propósito de registrar la información relativa a estos atributos morfométricos, fue el de caracterizar al grupo de plantas que son dispersadas, o al menos consumidas por aves frugívoras. Por otra parte, para tratar de correlacionar esta información con la obtenida de las aves frugívoras, explorando los posibles patrones estructurales existentes en base a las características de sus interacciones.

Las aves

Para los fines de este trabajo, se consideraron frugívoras a todas las especies de aves que fueron observadas alimentándose de frutos en cualquier periodo del ciclo anual.

Para obtener la información morfométrica y general de las especies de aves estudiadas, se revisó el material depositado en la Colección Ornitológica del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (COIBUNAM).

Cuando fue posible, se utilizaron cinco individuos adultos de cada sexo para cada especie y en otros casos, se registró solamente la información disponible. En general, se utilizaron ejemplares colectados en la zona de estudio, aunque no en todos los casos. De cada ejemplar revisado se registró la siguiente información: el sexo y medidas de las gonadas, localidad, fecha de colecta, contenido estomacal, cantidad de grasa y muda, culmen expuesto (de la punta de la maxila al punto donde principian las plumas), amplitud del pico (al nivel de las comisuras), longitud del tarso, cuerda alar y peso.

Censos

Con el fin de estimar la abundancia o comportamiento estacional de la comunidad de aves de la estación y en especial del gremio de las aves frugívoras, así como su distribución y preferencias de uso de estrato, se realizaron censos mensuales mediante el uso de transectos de distancia fija, con una longitud de dos kilómetros y una amplitud de 100 metros, siguiendo el método propuesto por Emlen (1971, 1977)

Este método consiste en recorrer un transecto de preferencia a la misma hora, cada vez que se realice el censo,

registrando a todas las especies vistas o escuchadas por el observador, anotando su distancia aproximada y perpendicular al transecto.

Para minimizar la posibilidad de error en la estimación de esta distancia, se designó en función de las características de visibilidad en la selva, una amplitud fija de 100 metros, es decir 50 metros a cada lado de la línea del transecto y se dividió arbitrariamente en siete intervalos de 1 a 3 m, de 3 a 6 m, de 6 a 9 m, de 9 a 12 m, de 12 a 15 m, de 15 a 25 m, y de 25 a 50 m.

Emlen (1971) recomienda que los censos sean realizados siempre a la misma hora, por una o dos personas, caminando a una velocidad constante y en silencio. Las condiciones meteorológicas deberán (cuando sea posible) ser similares entre los días de muestreo, procurando anotar solamente aquellos individuos detectados perpendicularmente al transecto y hacia adelante, nunca hacia atrás.

Para determinar las preferencias de uso de estrato vertical, se dividió la vegetación en cinco estratos fácilmente distinguibles al observador:

Suelo (S), sotobosque inferior (SI) de .1 a 1m, sotobosque medio (SM) de 1 a 3 m, sotobosque superior (SS) de 3 a 6 m y dosel (D) más de 6 m.

Esta información permite calcular el coeficiente de detectabilidad (CD) para cada especie, el cual representa la porción de la población que es detectada por un observador al recorrer un transecto. Cada especie tiene un valor característico de CD, el cual varía estacionalmente.

Para calcular el CD, se utiliza la siguiente fórmula:

$$CD = NID/NID + NIE$$

Donde NID es igual al número de individuos detectados (contados) y NIE es el número de individuos esperados, el cual se calcula considerando que dentro del intervalo más próximo al observador (1 a 3 m.) se detecta el 100% de los individuos presentes y se hace una extrapolación a los siguientes intervalos, considerando que a medida que nos alejamos del transecto disminuye la posibilidad de detectar al 100 % de los individuos.

El método también permite calcular la densidad relativa (DR) de cada especie, utilizando la siguiente fórmula:

$$DR = (NIC/a)/CD$$

Donde NIC es igual al número de individuos calculados (NI-NIE), "a" es igual al área del transecto y CD el coeficiente de detectabilidad.

Se realizó un censo mensual en cada uno de los tres sitios con vegetación contrastante: 1) Eje Central, cuya vegetación predominante es selva mediana, aunque en algunos sectores presenta selva baja. 2) El Tejón, donde la vegetación predominante es la selva baja, con tramos cortos de selva mediana y 3) La Virgencita, este transecto se encuentra fuera de los terrenos de la estación (aproximadamente a 3 Km al oeste de las instalaciones) y una parte corre a lo largo de un borde de la selva baja a través de un cultivo (área perturbada).

El periodo de muestreo se dividió en tres épocas contrastantes: 1) época seca, de febrero a mayo inclusive, 2) época de lluvias, de junio a septiembre y 3) época de invierno, de octubre a enero, para cubrir en total un ciclo anual.

Diversidad

El concepto de diversidad de especies, ha sido ampliamente utilizado por muchos ecólogos con el fin de describir comunidades. Un gran número de índices han sido propuestos para la riqueza específica y la equitatividad. Los índices que intentan combinar ambos conceptos en un solo valor se denominan índices de diversidad (para una revisión ver Ludwig y Reynolds, 1988).

Ludwig y Reynolds (1988) consideran que los números de diversidad de Hill, son probablemente los más fáciles de interpretar ecológicamente. Estos números son los siguientes:

$$\text{Número 0: } N_0 = S$$

Donde S es el número total de especies.

$$\text{Número 1: } N_1 = e^{H'}$$

Donde e es la base del logaritmo y H' es el índice de Shannon.

$$\text{Número 2: } N_2 = 1/\lambda$$

Donde λ es el índice de Simpson.

Estos índices de diversidad, cuyas unidades son número de especies, miden lo que Hill llama "el número efectivo de especies" presentes en una muestra. Este número es una medida del grado en el cual las abundancias proporcionales

están distribuidas entre las especies, entonces, N_0 es el número de todas las especies en la muestra (sin importar sus abundancias), N_1 es el número de las especies abundantes y N_2 mide el número de especies muy abundantes en la muestra. N_1 siempre será intermedio entre N_0 y N_2 .

En otras palabras, el número efectivo de especies, es una medida del número de especies en la muestra, donde cada especie es ponderada por su abundancia y al incrementarse su número, se le da menos peso a las especies raras y se obtienen valores más bajos para N_1 y N_2 (Ludwig y Reynolds, 1988).

Utilizando el programa SPDIVERS.BAS (Ludwig y Reynolds, 1988), se calcularon los números de Hill por mes en cada transecto y se realizó un análisis entre épocas y entre transectos mediante un ANOVA no paramétrico de dos vías de Friedman, ya que la distribución de los valores de los índices de diversidad no es normal.

Trabajo con redes (captura)

Finalmente, para complementar la información obtenida a partir de los ejemplares de museo, se capturaron aves utilizando redes ornitológicas de nylon, colocando mensualmente por lo menos 10 en las diferentes veredas de la Estación, registrándose la siguiente información: localidad y tipo de vegetación, especie, fecha, sexo, peso, longitud total, extensión alar, cuerda alar, longitud del tarso, cúlmen expuesto, longitud de la cola, coloración (iris, pico, tarso y garganta), muda (cantidad y posición), nombre del colector y número de colecta. Los ejemplares fueron depositados en la colección de aves de la Estación Chamela y la COIBUNAM.

La Interacción

Se realizaron observaciones directas de forrajeo en al menos un individuo de cada especie de planta detectada, empleando un promedio de 6 horas al día, durante los periodos de mayor actividad, (entre las 07:00 y las 12:00 y las 16:00 o las 19:00 horas, aunque en ocasiones se realizaron observaciones continuas.

Una vez localizada una planta con frutos se buscaba un punto cercano desde donde el observador tuviera toda la planta ó la mayor parte de ésta dentro del campo visual. La información registrada, fue vertida en formas especiales, anotándose los siguientes datos:

Especie de ave, utilizando las guías de campo de Peterson y Chalif (1973), Robbins et al. (1983) y National Geographic (1983), el número de individuos, para evaluar el comportamiento de forrajeo (es decir, grupos mixtos o

monoespecíficos, solitarios o en parejas), la hora de llegada y de partida de cada individuo observado, el sexo, el número de intentos para tomar cada fruto y el número de frutos consumidos. Además, se registró al ganador y perdedor en las interacciones agonísticas (interespecíficas o intraespecíficas), la altura de forrajeo sobre el suelo y la técnica de forrajeo de la siguiente forma: a) perchando (parado sobre una rama), b) colgando (se acerca volando y desprende jalando con el peso del cuerpo, y c) revoloteando (toma y desprende batiendo las alas).

Para cada evento, se hizo una breve descripción de la forma de consumo, se anotó la posición en la planta (abajo, en medio o arriba) y si estaba en la periferia o en el interior del follaje. Finalmente, se registró el número de regurgitaciones.

También se registró el nombre del transecto y la ubicación de la planta (por ejemplo Tejon 250 lado derecho), la fecha y el nombre del observador, la especie de la planta, su forma biológica, la altura total y diámetro aproximado de la copa, el tiempo total de observación y las condiciones meteorológicas.

El número de días dedicados a la observación de las diferentes especies de plantas, dependió del número de especies que estaban fructificando en el mismo periodo, pero se procuró utilizar al menos un día para cada especie. Si una especie o incluso un mismo individuo era detectado en diferentes periodos (meses), era igualmente observado.

La mayor parte de la interpretación de los resultados de las interacciones, se realizó mediante el análisis de matrices de comunidad, ya que conceptualmente, el uso de este tipo de matrices facilita la abstracción y la cuantificación de las interacciones entre los miembros de una comunidad (Pianka, 1982).

Conectancia y Coevolución

Los beneficios de las interacciones mutualistas entre plantas y animales han sido factores principales en la evolución de las angiospermas (Jordano, 1987; Mulcahy, 1979).

Conocer cómo las plantas y los animales interactúan es fundamental para entender la coevolución como cambios evolutivos recíprocos. Sin embargo, estos cambios ocurren básicamente como un proceso difuso que involucra grupos de especies. De hecho, la coevolución pareada es un fenómeno raro en las interacciones planta-animal (Jordano, 1987).

La consideración explícita de los ensamblajes multiespecíficos enfatiza la naturaleza difusa de estas relaciones y podría ayudar a entender como se produce la coevolución difusa (Jordano, 1987).

Se ha sugerido que al comparar sitios diferentes, con con distintos ensambles de especies en sistemas planta-dispersor y planta-polinizador existen patrones generales en la estructura de las interacciones. Entender como la cantidad y la intensidad de las interacciones están distribuidas entre los pares de especies, es esencial para analizar la evolución de los mutualismos en el contexto de comunidad (Jordano, 1987).

¿Cómo se comporta el sistema planta-dispersor en Chamela en comparación con otras comunidades?, ¿qué proporción de las interacciones ocurre en relación al total de interacciones posibles?.

Tomando como base a la teoría de las redes tróficas, Jordano (1987) desarrolló un método que permite hacer comparaciones entre comunidades diferentes. El método consiste en ordenar los datos en una matriz de $(m \times n)$ valores de dependencia, entre $m = 1, 2, \dots, i$ especies de plantas y $n = 1, 2, \dots, j$ especies de aves. De tal manera que $S = m + n$, es el número total de especies en el sistema. Los elementos a_{ij} pueden tomar valores $a_{ij} = 1$ cuando la especie i interactúa con la especie j y $a_{ij} = 0$ cuando no hay interacción. Con esta información, podemos examinar que proporción de todas las posibles interacciones $(m \times n)$ realmente ocurre, este valor, se define como conectancia (C) del sistema mutualista.

En base a lo anterior, se calculó el valor porcentual de conectancia (%C) y el número de interacciones pareadas reales que ocurren en Chamela con el fin de compararlos con los valores reportados para otras localidades del mundo, para evaluar en este contexto el grado de especialización del sistema planta-dispersor en un hábitat como Chamela.

RESULTADOS

Las Plantas

Análisis florístico

El número total de especies de plantas consumidas por aves frugívoras fue 47, agrupadas en 41 géneros y 30 familias (Cuadro 1). Estos números corresponden a los porcentajes indicados en la figura 4 de acuerdo al número total de familias, géneros y especies de Chamela reportados por Lott (1985).

Las familias de plantas con más especies, consumidas por aves frugívoras encontradas en este estudio son Cactaceae (5), Burseraceae (4) y Cucurbitaceae, Moraceae y Rubiaceae, cada una con tres especies.

Se encontró que la forma biológica más común (sensu. Bullock, 1985), fueron los árboles con 23 spp, lo cual representa el 17.16% del total de árboles, en segundo lugar, los bejucos (lianas) con 8 spp, o sea el 5.29% del total de bejucos, le siguen arbustos con 6 spp equivalente al 4.58% y solamente una herbácea 0.79% del total (Figura 5).

Fructificación y estacionalidad

A lo largo de todo el muestreo se encontraron frutos de plantas utilizadas por aves en todos los meses, siendo febrero el mes con menos especies, observándose solamente dos, *Bursera instabilis* y *Forchhammeria pallida*, posiblemente *Bursera excelsa* estaba también fructificando pero no fue detectada (Cuadro 2).

En el periodo noviembre-abril, el número promedio de especies con fruto consumidas por aves fue de 5, mientras que de mayo a noviembre aumentó a 12.5 especies por mes. Durante este último periodo, se registró un claro pico de fructificación, incrementándose el número de especies de nueve en mayo, a un máximo de 16 en julio y decreciendo hacia octubre con 11 especies (Fig. 6).

Este patrón unimodal se ajusta bien a la curva de precipitación promedio anual ($r^2= 0.4$), indicando que la estacionalidad de los periodos de fructificación de la mayoría de las especies de plantas consumidas por aves esta relacionada o al menos covaría con la precipitación.

NUMERO DE ESPECIES DE PLANTAS POR FAMILIA

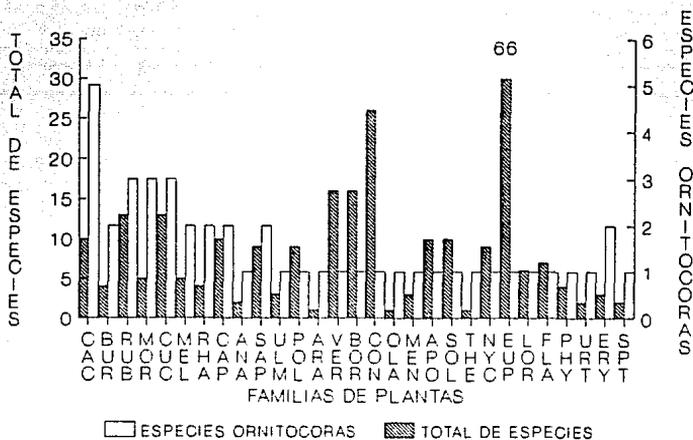


Figura 4.- Número de especies de plantas por familia, utilizadas por las aves frugívoras, en relación al total de especies en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco.

Familias de plantas: CAC= Cactaceae, RUB= Rubiaceae, BUR= Burseraceae, MOR= Moraceae, CUC= Cucurbitaceae, MEL= Meliaceae, RHA= Rhamnaceae, CAP= Capparidaceae, ANA= Anacardiaceae, SAP= Sapindaceae, ULM= Ulmaceae, POL= Polygonaceae, ARA= Araliceae, VER= verbenaceae, BOR= Boraginaceae, CON= Connaraceae, OLA= Olacaceae, MEN= Menispermaceae, APO= Apocynaceae, SOL= Solanaceae, THE= Theophrastaceae, NYC= Nyctaginaceae, EUP= Euphorbiaceae, LOR= Loranthaceae, FLA= Flacourtiaceae, PHY= Phytolaccaceae, URT= Urticaceae, ERY= Erythroxyllaceae, SPT= Sapotaceae.

Cuadro 1.- Lista de las especies de plantas que son consumidas por las aves frugívoras de Chamela.

Acanthocereus occidentalis	Britt & Rose	CACTACEAE
Bursera arborea	(Rose) Riley	BURSERACEAE
Bursera excelsa	(HBK)	BURSERACEAE
Bursera hetherestes	Bullock	BURSERACEAE
Bursera instabilis	(McVaugh & Rzed.)	BURSERACEAE
Casearia tremula	(Griseb.) Wright	FLACOURTIACEAE
Celtis iguanaeus	(Jacq.)	ULMACEAE
Chlorophora tinctoria	(L.) Gaud.	MORACEAE
Cladocolea oliganta	(Standl. & Steyerl) Kuijt	LORANTHACEAE
Coccoloba barbadensis	(Jacq.)	POLYGONACEAE
Comocladia engleriana	Loes.	ANACARDIACEAE
Cordia seleriana	Fern.	BORAGINACEAE
Cupania dentata	D.C.	SAPINDACEAE
Dieterlea fusiformis	Lott.	CUCURBITACEAE
Disciphania sp.		MENISPERMACEAE
Erythroxylum mexicanum	HBK.	ERYTHROXYLACEAE
Ficus cotinifolia	HBK.	MORACEAE
Ficus trigonata		MORACEAE
Forchhammeria pallida	(Liebm.)	CAPPARIDACEAE
Forchhammeria sessilifolia	Standl.	CAPPARIDACEAE
Guapira sp.		NYCTAGINACEAE
Hamelia versicolor	(A.Gray)	RUBIACEAE
Hintonia latiflora	(Sesse & Moc. ex DC) Bullock	RUBIACEAE
Jacaratia mexicana	A. DC.	CARICACEAE
Jacquinia pungens	A.Gray	THEOPHRASTACEAE
Karwinskia latifolia	(Standl.)	RHAMNACEAE
Molothria pendula	L.	CUCURBITACEAE
Momordica charantia	L.	CUCURBITACEAE
Nopalea Karwinskiana	(Slam-Dyck) Schumann	CACTACEAE
Opuntia excelsa	(Sanchez-Mejorada)	CACTACEAE
Pachycereus pecten-aboriginum	Britt & Rose	CACTACEAE
Paullinia sessiflora	Radlk. in Rose	SAPINDACEAE
Randia tetraacantha	(Cav.) DC.	RUBIACEAE
Rauvolfia tetraphylla	L.	APOCINACEAE
Rourea glabra	HBK.	CONNARACEAE
Sapium pedicellatum	Huber	EUPHORBIACEAE
Sciadodendron excelsum	Griseb	ARALIACEAE
Sideroxylon capiri	A. DC.	SAPOTACEAE
Solanum sp.		SOLANACEAE
Spondias purpurea	L.	ANACARDIACEAE
Stegnosperma cubense	A. Rich.	PHYTOLACCACEAE
Trichillia havanensis	Jacq.	MELIACEAE
Trichillia trifolia	(L.)	MELIACEAE
Urera sp.		URTICACEAE
Vitex mollis	HBK.	VERBENACEAE
Ximения sp.		OLACACEAE
Ziziphus amole	(Sesse & Moc.) M.C. Johnst.	RHAMNACEAE

FORMA BIOLÓGICA DE LAS PLANTAS ESTUDIADAS

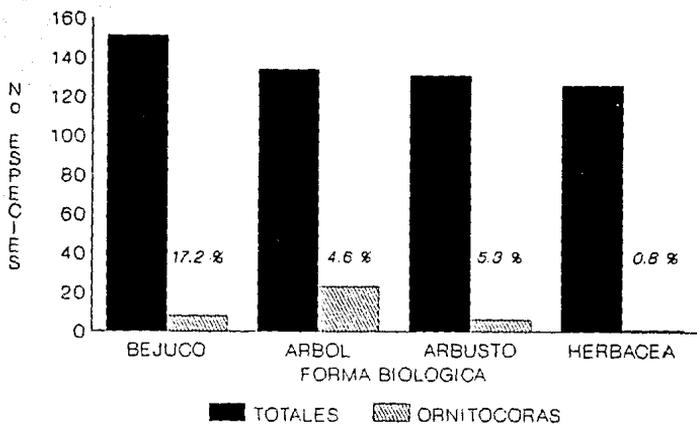


Figura 5.- Forma biológica de las plantas estudiadas y su proporción porcentual en relación al total representado en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco (Sensu Bullock, 1985).

Cuadro 2.- Fructificación de las especies de plantas dispersadas por aves a lo largo del año detectadas en Chamela, Jalisco.

ESPECIES / MESES	NOV	DIC	ENE	FEB	MA	ABR	MAY	JUN	JUL	AG	SEP	OCT	NOV	TOTAL
Bursera instabilis	X	X	X	X	X			X	X	X?	X			9
Bursera excelsa	X	X	X	X?	X			X	X	X?	X			9
Celtis iguanaeus	X									X	X	X	X	5
Trichillia trifolia	X	X?	X											3
Karwinskia latifolia	X													1
Hamelia versicolor	X											X	X	3
Opuntia excelsa		X												1
Ficus cotinifolia		X	X			X			X		X	X	X	7
Coccoloba barbadensis			X							X	X	X	X	5
Forchhammeria pallida				X	X	X	X	X	X					6
Pachycereus pecten-a					X									1
Jacaratia mexicana					X	X?	X							3
Bursera arborea					X			X	X					3
Spondias purpurea					X	X	X	X						4
Vitex mollis							X	X	X					3
Cordia seleriana							X	X						2
Paulinia sessiflora							X							1
Rourea glabra							X	X						2
Ficus trigonata							X	X?	X					3
Sciadodendron excelsum							X	X	X	X				4
Forchhammeria sessilifolia								X						1
Nopalea karwinskiana								X	X					2
Cupania dentata								X						1
Ziziphus amole								X						1
Disciphania sp								X						1
Rauvolfia tetraphylla									X	X	X	X?	X	5
Solanum sp.									X					1
Chlorophora tinctoria									X	X	X	X		4
Ximenia sp.									X					1
Disciphania sp.									X					1
Guapira sp.									X	X?	X			3
Sapium pedicellatum									X	X?	X	X		4
Cladocolea oliganta										X				1
Casearia tremula										X	X	X		3
Stegnosperma cubense										X	X	X?	X	4
Urera sp.											X			1
Casearia corimbosa											X			1
Acanthocereus occidentalis											X			1
Erythroxylum mexicanum											X			1
Randia tetracantha												X	X	2
Momordica charantia											X	X		2
Capsicum sp.													X	1
Hintonia latiflora													X	1
TOTAL DE ESPECIES/MES	6	5	5	3	7	4	9	15	16	12	15	11	10	118

**PATRÓN DE FRUCTIFICACION DE LAS PLANTAS
DISPERSADAS POR AVES EN CHAMELA**

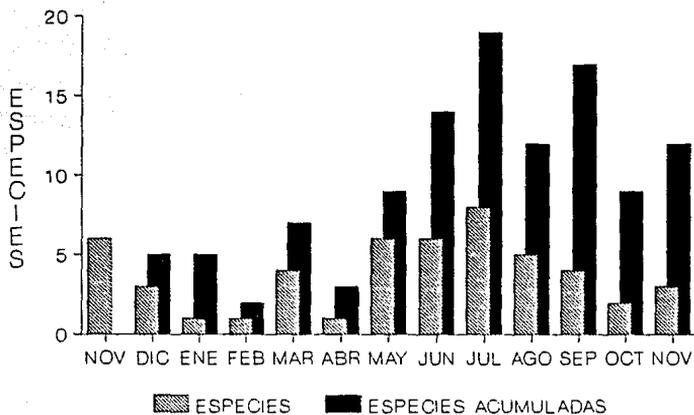


Figura 6.- Patrón de fructificación de las plantas utilizadas por aves frugívoras y la acumulación de especies por mes en Chamela, Jalisco.

Sin embargo, la curva del número de especies de plantas con frutos, se ve ligeramente desplazada hacia la izquierda con respecto a la curva de precipitación para el año de estudio en la Estación, indicando que algunas especies fructifican poco antes o durante la primera parte de la época de lluvias y otras tantas durante el resto de la temporada (Figura 7).

Caracterización del recurso

En el Cuadro 3 están resumidas las características generales de 39 especies de plantas utilizadas por aves frugívoras.

En cuanto a la forma del fruto, 10 spp (25.6%) presentan frutos de forma ovoide, 19 spp (48.72%) tienen forma esférica el 25% restante (10 especies) presentan formas diversas (Cuadro 3).

En lo que respecta al color de los frutos, el rojo (31%) y el naranja (30%), son los más comunes, seguidos por el verde y el morado (Cuadro 3). De las 39 especies, sólo seis presentaron olor, y es importante señalar que tres de ellas pertenecen a la familia Burseraceae (papelillos) y las tres restantes pertenecen a la familia Moraceae (higueras y matapalos); estas últimas son ampliamente utilizadas por mamíferos (por ejemplo murciélagos) como recurso alimenticio y esta característica parece ser muy importante como parte de su síndrome de dispersión (Van der Pijl, 1982).

Todas las especies presentaron frutos carnosos, la mayoría (33 especies) carnosos-jugosos (vgr. *Hamelia versicolor*), habiendo entre ellas algunas con semillas ariladas (13%) (vgr. *Trichillia trifolia*), y las restantes presentaron frutos carnosos secos, como *Forchhammeria pallida* (Cuadro 3).

En el Cuadro 4, se presenta un resumen de las características que tipifican el síndrome de ornitocoria propuesto por Van der pijl (1982) y el porcentaje de las especies muestreadas que cumplen con los diferentes atributos.

FRUCTIFICACION Y PRECIPITACION

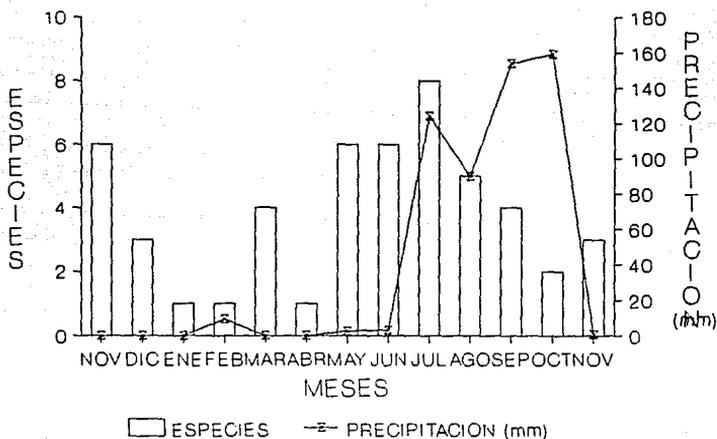


Figura 7.- Patrón de fructificación de las plantas utilizadas por aves frugívoras en relación a la curva de precipitación para el año de estudio en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco.

Cuadro 3.- Características generales de los frutos consumidos por aves frugívoras en Chamela.

ESPECIES	FB	FF	COLOR	OLO	TEXT	NFT	A.E.
Bursera instabilis	A	O	V-O	SI	C-R	>10	4
Bursera excelsa	A	O	V-R-C	SI	C-R	<5	3
Celtis iguaneus	A	E	V-N	NO	C-J	<2	3
Trichilia trifolia	A	E-D	V(N)	NO	C-J	<1	3
Karwinskia latifolia	a	E-D	V(N)	NO	C-J	2	2
Hamelia versicolor	a	O	V-R-P	NO	C-J	1-5	3
Opuntia excelsa	A	P	V-R	NO	C-J-G	<1	3
Ficus cotinifolia	A	E	V	SI	C-S	>10	4
Coccoloba barbadensis	A	O	V-R	NO	C-J	>10	3
Forchhammeria pallida	A	E	V	NO	C-S	1-5	3
Pachycereus p-aboriginum	A	E-O	V-R	NO	C-J	.5-1	3
Jacaratia mexicana	A	C	V-R-N	NO	C-J	1-10*	3
Bursera arborea	A	O	V-O	SI	C-R	>10	2
Cornocladia engleriana	A	O	V-P	NO	C-J	1-5	3
Spondias purpurea	A	O	V-R	NO	C-J	5-10	3
Vitex mollis	A	E	V-M	NO	C-J	1-5	3
Cordia selegiana	a	E	V-N	NO	C-J	10-50*	2
Paulinia sessiflora	B	T	V-R(N)n	NO	C-J	<100*	2
Rourea glabra	B	F	V-N(N)c	NO	C-J	<100*	2
Ficus trigonata	A	E	V	SI	C-J	>10	2
Sciadodendron excelsum	A	E	V-M	NO	C-J	1-10	3
Forchhammeria sessilifolia	a	E	V	NO	C-S	1-10*	3
Nopalea karwinskiana	A	U	V-R	NO	C-J	<100*	3
Cupania dentata	B	c	V-R(N)	NO	C-S	>1	3
Ziziphus amole	A	E	V-M	NO	C-J	1-5	2
Disciphania sp.	B	O	V-M	NO	C-J	>100*	1
Chlorophora tinctoria	A	E	V-r	SI	C-J	>10	2
Rauvolfia tetraphylla	A	E	V-R-N	NO	C-J	.5-1	3
Ximения sp.	a	E	V-R	NO	C-J	<100*	1
Guapira sp.	A	F	V-v	NO	C-J	>5	2
Sapium pedicellatum	A	E	V(R)	NO	C-J	1-10	3
Trichilia havanensis	A	E	V(n)	NO	C-J	.5-1	2
Casearia tremula	A	c	V(N)	NO	C-J	>5	2
Stegnosperma cubense	B	E-D	V(r)	NO	C-S	>10	2
Solanum sp.	H	E	V	NO	C-J	10-20	2
Molothria pendula	B	O	V-M	NO	C-J	5-20*	3
Momordica charantia	B	F	V-N(R)n	NO	C-J	1-5*	3
Dieterlea fusiformis	B	F	V-N-R	NO	C-J	1-10*	1

FB= Forma biológica: A=arbol, a=arbusto, B=bejuco, H=herbacea

FF= Forma del fruto: O= ovoide, E= esférico, D= dehiscente, P= piriforme, C= conico,

T= triangular, F0 fusiforme, U= umbilicado, c= capsula.

Color: V= verde, O= ocre, R= rojo, C= café, N= naranja, P= p rpura,

M= morado, B= blanco, n= negro, r= rosa, v= violeta.

(Las letras entre parentesis indican el color del arilo.).

TEXT= Textura: C= carnosos, J= jugoso, R= resinoso, G= glabro, S= seco.

NFT= Numero de frutos totales x 1000 (excepto en *).

A E= Abundancia especifica: 1= escaso, 2= raro, 3= comun, 4= abundante.

Cuadro 4.- Porcentaje de las especies de plantas utilizadas por las aves frugívoras de Chamela observadas en este estudio que cumplen con las características del síndrome de ornitocoria (Van der Pijl, 1982).

SINDROME (CARACTERISTICAS)	% DE ESPECIES/CHAMELA
Fruto comestible atractivo	75%
Protección contra consumo prematuro	100%
Semilla Protegida contra la digestión	85% *
Colores llamativos al madurar.	75%
Ausencia de olor	84%
Frutos distribuidos homogéneamente	90%
Sin cáscara dura ni cerrada	100%

* Testa dura.

La mayoría de las especies se ajustan bastante bien a las características del síndrome, sin embargo, definir cuales son "frutos atractivos" es una decisión un tanto subjetiva, además de que algunas especies que se incluyen en la muestra más bien muestran el síndrome de quiropterofilia (vgr. *Forchhammeria pallida*).

Morfología de frutos y semillas

Los Cuadros 5 y 6 muestran la información obtenida de frutos y semillas respectivamente, para 19 de las especies estudiadas.

En general los frutos fueron pequeños, el largo promedio fue de 13.8 ± 8.7 mm, con un rango de 5.69 mm (*Trichillia trifolia*) a 38.6 (*Momordica charantia*) y el diámetro promedió 11.9 ± 6.4 mm, con un rango de 3.9 mm (*Erythroxilum mexicanum*) a 27.1 mm (*Ficus trigonata*).

El peso húmedo mostró un promedio de 1.6 ± 2.3 g con un rango de 0.04 g (*E. mexicanum*) a 8.1 g (*Spondias purpurea*) (Cuadro 5).

El largo promedio de las semillas, fue de 9.28 ± 4.96 mm, con un rango que va de menos de un milímetro (ver Cuadro 6) a 22.33 mm (*S. purpurea*). El diámetro promedio dió un valor de 6.41 ± 3.49 mm, con un rango que varía de menos de un milímetro a 15.47 mm (*S. purpurea*). Finalmente, el peso promedio de las semillas fue de 0.3 ± 0.57 g con un rango de 0.007 g (*Sciadodendron excelsum*) a 2.43 (*S. purpurea*).

Cuadro 5.- Medidas morfológicas de los frutos utilizados por aves frugívoras en Chamela.

ESPECIES DE PLANTAS	LARGO* mm	DIAMETRO* mm	PESO HUMED g	N
<i>Karwinskia latifolia</i>	7.6 (0.5)	6.67 (0.5)	0.158	50
<i>Bursera excelsa</i>	8.79 (0.42)	7.55 (0.46)	0.28	50
<i>Bursera instabilis</i>	9.3 (0.4)	6.73 (0.34)	0.2 (0.1)	50
<i>Hamelia versicolor</i>	8.33 (0.8)	7.03 (0.87)	0.13 (0.07)	50
<i>Trichilia trifolia</i>	5.69 (0.3)	6.09 (0.4)	0.12 (0.02)	50
<i>Coccoloba barbadensis</i>	8.38 (0.42)	6.55 (0.28)	0.21 (0.02)	50
<i>Forchhammeria pallida</i>	20.64 (1.52)	14.75 (0.95)	1.69 (0.26)	50
<i>Ficus cotinifolia</i>	8.52 (0.55)	9.37 (0.24)	0.24 (0.02)	50
<i>Spondias purpurea</i>	28.69 (1.61)	22.48 (1.3)	8.14 (1.36)	50
<i>Ficus trigonata</i>	24.44 (2.19)	27.15 (1.8)	6.51 (1.45)	50
<i>Vitex mollis</i>	11.86 (0.87)	12.1 (0.7)	0.93 (0.15)	50
<i>Cordia selseriana</i>	18.05 (1.08)	15.56 (1.28)	2.62 (0.54)	50
<i>Guapira sp.</i>	14.98 (0.59)	11.82 (0.59)	1.21 (0.17)	50
<i>Ximena sp.</i>	14.2 (1.38)	13.6 (0.68)	1.47 (0.26)	50
<i>Sciadodendron excelsum</i>	9.22 (0.69)	11.79 (0.85)	0.73 (0.17)	50
<i>Chlorophora tinctoria</i>	8.27 (1.04)	9.69 (0.92)	0.39 (0.1)	50
<i>Erythroxylum mexicanum</i>	6.93 (0.23)	3.9 (0.32)	0.04 (0.003)	50
<i>Momordica charantia</i>	38.63 (4.71)	23.63 (2.23)	5.47 (0.87)	50
<i>Celtis iguanaeus</i>	11.19 (0.32)	11.31 (0.28)	0.87 (0.11)	50

* La desviación estándar está entre parentesis.

Cuadro 6.- Medidas morfológicas de las semillas de los frutos utilizados por las aves frugívoras de Chamela.

ESPECIES DE PLANTAS	NSF	LARGO* mm	DIAMETRO* mm	PESO HUMED g	DT	N
<i>Karwinskia latifolia</i>	1	6.35 (0.4)	5.07 (0.23)	0.057	1	50
<i>Bursera excelsa</i>	1	5.93 (0.3)	5.18 (0.18)	0.06	1	50
<i>Bursera instabilis</i>	1	7.07 (0.3)	4.67 (0.27)	0.02 (0.008)	1	50
<i>Hamelia versicolor</i>	> 100	1.27 (0.2)	0.08 (0.01)	0.13 (0.07)	2	50
<i>Trichillia trifolia</i>	3	4.68 (0.19)	3.50 (0.31)	0.02 (0.002)	2	50
<i>Coccoloba barbadensis</i>	1	8.04 (0.37)	4.77 (0.16)	0.09 (0.01)	1	50
<i>Forchhammeria pallida</i>	1	12.7 (0.67)	10.33 (0.43)	0.73 (0.08)	2	50
<i>Ficus cotinifolia</i>	> 100	< 1	< 1		1	50
<i>Spondias purpurea</i>	1	22.3 (1.45)	15.47 (1.07)	2.43 (0.44)	1	50
<i>Ficus trigonata</i>	> 1000	< 1	< 1		1	50
<i>Vitex mollis</i>	1	8.45 (0.73)	7.20 (0.31)	0.21 (0.03)	1	50
<i>Cordia seleriana</i>	1	13.5 (0.5)	9.07 (0.6)	0.42 (0.04)	1	50
<i>Guapira</i> sp.	1	12.98 (0.52)	6.38 (0.44)	0.25 (0.04)	1	50
<i>Ximenesia</i> sp.	1	11.38 (0.61)	8.02 (0.12)	0.33 (0.03)	1	50
<i>Sciadodendron excelsum</i>	1-10	< 1	< 1	0.007 (0.0005)	1	50
<i>Chlorophora tinctoria</i>	> 100	< 1	< 1		1	50
<i>Erythroxylum mexicanum</i>	1	6.012 (0.44)	2.7 (0.21)	0.012 (0.004)	1	50
<i>Momordica charantia</i>	10-15	10.58 (1.17)	7.2 (0.86)	0.1 (0.02)	1	50
<i>Celtis iguanaeus</i>	1	7.96 (0.51)	5.83 (0.48)	0.17 (0.03)	1	50

* La desviación estándar está entre paréntesis.

La dureza de la testa se evaluó de manera subjetiva utilizando una escala arbitraria (1= dura y 2= blanda), considerandose = 2 las semillas que podían rasgarse con una ligera presión de la uña. De esta manera, encontramos que las semillas de la mayoría de las especies (84%) poseen testas duras.

El número de semillas por fruto, fue muy variable, encontrándose frutos con solamente una, por ejemplo *Vitex mollis* y otras con más de 1000, por ejemplo *Ficus trigonata* (Cuadro 6).

Las aves

Composición de especies

Se observó que un total de 38 especies o sea el 25% de las aves registradas solamente en selva baja y mediana (o el 14% de las especies de la región) agrupadas en 11 Familias y seis Ordenes, utilizan a los frutos como alimento principal o bien como parte de una dieta más amplia (Cuadro 7).

Las Familias con más especies de aves frugívoras fueron Tyrannidae y Emberizidae con 12 (31.5%) y 11 (29%) respectivamente, les siguen Muscicapidae, y Vireonidae cada una con tres (8%). El resto de las Familias está representado por una o dos especies (Fig. 8). De estas especies, 31 son Passeriformes y sólo siete son No Passeriformes.

Diversidad

Los valores calculados de los números de Hill a partir de los datos de los censos para cada mes en los tres transectos, se muestran en el Cuadro 8. La información analizada corresponde al período octubre de 1985 a septiembre de 1986.

Los tres índices de diversidad de Hill se analizaron mediante un ANOVA, para saber si existen diferencias significativas en la diversidad entre estaciones y entre transectos. Los resultados de éste análisis se presentan en el Cuadro 9.

Cuadro 7.- Listado de las especies y familias de aves frugívoras registradas en Chamela, su estatus y dieta principal. (En orden filogenético, A.O.U., 1983)

FAMILIA	ESPECIE	ABRV	ESTATUS	DIETA	
CRACIDAE	<i>Ortalis poliocephala</i>	Op	R	F,I,r	
COLUMBIDAE	<i>Columba flavirostris</i>	Cf	R	S,F	
	<i>Leptotila verreauxi</i>	Lv	R	S,I	
PSITTACIDAE	<i>Aratinga canicularis</i>	Ac	R	F,S	
	<i>Amazona finschi</i>	Af	R	F,S	
TROGONIDAE	<i>Trogon citreolus</i>	Tc	R	F,I	
PICIDAE	<i>Melanerpes chrysogenys</i>	Mc	R	I,F	
TYRANNIDAE	<i>Empidonax</i> sp.	Esp	VI	I,F	
	<i>Attila spadiceus</i>	As	R	I,F	
	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Mt	R	I,F	
	<i>Myiarchus cinerascens</i>	Mci	VI	I,F	
	<i>Myiarchus nuttingi</i>	Mn	R	I,F	
	<i>Myiarchus tyrannulus</i>	Mty	R	I,F	
	<i>Pitangus sulphuratus</i>	Ps	R	I,F,V	
	<i>Myiozetetes similis</i>	Ms	R	I,F	
	<i>Myiodynastes luteiventris</i>	Ml	R	I,F	
	<i>Tyrannus melancholicus</i>	Tm	R	I,F	
	<i>Pachyrhamphus aglaiae</i>	Pa	R	I,F	
	<i>Tytira semifasciata</i>	Ts	MA	F,I	
	CORVIDAE	<i>Cyanocorax sanblasianus</i>	Cs	R	I,F,V
	MUSCIPIDAE	<i>Catharus ustulatus</i>	Cu	VI	I,F
		<i>Turdus assimilis</i>	Ta	MA	F,I
<i>Turdus rufopalliatus</i>		Tr	MA	F,I	
MIMIDAE	<i>Melanotis caerulescens</i>	Mca	R	F,I	
VIREONIDAE	<i>Vireo solitarius</i>	Vs	T	I,F	
	<i>Vireo gilvus</i>	Vg	VI	I,F	
	<i>Vireo olivaceus</i>	Vo	M	I,F	
EMBERIZIDAE	<i>Parula pitayumi</i>	Pp	R	I,F	
	<i>Icteria virens</i>	Iv	VI	I,F	
	<i>Euphonia affinis</i>	Ea	R	F,I	
	<i>Habia rubica</i>	Hr	R	F,I	
	<i>Saltator coerulescens</i>	Sc	R	F,S,I	
	<i>Pheucticus chrysopleus</i>	Pc	R	S,F,I	
	<i>Cyanocompsa parellina</i>	Cp	R	S,F,I	
	<i>Icterus spurius</i>	Is	VI	I,F,N	
	<i>Icterus cucullatus</i>	Ic	R	I,F,N	
	<i>Icterus pustulatus</i>	Ip	R	I,F,N	
	<i>Cacicus melanicterus</i>	Cm	R	I,F,N	

NUMERO DE ESPECIES FRUGIVORAS POR FAMILIA DE AVES

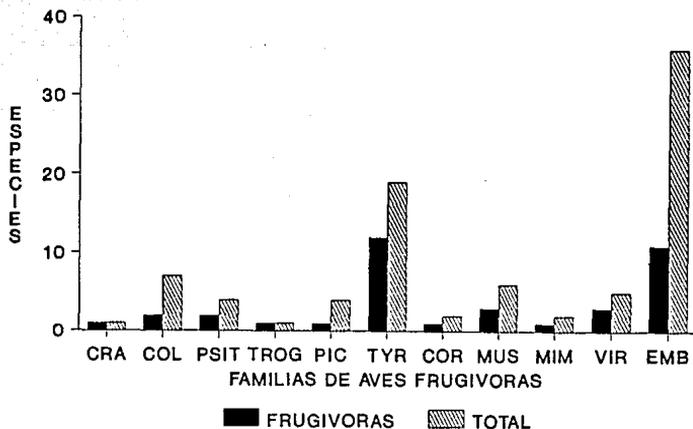


Figura 8.- Representación del número de especies de aves frugívoras en relación al total de especies representadas en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco.

Familias de Aves: CRA= Cracidae, COL= Columbidae, PSIT= Psittacidae, TROG= Trogonidae, PIC= Picidae, TYR= Tyrannidae, COR= Corvidae, MUS= Muscicapidae, MIM= Mimidae, VIR= Vireonidae, EMB= Emberizidae.

Cuadro 8.- Numeros de diversidad de Hill de las aves frugivoras de Chamela para cada mes en los tres transectos.

No de Hill		Eje Central										
meses	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP
N0	13.0	6.0	14.0	14.0	15.0	13.0	12.0	12.0	12.0	14.0	16.0	12.0
N1	11.1	5.3	10.2	12.4	12.1	10.6	9.2	8.2	7.9	8.5	14.4	9.9
N2	10.4	5.1	7.6	11.5	10.4	9.0	8.5	6.9	7.0	7.4	14.0	9.6
		El Tejon										
N0	12.0	10.0	11.0	8.0	12.0	9.0	13.0	10.0	13.0	16.0	15.0	13.0
N1	10.2	6.7	7.1	6.4	7.8	7.1	10.5	6.4	8.1	13.8	12.5	11.3
N2	9.4	5.1	5.0	5.3	7.0	5.9	9.9	5.3	6.2	13.4	11.0	11.0
		La Virgencita										
N0	14.0	11.0	15.0	12.0	13.0	14.0	14.0	13.0	12.0	15.0	11.0	13.0
N1	10.9	10.1	13.5	9.7	10.3	11.7	9.9	11.3	9.8	11.3	8.3	9.8
N2	9.2	10.4	12.7	8.4	9.8	11.0	9.2	11.5	9.7	10.7	7.7	9.2

Cuadro 9.- Resultados del ANOVA para los índices de diversidad de Hill de las aves frugívoras entre estaciones y entre transectos.

Entre estaciones				
Estación	N*	Índice	Estadístico	P
Invierno	12	N0	2.178	0.3366 ns.
Secas	12	N1	0.5	0.7788 ns.
Lluvias	12	N2	3.5	0.1738 ns.
Entre transectos				
Transecto				
El Tejón	12	N0	3.435	0.1795 ns.
Eje Central	12	N1	1.5	0.4724 ns.
La Virgencita	12	N2	1.167	0.5580 ns.

*Tamaño de muestra.

No se encontraron diferencias significativas para N0 en ningún caso, sin embargo, al retomar los datos del Cuadro 8, se observan algunas variaciones interesantes: para el Eje Central el número total de especies (N0), tuvo una variación de 6 en noviembre de 1985 a 16 en agosto de 1986, lo que indica que la riqueza de especies de aves frugívoras puede cambiar notablemente en un mismo transecto (hábitat) entre dos estaciones, sin embargo N0 se mantuvo relativamente constante durante todo el año (Cuadro 8). En el Tejón el rango varió de 8 a 16 especies y en la Virgencita que fue el transecto mas consistente, la variación fue de 11 a 15 especies en todo el año.

El índice N1 que mide el número efectivo de especies abundantes (ver método), tampoco mostró diferencias significativas ni entre estaciones ni entre transectos. Finalmente para N2 que mide el número de especies muy abundantes en la muestra, se obtuvieron los mismos resultados.

Estatus

El estatus de una especie, se refiere a su calidad de habitante en una zona determinada. En el caso de las aves frugívoras este aspecto es muy importante, ya que el papel que desempeñan las especies residentes, puede ser diferente, por ejemplo al de las visitantes de invierno cuyo impacto se concentra solamente en una época del año. Por otro lado se

ha visto que las especies visitantes tienen gran capacidad para modificar su dieta, además de que algunas de ellas son los principales agentes dispersores de semillas de algunas plantas en diferentes sitios (por ejemplo Jordano 1979).

De las 38 especies de aves frugívoras detectadas en Chamela, 27 (71%) son residentes, es decir, que se reproducen en el área y permanecen en ella durante todo el año; 6 (16%) son visitantes de invierno, que son especies que pasan el invierno en Chamela y se reproducen en otras latitudes; 3 (8%) son migratorios altitudinales, es decir que realizan migraciones cortas, desplazándose altitudinalmente por lo que solo permanecen una parte del año en Chamela; una es transitoria (2.7%) y son especies que están en Chamela por periodos cortos, ya que provienen de o van hacia latitudes templadas y sus zonas invernales se encuentran al sur de Chamela o de México. Finalmente, una es migratoria (2.71%) es decir, aquellas especies que se reproducen en Chamela y migran hacia otras latitudes (ver Arizmendi et al. 1990).

Abundancia

Los valores de abundancia relativa para todas las especies frugívoras detectadas por mes en cada transecto en número de individuos por 20 hectáreas, se muestran en los Cuadros 10, 11 y 12, para los transectos El Tejón, Eje Central y La Virgencita, respectivamente.

La gran mayoría de las especies frugívoras presentaron densidades relativas bajas del orden de 0.01 hasta 4 individuos por hectárea. Por otro lado resulta evidente que la variación entre los meses es muy grande presentándose valores de abundancia relativa desde cero hasta densidades mayores a 80 individuos por 20 hectáreas (4 ind/ha).

Algunas especies como *Ortalis poliocephala*, *Trogon citreolus*, *Leptotila verreauxi* y *Melanerpes chrysogenys* aparecen de manera consistente en casi todos los meses en los tres transectos con valores de Abundancia extremadamente variables, lo que indica que estas especies residentes pueden permanecer en cualquiera de los tres habitats muestreados a lo largo del año, a pesar de las variaciones en la disponibilidad de recursos entre sitios y entre estaciones. No obstante la interpretación de estos resultados es limitada ya que el tamaño de muestra es pequeño y la disponibilidad de recursos entre transectos no fue evaluada.

Por otro lado varias especies (vgr. *Cyanocorax sanblasianus*, *Myiarchus tyrannulus*) aparecen intermitentemente en los tres transectos a lo largo del año con abundancias muy variables indicando una alta capacidad de desplazamiento a nivel local, presumiblemente en busca de recursos.

Cuadro 10.- Abundancias relativas de las aves frugívoras detectadas en el transecto

El Tejon (selva baja) a lo largo del año 1985-1986 (No de individuos por 20 ha).

ESPECIES	MESES													
	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV	
<i>Otalis poliocephala</i>		4.28												
<i>Lepidocolia verticillata</i>			12.9	12.9	25.8	12.9	12.9	0.3	8.7	26.8	3.77	10.2	28.6	12.2
<i>Aratinga canaliculata</i>		17.2	25.8	0.68					8.28	13.6	16.6	3.06	13.3	
<i>Trogon chrysolaus</i>	6.4	17.2	12.9	12.9	12.9	12.9	1.36	6.4	12.8	13.3	1.49	26.6	28.6	
<i>Melanerpes chrysogenys</i>	1.4	7.7	25.8	0.6	28.8	6.4								
<i>Empidonax sp.</i>		10		25.8	6.4									
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	12.9	2.7	25.8	5.4	64.5	10	2.8	51.6	6.8	17.2		8.52		
<i>Myiarchus cinerascens</i>	12.9		12.9		12.9	12.9	25.8	12.9	12.9					
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	12.9	4.67		6.2			3.2							
<i>Pirandus subpuratus</i>														
<i>Myiodynastes luteiventris</i>	12.9							12.9		13.3	13.3			
<i>Tyrannus molinichthys</i>														
<i>Pachyramphus aglaiae</i>	12.9													
<i>Tyrta semisclata</i>		17.2												
<i>Cyanocorax sabbastianus</i>			5.8	0.8	12.9	12.9								53.3
<i>Cathartes ustulatus</i>						12.9				13.3	13.3	26.6		
<i>Turdus assimilis</i>														
<i>Turdus rufopollatus</i>														13.3
<i>Melanotis caerulescens</i>														
<i>Vireo gilvus</i>														
<i>Vireo olivaceus</i>	8.6							11.2	11.5	10.2	24.8			
<i>Parula pilaynii</i>	51.6		64.5	12.9		1.7		8	10.8	26.6	13.3	13.3	28.6	
<i>Icteria virens</i>														
<i>Euphonia affinis</i>														
<i>Salicor coeruleus</i>						6.4	12.9	0.3	12.8	13.3				
<i>Pheucticus chrysops</i>								12.9	10					
<i>Cyanocorax paitilla</i>		12.9			25.8		3.6	17	8.8	10	16.9	40	20	
<i>Icterus cucullatus</i>														
<i>Icterus spurius</i>														
<i>Icterus parisorum</i>														
<i>Cacicus melaniscens</i>	1.36	25.8			10	6.4	4.5	6.4	6.4	5	13.6			
<i>Icterus parisorum</i>		77.4				25.8		14.2	2.8	5	26.6			
TOTAL DE ESPECIES/MESES	10	11	8	10	9	11	8	11	13	13	11	10	8	

Cuadro 11.- Abundancias relativas de las aves frugívoras detectadas en el transecto Eje Central (selva mediana) a lo largo del año 1995-1996 (No de individuos por 20 ha).

ESPECIES	MESSES												
	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
<i>Oriolus poliocephala</i>	25.8	82.2	12.9	25.8	12.8	1.4	1.02	0.2	1.03	6.8	0.4	5	80
<i>Leptoloba verticillata</i>	12.9	12.9	12.9	12.9	6.4	9.12	12.9	0.2	12.9	10.4	17.2	3.6	60
<i>Aratinga canicularis</i>						25.8							
<i>Trogon citreolus</i>		20.8	17.2	51.6	8.4	6.4	25.8	0.21	2.5	8.9	6.6	7.5	20.8
<i>Melanerpes chrysogenys</i>	2.8	5.7	12.9	3.2	7.5	1.3			0.61	8.2	13.3	28.6	40
<i>Empidonax sp.</i>		12.9	12.9	12.9						13.3			40
<i>Myiarchus tuberculifer</i>		10.2	12.9	51.6	38.7	12.9	12.9		19.2	13.7		28.6	6.6
<i>Myiarchus cinerascens</i>													
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	12.9	6.9		38.7									
<i>Piranga sulphurata</i>													
<i>Myiodynastes luteiventris</i>										28.6		13.3	
<i>Tyrannus melancholicus</i>			6.4		4.8	6.4						13.3	
<i>Pachyrhynchus eglaris</i>		12.9	12.9			12.9							13.3
<i>Yuhina semisclata</i>			23.8					8.5	0.5	3.6			13.3
<i>Cyanocorax samblesianus</i>			12.9		12.9								28.6
<i>Callipepla squamata</i>													
<i>Turdus assimilis</i>													
<i>Turdus rufopellatus</i>				12.9									6.6
<i>Melanotis caerulescens</i>				12.9									13.3
<i>Vireo gilvus</i>		38.7	23.8	25.8	12.9								
<i>Vireo olivaceus</i>	13.6			25.8	12.9								
<i>Parula pillifera</i>				12.9	12.9	16.4		5.8	8.3	24.5	16.7	17.2	20.4
<i>Acridia virens</i>								3.9	6.4	20.8	12		
<i>Euphonia affinis</i>								1.4	12.9				
<i>Sialia cornuta</i>			12.9			10		2.8	3.2	13.3	28.6		6.6
<i>Phaenictus chrysops</i>							12.9	25.8	5.7	5.2	13.3	13.3	
<i>Cyanocitta psittilla</i>		12.9	38.7	25.8	10	1.3		38.7	7.8	8.2	4		13.3
<i>Centurus squatus</i>	12.9												
<i>Centurus cucullatus</i>		13.6	12.9	12.9	9.6	17.2	4	10	12.9	8.6	28.6	6.6	13.3
<i>Centurus pusillus</i>													
<i>Cathartes melanicterus</i>	12.9	38.7	12.9	25.8	12.9	6.6	11	17.1	1.3	10.2	13.3	13.3	13.3
TOTAL DE ESPECIES/MESS	6	13	13	13	12	12	11	10	13	15	12	12	13

Cuadro 12.- Abundancias relativas de las aves fugitivas detectadas en el transecto La Virgenita (borde de selva) a lo largo del año 1985-1986 (No de individuos por 20 ha).

ESPECIES	MESES												
	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
<i>Oriasis poliocephala</i>	12.9	19.7	25.8	6.4		0.34	1	12.1	1.2	0.4	1		4
<i>Leptotila veloxus</i>	12.9	12.9	12.9		6.4	12.9	12.9		12.9	26.6	8		5.5
<i>Aralinga canicularis</i>		38.4	25.8										
<i>Trogon citreolus</i>		38.4		12.9	10.4	0.96	12.9	0.2	17	6	28.6		6.6
<i>Melanerpes chrysogenys</i>	6.4		4.8	0.7	11.7	1.8	2.2	6.4	25.8	1.4	7.8		13.3
<i>Empidonax sp.</i>		12.9	38.7		12.9		12.9						
<i>Myiarchus tuberculifer</i>		12.9	12.9	12.9	12.9	6.4	12.9	12.9	12.9	13.3			
<i>Myiarchus cinerascens</i>	3.1												
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	12.9		12.9						12.9				10.2
<i>Ptilangus sulphureus</i>	6.4	25.8											
<i>Myiodynastes luteiventris</i>				12.9	25.8	12.9					13.3		4
<i>Tyrannus melancholicus</i>	7.5	12.9			12.9								13.3
<i>Pachyramphus aglaiae</i>		12.9			12.9								
<i>Tyrta semilasciata</i>													
<i>Cyanocorax sorhallastinus</i>					0.4			12.9					28.6
<i>Cathartes ustulatus</i>	12.9												13.3
<i>Turdus assimilis</i>													13.3
<i>Turdus rufopollatus</i>		12.9		9.6									28.6
<i>Melanotis caerulescens</i>						6.4							
<i>Vireo gilvus</i>			12.9	12.9				7.5	18.3	15.8	10.2	20	20.4
<i>Parula pilaynini</i>	12.9	12.9			12.9	3.2	6	3.1	12.9		13.3		6.6
<i>Icteria virens</i>					25.8								13.3
<i>Euphonia albilis</i>						2.8							
<i>Sialia corniceps</i>						12.8	10.2	12.9	1.9	6.07		13.3	
<i>Phaenicia chrysopygia</i>		12.9							3.2	13.3	10.2		
<i>Cyanocampa parolina</i>					29.2	10	12.8		11.2	10	6.6		13.3
<i>Icterus spurius</i>													
<i>Icterus cucullatus</i>			12.9										
<i>Icterus parulus</i>	0.8		12.9	28.9	13.8	2.53	4.3	4.9	3.2	28.6	0.4		3.6
<i>Cactus pellicanus</i>	8.1	25.8	0.4	0.2	6.4	0.8	7.2	9.5	6	13.3			8.1
TOTAL DE ESPECIES/MESES	11	14	12	12	13	13	13	11	14	11	12	13	17.7

Otras especies se presentan agrupadas en el tiempo, es decir, que aparecen durante algunos meses consecutivos y luego desaparecen por el resto del año como por ejemplo *Vireo olivaceus* que llega a reproducirse en Chamela y se encuentra en los tres transectos con densidades relativas variables.

Finalmente cabe resaltar que los números de especies frugívoras por transecto, efectivamente tienden a incrementarse durante la temporada de lluvias, con la llegada de migratorios altitudinales como *Tityra semifasciata* y la mayor diversidad y disponibilidad de plantas con frutos e insectos. Durante la temporada invernal, se registra un incremento en la riqueza específica cuando aparecen las especies visitantes de invierno como *Vireo gilvus*.

Morfología

En el Cuadro 13, están representadas las medidas morfológicas de 31 de las 39 especies de aves frugívoras detectadas en Chamela. La mayoría de las especies son de tamaño pequeño. El peso, varía en un rango de 6.85 ± 0.48 g (*Parula pitiayumi*) a 796.2 ± 91 (*Ortalis poliocephala*) con un valor promedio de 71.73 ± 143.3 g.

Por otro lado, se observan diferencias importantes en cuanto a las dimensiones del pico; el tamaño promedio del cúlmen expuesto es de 18.06 ± 7.12 mm con un rango de 6.32 ± 0.37 mm (*Euphonia affinis*) a 37.04 ± 2.35 mm (*Cacicus melanicterus*). La amplitud del pico, que es un carácter muy relevante en el análisis de la morfología de las aves frugívoras, ya que impone restricciones en la selección del tamaño del alimento (Herrera, 1984a; Herrera 1984b; Levey 1987), muestra un promedio de 11.51 ± 3.54 mm con un rango de 5.68 ± 0.58 mm (*P. pitiayumi*) a 19.12 ± 1.47 mm (*O. poliocephala*).

Otro aspecto de la morfología en el que se aprecian diferencias interesantes es el tamaño de la cuerda alar, que muestra un valor promedio de 76.02 mm, con un rango de 51.33 mm (*P. pitiayumi*) a 216.5 mm (*O. poliocephala*).

Finalmente la longitud del tarso, presenta un promedio de 25.36 mm con un rango de 14.05 (*E. affinis*) a 73.76 (*O. poliocephala*).

Al analizar más detalladamente la morfología de estas aves, se observan algunas tendencias; por ejemplo, en la Figura 9 podemos ver que la mayoría de las especies (77.5 %) pesa menos de 75 g; 14 especies (45 %) se encuentra dentro del rango de 25 a 75 g, 10 especies (25.6 %) pesan menos de 25 g

Cuadro 13.- Morfología de las especies de aves frugívoras de Chamela, Jalisco. La desviación estándar está entre paréntesis.

ESPECIES	P g	CE mm	AP mm	CA mm	T mm
<i>Ortalis poliocephala</i>	796.22 (91.01)	24.90 (2.35)	19.12 (1.47)	216.50 (10.83)	73.76 (2.45)
<i>Leptotila verreauxi</i>	156.80 (26.7)	16.60 (1.27)	10.13 (1.06)	139.34 (4.46)	28.16 (6.69)
<i>Aratinga canicularis</i>	77.57 (6.24)	19.10 (0.82)	12.92 (0.59)	116.98 (3.37)	14.30 (1.26)
<i>Trogon citreolus</i>	79.90 (7)	20.09 (1.59)	17.60 (1.14)	134.59 (3.56)	15.33 (1.38)
<i>Melanerpes chrysogenys</i>	65.80 (7)	24.80 (2.46)	12.08 (1.01)	117.50 (2.64)	22.91 (1.95)
<i>Empidonax sp.</i>	10.75 (1.2)	9.50 (0.42)	7.16 (0.46)	67.72 (4.5)	17.37 (1.05)
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	18.10 (2.6)	16.77 (1.13)	9.42 (0.72)	79.79 (3.66)	20.18 (1.31)
<i>Myiarchus cinerascens</i>	25.80 (3.3)	17.50 (1.05)	9.95 (0.47)	97.82 (4.11)	21.65 (2.0)
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	35.50 (3)	21.60 (1.51)	12.80 (0.81)	102.40 (5.62)	22.53 (1.6)
<i>Pitangus sulphuratus</i>	70.10 (8.3)	24.60 (1.39)	15.24 (1.15)	118.26 (4.65)	25.93 (1.54)
<i>Myodynastes luteiventris</i>					
<i>Tyrannus melancholicus</i>	40.30 (4.5)	20.70 (1.04)	13.45 (0.85)	111.59 (4.66)	19.95 (0.81)
<i>Pachyrhamphus aglaiae</i>					
<i>Tytira semifasciata</i>	91.60 (6.8)	26.80 (0.91)	18.21 (1.02)	128.72 (4.42)	28.14 (0.98)
<i>Cyanocorax sanblasianus</i>		30.90 (1.73)	16.78 (2.33)	136.01 (7.62)	41.60 (1.74)
<i>Catharus ustulatus</i>	28.90 (2.2)	11.08 (0.67)	9.02 (0.53)	93.21 (3.62)	28.74 (0.98)
<i>Turdus assimilis</i>	73.60 (8)	20.04 (1.28)	11.57 (0.71)	122.61 (4.52)	31.49 (1.96)
<i>Turdus rufopalliatus</i>	70.90 (4.8)	19.01 (1.03)	11.39 (0.56)	122.03 (4.46)	31.86 (1.13)
<i>Melanotis caerulescens</i>	64.40 (7.3)	21.44 (1.76)	10.51 (0.95)	107.60 (4.71)	30.47 (1.27)
<i>Vireo gilvus</i>	11.30 (0.8)	8.80 (0.74)	6.52 (0.46)	66.90 (2.58)	17.60 (1.25)
<i>Vireo olivaceus</i>	17.70 (1.5)	10.80 (0.9)	9.03 (0.63)	77.24 (5.2)	17.99 (1.06)
<i>Vermivora ruficapilla</i>					
<i>Parula pitiayumi</i>	6.80 (0.4)	10.70 (1.3)	5.68 (0.58)	51.33 (1.86)	18.36 (1.34)
<i>Icteria virens</i>	23.90 (1.8)	13.90 (0.59)	9.76 (0.37)	76.40 (2.61)	27.07 (1.54)
<i>Euphonia affinis</i>	10.70 (0.7)	6.30 (0.42)	6.75 (0.56)	53.45 (2.93)	14.05 (0.94)
<i>Saltator coerulescens</i>	52.40 (3)	21.15 (1.29)	12.41 (0.6)	99.77 (3.82)	26.32 (0.84)
<i>Pheucticus chrysopheplus</i>	64.60 (2.3)		15.23 (0.53)		
<i>Cyanocompsa parellina</i>	15.02 (1.6)	12.80 (1.14)	8.79 (0.39)	65.04 (2.78)	18.55 (1.56)
<i>Icterus spurius</i>					
<i>Icterus cucullatus</i>	23.20 (3.7)	17.26 (0.9)	9.24 (0.37)	84.76 (2.28)	22.20 (0.6)
<i>Icterus pustulatus</i>	38.50 (4.1)	19.25 (0.95)	10.65 (0.82)	98.85 (6.4)	24.50 (1.73)
<i>Cacicus melanicterus</i>	82.90 (17.7)	37.04 (2.35)	13.04 (0.75)	138.29 (14.3)	33.02 (2.47)

P = Peso, CE = Culmen expuesto, AP = amplitud del pico, CA = Cuerda alar, T = Tarso

DISTRIBUCION DE FRECUENCIAS DEL PESO DE LAS AVES FRUGIVORAS

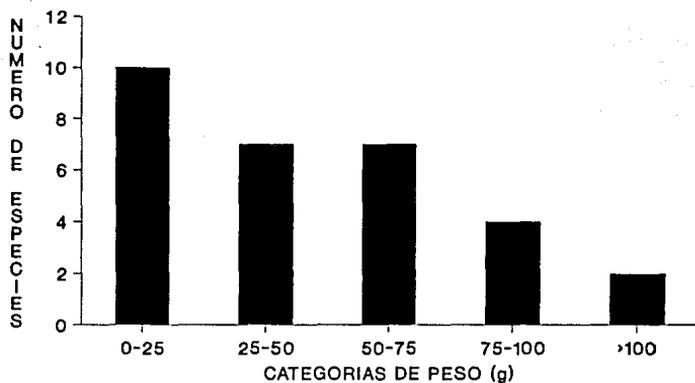


Figura 9.- Distribución de frecuencias de las categorías de peso de las aves frugívoras detectadas en la estación de Biología de Chamela, Jalisco.

y únicamente 7 pesan más de 75 g. De tal forma que podemos considerar que la mayoría de las especies son de tamaño medio a pequeño. El peso es un indicador del tamaño del ave que es importante tomar en cuenta debido a que en general las especies más grandes consumen cantidades más grandes de frutos por visita (por ejemplo *Ortalis poliocephala*).

La cuerda alar como parámetro del tamaño del ala, puede afectar de manera importante la técnica de forrajeo, ya que por ejemplo las especies con alas grandes en relación al tamaño del cuerpo (se utiliza ésta estandarización con el fin de minimizar sesgos alométricos utilizando por lo común el peso o el largo total de las aves; ver Herrera, 1984) tienden a forrajear perchadas (ver Levey, 1987). En este sentido, casi la mitad de las especies de aves frugívoras de Chamela (17 especies) presentan tamaños de cuerda alar dentro del rango de 75 a 125 mm y el resto de ellas se distribuye de manera simétrica con cinco especies en los intervalos inmediatos (Fig. 10).

Siguiendo este orden de ideas, el tamaño de la pata, medido aquí como longitud del tarso, es otra característica que puede influir en la técnica de forrajeo de las especies, por ejemplo, *Trogon citreolus* que es una especie con tarsos pequeños en relación al tamaño del cuerpo (Cuadro 13) forrajea exclusivamente colgándose de los frutos. En Chamela, la mayoría de las especies (79%) consumidoras de frutos presentan tamaños de tarso dentro del rango de 10 a 30 mm. Y sólo dos especies (7%) mostraron tamaños superiores a los 40 mm, *Cyanocorax sanblasianus* que es omnívora y *O. poliocephala* que consume una gran cantidad de frutos y retoños y pasa gran parte del tiempo en el suelo (Fig 11).

Las dimensiones del pico influyen de manera considerable en la selección del tamaño del alimento y en la técnica de forrajeo (Levey, 1987). En las figuras 12 y 13, están representadas las frecuencias por tamaño de cúlmen expuesto y de la amplitud del pico (a nivel de las comisuras) respectivamente de 29 de las especies estudiadas en este trabajo. En cuanto al tamaño del cúlmen expuesto, 21 especies se encuentran dentro del rango de 11 a 30 mm, 5 especies presentan tamaños menores de 10 y sólo 2 *Cacicus melanicterus* y *Cyanocorax sanblasianus*, que son especies con dietas muy variadas (insectos, semillas, frutos, néctar) presentan picos mayores de 30 mm.

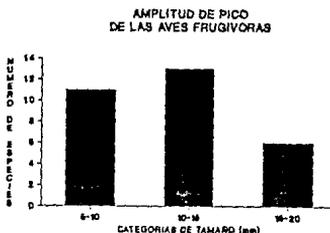
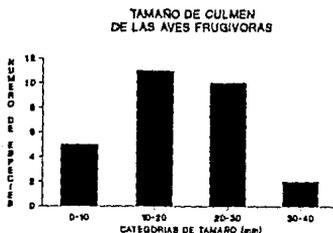
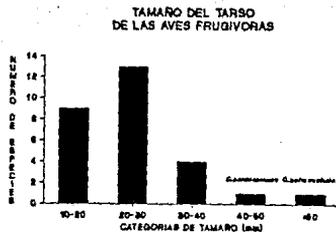
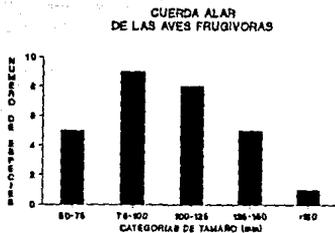


Figura 10.- Distribución de frecuencias de las categorías de tamaño de la cuerda alar de las aves frugívoras detectadas en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco.

Figura 11.- Distribución de frecuencias de las categorías de tamaño del tarso de las aves frugívoras detectadas en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco.

Figura 12.- Distribución de frecuencias de las categorías de tamaño del cúlmén expuesto de las aves frugívoras detectadas en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco.

Figura 13.- Distribución de frecuencias de las categorías de amplitud del pico de las aves frugívoras detectadas en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco.

Interacciones

Correlaciones morfológicas

La correlación entre la amplitud del pico de las aves y el diámetro de los frutos resultó significativa ($r^2= 0.249$, $p= 0.01$). Sin embargo, el coeficiente es muy bajo y si se omite el valor correspondiente a *O. poliocephala* la correlación pierde su significancia.

Al correlacionar la amplitud del pico dividido entre el peso de las aves (Ap/Wt) con el número de especies de plantas utilizadas el resultado fue significativo ($r^2= 0.593$, $p< 0.04$). Las aves con picos más anchos pueden consumir los frutos de un número mayor de especies de plantas. La correlación entre Ap/Wt y el número de frutos consumidos por visita (NFC) resultó altamente significativa ($r^2= 0.912$, $p< 0.00001$) indicando que las especies con picos más anchos en relación al peso consumen cantidades mayores de frutos por visita.

Los resultados de la correlación entre el peso de las aves y el número de especies de plantas utilizadas resultó significativa ($r^2= 0.623$, $p< 0.03$), de tal manera que las especies más grandes también consumen los frutos de un número mayor de especies de plantas.

Matriz general de interacciones

La matriz general de interacciones entre las aves frugívoras de Chamela y las especies de plantas que utilizan como recurso alimenticio, está representada en el Cuadro 14. En un total de 381 horas de registros directos de forrajeo, se observó que por lo menos 32 especies de aves se alimentan de los frutos y semillas de 35 especies de plantas. El rango del número de especies de plantas por especie de ave fue de 1 a 17 y el rango del número de especies de aves para las especies de plantas de 1 a 17.

Aves y plantas

El número promedio de especies de plantas consumidas por especie de ave fue de 4.22 ± 4.35 . Las especies de aves observadas que utilizaron una mayor variedad de especies de plantas a lo largo del año fueron *Trogon citreolus* y *Ortalis poliocephala*, las dos son residentes y consumieron frutos de 17 especies cada una. En segundo lugar están *Icterus pustulatus* y *Saltator coerulescens* también residentes, con 11 especies de plantas respectivamente.

Se encontró que solamente 4 especies de aves (*Ortalis poliocephala*, *Trogon citreolus*, *Saltator coerulescens* e *Icterus pustulatus*) consumen frutos de más de 10 especies de plantas ($X=14$ spp, rango de 11 a 17). 5 especies consumen entre 5 y 10 especies de plantas ($X=6.6 \pm 1.14$, rango de 5 a 8) y el resto, es decir, 23 especies (71.8%) consumen menos de 5 especies ($X = 2 \pm 1$) a lo largo del año.

Plantas y aves

En general, el número promedio de especies de aves por especie de planta fue de 3.97 ± 3.22 . Las especies de plantas cuyos frutos fueron consumidos por un número mayor de especies de aves frugívoras fueron *Ficus cotinifolia* y *Chlorophora tinctoria*, ambas de la familia Moraceae con 17 y 10 respectivamente.

Nueve especies de plantas (26.4%) registraron ensamblajes de 5 a 9 especies de aves y el 67.6% restante es decir, 23 especies fueron utilizadas por cuatro o menos especies de aves ($X=2.34 \pm 1.15$).

Frugivoría

El número de especies de aves detectadas cada mes varió relativamente poco, tanto entre meses como entre las épocas de secas, lluvias e invierno (Cuadro 8). Sin embargo es posible distinguir dos épocas contrastantes al ampliar el criterio de comparación: 1) época seca (de noviembre a mayo) que incluye al invierno y 2) época de lluvias, de junio a octubre. El número promedio de especies registradas comiendo frutos durante la época seca (7 meses) resultó de 8.57 ± 3.9 con un rango de 4 a 15 y para la época de lluvias (5 meses), de 10.4 ± 2.3 con un rango de 7 a 13 especies por mes. El hecho de encontrar un mayor número de frugívoros en la época de mayor diversidad de frutos tiene que ver con la llegada de los migratorios altitudinales, con la mayor

disponibilidad de recursos y posiblemente con la llegada de la temporada reproductiva de la mayoría de las aves.

La actividad frugívora de las diferentes especies de aves y el número de especies de plantas que utilizaron cada mes se muestra en el Cuadro 15. Solamente dos especies *O. poliocephala* y *T. citreolus* utilizaron de manera consistente los frutos como alimento a lo largo de todo el año.

Por otra parte, el comportamiento frugívoro marcadamente estacional de algunas de las especies, como *Vireo olivaceus* es un reflejo de su estatus en la zona (migratorio), por lo que podemos deducir, que por lo menos en su área reproductiva, los frutos como recurso alimenticio son muy importantes en la dieta de esta especie; por otro lado, esta el papel de esta especie como depredador de semillas de algunas plantas (vgr. Gryj 1990) y dispersor de otras.

Otras especies de interés en este sentido son *Turdus assimilis*, *T. rufopliatus*, *Pachyramphus aglaiae* y *Vireo gilvus* todas visitantes de invierno. Del mismo modo, la marcada agrupación temporal en cuanto a sus hábitos frugívoros, está influenciado por su estatus, lo cual nos indica que los frutos son también parte muy importante en la dieta de estas aves en sus áreas de invernación.

Hay un grupo de especies, entre ellas *Melanerpes chrysogenys*, *Icterus pustulatus* y *Cacicus melanicterus* que muestran un comportamiento irregular respecto a lo anterior. Estas especies son residentes y se les puede encontrar consumiendo frutos en cualquier mes del año, aunque sin mostrar la consistencia de *Trogon citreolus* y *Ortalis poliocephala*. Sin duda estas especies concuerdan bien con el concepto de frugívoros oportunistas.

Finalmente, en el Cuadro 15 se puede ver que algunas especies como *Saltator coerulescens*, *Pheucticus chrysopheplus* y *Cyanocorax sanblasianus* (las tres residentes) observan hábitos frugívoros en concordancia con los meses de mayor diversidad de frutos (julio a septiembre), lo cual es interesante ya que las primeras dos especies son importantes depredadoras de semillas y la última es una especie omnívora. Posiblemente estas especies además de ser depredadoras de semillas dadas las características de sus picos y por lo observado en el campo, se alimentan de frutos especialmente en la época de reproducción, para complementar sus dietas y alimentar a sus polluelos.

Cuadro 15.- Numero de especies de plantas utilizadas por especie de ave frugivora cada mes en Chamela, Jalisco.

AVES / MESES	NO	DIC	ENE	FEB	MA	ABR	MA	JUN	JUL	AG	SEP	OC	NO	TOTAL
<i>Ortalis poliocephala</i>	1	1	1	1	1	3	2	2	4	1	1	1	1	20
<i>Leptotila verreauxi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2
<i>Aratinga canicularis</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Trogon citreolus</i>	2	1	1	1	2	2	0	5	3	1	1	1	1	22
<i>Melanerpes chrysogenys</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	8
<i>Empidonax sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	8
<i>Myiarchus cinerascens</i>	3	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	2	1	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	8
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>Myiodynastes luteiventris</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Tyrannus melancholicus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pachyramphus aglaiae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Tytira semifasciata</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Cyanocorax sanblasianus</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	2	0	0	0	1	7
<i>Catharus ustulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Turdus assimilis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	4
<i>Turdus rufopalliatus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	5
<i>Melanotis caerulescens</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Vireo gilvus</i>	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Vireo olivaceus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	0	0	6
<i>Vermivora ruficapilla</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parula pityayumi</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Icteria virens</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Euphonia affinis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	4
<i>Saltator coerulescens</i>	2	0	0	0	0	2	2	2	2	1	1	0	0	12
<i>Pheucticus chrysopeplus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	0	1	0	7
<i>Cyanocompsa parellina</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2
<i>Icterus spurius</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Icterus cucullatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2
<i>Icterus pustulatus</i>	0	1	0	0	2	2	2	0	0	1	1	2	0	11
<i>Cacicus melanicterus</i>	0	1	0	0	0	2	0	0	2	1	0	0	0	6
32 spp	16	16	8	11	6	17	8	13	20	12	11	15	10	163

Patrones de visita

En los Cuadros 16 y 17, se muestra un resumen del número total de registros, durante el periodo total de observaciones para cada especie de planta por cada especie de ave y el número promedio de individuos por visita respectivamente.

En el primer caso (Cuadro 16), se aprecia claramente que sólo unas cuantas especies de aves, presentan tasas de visita altas en varias especies de plantas (por ejemplo *O. poliocephala*, *T. citreolus* y *S. coerulescens*), y que el resto, muestran números bajos o muy bajos. Sin duda, este resultado esta influenciado por la abundancia de cada una de las especies, pero también por la preferencia de los frugívoros por cada especie de planta.

Otras especies como *T. assimilis* y *T. rufopalliatus*, ambas migratorias altitudinales en (Cuadro 7), muestran tasas de visita muy altas en *Ficus cotinifolia*, ésta especie de planta podría ser clave en su dieta durante la época invernal. Lo mismo se puede decir de *Catharus ustulatus* que es un visitante de invierno.

Vireo olivaceus es una especie migratoria que visita con mucha frecuencia individuos de *Erthyroxylum mexicanum*, especie de la cual parece ser su principal agente dispersor de semillas (también ver Grij, 1990).

Finalmente cabe resaltar que en más de la mitad de las interacciones entre pares de especies (62%) se registraron menos de 5 visitas totales y en más de la mitad de estos casos, (55%) solamente una.

En el Cuadro 17 se resume el número promedio de individuos por visita a cada especie de planta. Si observamos el Cuadro en un sentido horizontal (comparando columnas), resulta evidente, que la mayoría de las aves tienden a forrajear de manera individual, aunque algunas de ellas como *O. poliocephala* y *V. olivaceus* parecen salir de este aparente patrón. Posiblemente esta cuestión podría explicarse en términos de la estructura social de cada especie, por ejemplo, la chachalaca (*Ortalis poliocephala*) observa comportamiento gregario durante gran parte del año. Pero, por otro lado, otra especie sumamente gregaria, *Cyanocorax sanblasianus* suele forrajear individualmente. por último *V. olivaceus* llega a Chamela en el verano a reproducirse, por lo que es común verlo forrajear en parejas e incluso con individuos jóvenes.

Si ahora analizamos el mismo Cuadro 17 en sentido vertical, resaltan algunas especies de plantas como *Ficus cotinifolia* y *Chlorophora tinctoria*, en las cuales se observa una

Cuadro 16.- Numero promedio de visitas registradas en cada especie de planta por especie de ave inivora, en Chameña, Jalisco

PLANTAS/AVES	Dp	Lv	Ag	Tc	Mc	Ed	Mf	Mc	Mj	Ps	Ml	Tm	Ta	Ts	Cs	Cu	Ta	Tr	Mc	Vg	Vo	Vf	Pp	Iv	Ea	Sc	Fe	Cp	Is	Kc	Ip	Cm	
<i>Bursera excelsa</i>								4																									
<i>Kanwiskia latifolia</i>	1		2	3																													
<i>Hamelia verticilata</i>																																	
<i>Bursera hindsii</i>	52	2	8	82	14	1	2																										
<i>Ficus cotinifolia</i>																																	
<i>Trichilia trifida</i>																																	
<i>Bequima purpurea</i>																																	
<i>Ficus trigonata</i>	37																																
<i>Cordia selletiana</i>																																	
<i>Nopalea kanwiskiana</i>																																	
<i>Cupania dentata</i>																																	
<i>Coccoloba barbadensis</i>	3			12	1		1																										
<i>Forchhammeria pallida</i>	1			32																													
<i>Cornicolada engeliana</i>	2																																
<i>Pachycereus paboniflorum</i>																																	
<i>Spondias purpurea</i>	58																																
<i>Miconia</i>	3			6																													
<i>Discipentia</i> sp.																																	
<i>Chlorophora tinctoria</i>	11			1	5		2						1																				
<i>Schlehdendron excelsum</i>	1			21																													
<i>Schlehdendron excelsum</i>	1			9																													
<i>Guapira</i> sp.	2																																
<i>Ximantia</i> sp.																																	
<i>Erythroxylum mexicanum</i>																																	
<i>Urera caracasana</i>																																	
<i>Sapum pedunculatum</i>																																	
<i>Celtis guanajuatensis</i>																																	
<i>Stenoposmia cubensis</i>																																	
	12	2	3	12	6	1	5	4	6	2	1	1	1	1	4	1	3	3	2	2	5	1	1	1	2	9	5	2	1	2	7	5	

tendencia por parte de las aves a forrajear en grupos y/o parejas. Probablemente esta tendencia (al menos aparente) esté relacionada con la gran disponibilidad del recurso, es decir la "oferta instantanea", lo cual quiere decir, que estas dos especies de plantas producen cantidades muy grandes de frutos concentrados tanto espacialmente como temporalmente, lo que facilita o fuerza a las especies a forrajear simultaneamente con miembros de su misma especie y de otras especies, aunque no necesariamente en grupos.

En ninguno de los periodos de registros directos se observaron aves forrajear en bandas mixtas. Sin embargo, este comportamiento a pesar ser poco común sí se presenta en la comunidad de aves de Chamela, especialmente entre especies que se alimentan primariamente de insectos; por ejemplo, se observaron bandas mixtas integradas por *Campephilus guatemalensis*, *Cyanocorax sanblasianus*, *Icterus pustulatus*, *Melanerpes chrysogenys* y *Polioptila caerulea*, que a pesar de ser esencialmente insectívoras algunas (por ejemplo *M. chrysogenys*) se alimentan también de frutos. Posiblemente lo más parecido a forrajeo multiespecífico aunque no necesariamente en bandas mixtas se presenta en *Ficus cotinifolia*, árbol en el cual fue posible observar simultaneamente hasta siete especies de aves alimentandose de sus frutos.

Por último debe resaltarse que para el resto de las especies de plantas, el número promedio de individuos por visita por cada especie de ave registrada es muy cercano a un individuo por evento (Cuadro 17).

Tiempo de forrajeo

La matriz de los tiempos promedio por visita de cada especie de ave en las diferentes especies de plantas se muestra en el Cuadro 18. El tiempo de permanencia, fue registrado con una precisión de minutos, por lo que las celdas de la matriz que indican 1, por lo general representan tiempos promedio menores que 60 segundos.

La mayoría de las especies muestran tiempos promedio de forrajeo mayores a un minuto, sin embargo, la precisión de estos datos es limitada, ya que por lo general las frecuencias de visita (y por tanto la muestra) es baja, no obstante, dan una idea de la variación en el comportamiento de las especies.

Las especies más frugívoras, como *Ortalis poliocephala* y *Trogon citreolus*, presentan tiempos promedio por visita notablemente mayores que el resto de las especies (Cuadro 18). Sin embargo, factores tales como depredadores, estrategias de forrajeo, tamaño corporal, conducta, así como

el valor nutritivo de los frutos deben ser tomados en cuenta para la interpretación de estos resultados.

Patrones de consumo

La mayoría de las especies de aves frugívoras realiza varios intentos por conseguir un fruto, y en muchas ocasiones fallan en su objetivo al no lograr capturarlo, o bien al dejarlo caer, ya sea accidentalmente o porque el fruto no resulta de su agrado. En el Cuadro 19 están representados los valores promedio del número de intentos para cada especie. en la mayoría de los casos este número es mayor que uno y que por lo general, las especies de mayor talla (por ejemplo *O. poliocephala*) realizan un mayor número de intentos por visita que las especies pequeñas. Es posible que (tal vez por cuestiones morfológicas) algunas especies sean más hábiles que otras para obtener los frutos, optimizando de esta manera su eficiencia por visita (la diferencia entre el número de intentos menos el número de frutos consumidos). Por otro lado, se ha reportado que el tamaño y la accesibilidad de los frutos son factores que influyen en este sentido (Denslow, et al. 1986).

El número promedio de frutos consumidos por visita multiplicado por el número de visitas en un tiempo dado, puede utilizarse como un índice de la remoción de frutos y/o semillas por especie de ave, y de esta manera, contribuir en la evaluación de la importancia de cada una de éstas en el proceso de dispersión y/o depredación de semillas como parte de la dinámica de la dispersión de las plantas.

Los valores promedio del número de frutos consumidos por visita, se muestran en el Cuadro 20. Para muchas de las especies no fue posible obtener información precisa o suficiente. En la mayoría de los casos, el índice de remoción promedio es mayor que uno y en general, la especie que consume una mayor cantidad de frutos por visita es la chachalaca (*O. poliocephala*) que es también el ave frugívora de mayor tamaño.

El papel que juegan algunos tiranidos (mosqueros) en la remoción de frutos de *Bursera instabilis*, es notable, ya que mostraron ser los principales visitantes y posiblemente dispersores de las semillas de éste árbol (ver Cuadro 16). En esta misma planta *Aratinga canicularis* que es un importante depredador de semillas, consume cantidades muy grandes de frutos, aunque la frecuencia de visitas y el número de individuos por visita son muy bajos. Este perico deposita una gran cantidad de frutos y semillas a la sombra de la planta progenitora mientras se alimenta, sin embargo la producción de frutos de esta planta es masiva, proporcionando grandes cantidades de alimento, el cual en

muchos casos no es removido nunca por vectores animales (al menos en la fase primaria de la dispersión).

El número de frutos consumidos por minuto, se calculó como el cociente del número promedio de frutos consumidos por visita, entre el tiempo promedio por visita para cada especie, por lo cual, debe tomarse sólo como una aproximación. De esta forma, en el Cuadro 21 podemos encontrar la información sobre las tasas de remoción por minuto de algunas de las especies estudiadas. En términos generales, se puede apreciar que estas tasas de consumo, varían casi para todas las especies de uno a tres frutos por minuto de visita, aunque en algunos casos es incluso menor que uno. Un dato sobresaliente, es el de *Ortalis poliocephala* en *Ficus cotinifolia*, donde esta especie consume grandes cantidades de frutos por unidad de tiempo, adicionalmente, se observaron semillas intactas en las heces de esta especie por lo que se puede decir que la chachalaca es uno de los principales agentes dispersores diurnos de las semillas de esta especie de árbol.

Dispersión y depredación de semillas

No todas las especies de aves que consumen frutos son buenos dispersores de semillas, en realidad hay especies que las depredan al alimentarse de ellas como los pericos, otras, son dispersoras de unas y depredadoras de otras (ver Herrera, 1984). En Chamela solo una fracción de de las especies observadas parecen ser "dispersores verdaderos", a pesar de que sus dietas no se restringen exclusivamente a frutos, sino que se alimentan también de insectos, néctar e incluso flores. Las especies de frugívoros más especializadas son *Trogon citreolus* y *Ortalis poliocephala*, en virtud de que se les observó alimentándose de frutos durante todo el año, de que ambas consumen por lo general los frutos enteros y de que las heces colectadas de ambas especies mostraron las semillas de los frutos intactas, no obstante estos datos no fueron cuantificados. Por otro lado *Trogon regurgita* las semillas grandes intactas promoviendo así su dispersión.

De las 38 especies estudiadas, solo 8 de 7 géneros, 7 familias y 4 ordenes pueden considerarse frugívoros legítimos en virtud de sus hábitos alimenticios, su conducta de forrajeo y su morfología. Todas son especies medianas a grandes con tasas de remoción comparativamente altas y la mayoría de ellas tragan los frutos enteros para posteriormente regurgitar o defecar las semillas.

Los depredadores son especies que se alimentan de las semillas descartando la pulpa o bien, al alimentarse de la pulpa destruyen las semillas. Presentan morfologías de pico muy características y por lo común se alimentan picando los

frutos y comiendolos en pequeños pedazos o bien extrayendo las semillas y tirando la pulpa. Entre éstas, en Chamela se han considerado 7 especies de 7 géneros agrupadas en tres familias y tres ordenes.

Finalmente se distinguió un tercer grupo de especies cuyos hábitos frugívoros parecen ser solamente una alternativa en su dieta, es decir, que se alimentan primariamente de insectos y consumen frutos como complemento o bien lo hacen unicamente durante la temporada reproductiva. Aparentemente pueden ser dispersores de unas especies y depredadoras de otras.

Este grupo es el más diverso y esta conformado por 23 especies de 16 géneros agrupados en cinco familias y un solo orden.

A continuación se presenta la lista de especies de aves que integra cada uno de estos grupos.

Los frugívoros legítimos son:

Ortalis poliocephala, *Trogon citreolus*, *Melanerpes chrysogenys*, *Tityra semifasciata*, *Turdus migratorius*, *T. assimilis*, *Melanotis cerulescens* y *Euphonia affinis*.

Los depredadores de semillas:

Leptotila verreauxi, *Columba flavirostris*, *Aratinga canicularis*, *Amazona finschi*, *Saltator coerulescens*, *Pheucticus chrysopeplus* y *Cyanocompsa parellina*.

Las especies oportunistas son:

Empidonax sp., *Attila spadiceus*, *Myiarchus tuberculifer*, *M. cinerascens*, *M. nuttingi*, *M. tyrannulus*, *Pitangus sulphuratus*, *Myiozetetes similis*, *Myiodinastes luteiventris*, *Tyrannus melancholicus*, *Pachyramphus aglaiae*, *Cyanocorax sanblasianus*, *Catharus aurantiirostris*, *Vireo solitarius*, *V. gilvus*, *V. olivaceus*, *Parula pitiayumi*, *Icteria virens*, *Habia rubica*, *Icterus spurius*, *I. pustulatus*, *Icterus cucullatus* y *Casicus melanicterus*.

Conectancia y coevolución

A partir de la información de la matriz general de interacciones (Cuadro 14) se calcularon los valores de número de especies en el sistema (S), número de interacciones posibles (I) y porcentaje de conectancia (%C) (sensu Jordano, 1987), y se compararon con los valores reportados por Jordano (1987) para otros sitios del mundo.

Los valores para Chamela son:

```

=====
m = 35 especies de plantas
n = 32 especies de aves
m + n = S = 67 especies en el sistema
m x n = 1120 interacciones posibles
C = 12.05 conectancia.
=====

```

La Figura 14 muestra la gráfica del número de interacciones reales contra el número de especies totales involucradas en el sistema planta-dispersor para Chamela y otras localidades en el mundo.

En general, el patrón de la curva indica una clara tendencia a incrementarse el número de interacciones al aumentar el número de especies. Chamela, se encuentra situada en esta gráfica en un punto intermedio entre las localidades tropicales y las de zonas templadas (Fig 14). Sin embargo, tiene el mismo número de interacciones pero el doble de especies que una localidad de matorral del Suroeste de España.

Aparentemente, de acuerdo a la información compilada por Jordano, (1987) Chamela se ajusta bastante bien al patrón general descrito.

El porcentaje de conectancia (número de interacciones reales con respecto a las potenciales) contra el número de especies está graficado en la Figura 15. El patrón de la curva muestra un decremento en los valores de conectancia conforme los sistemas se hacen más diversos.

Chamela, resultó tener uno de los valores de porcentaje de conectancia más bajos. A pesar de que en la gráfica, se aprecia que por lo menos hay cuatro sitios con un mayor número de especies que presentan valores más altos del porcentaje de conectancia.

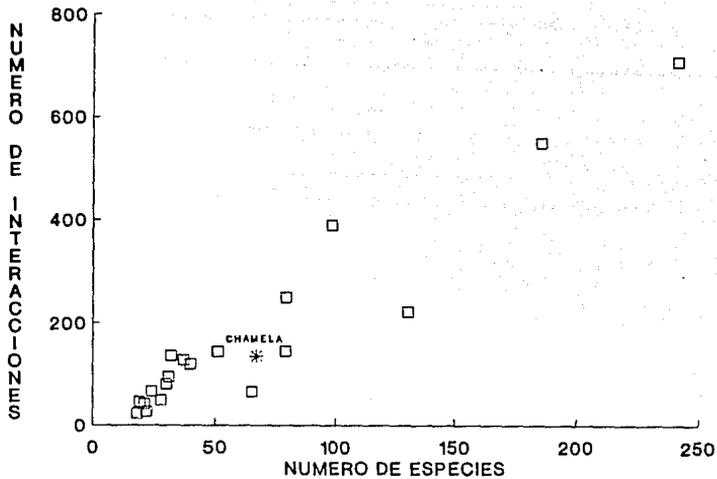


Figura 14.- Relación entre el número de especies y el número de interacciones pareadas reales en diferentes sistemas planta frugívoro (datos tomados de Jordano, 1987).

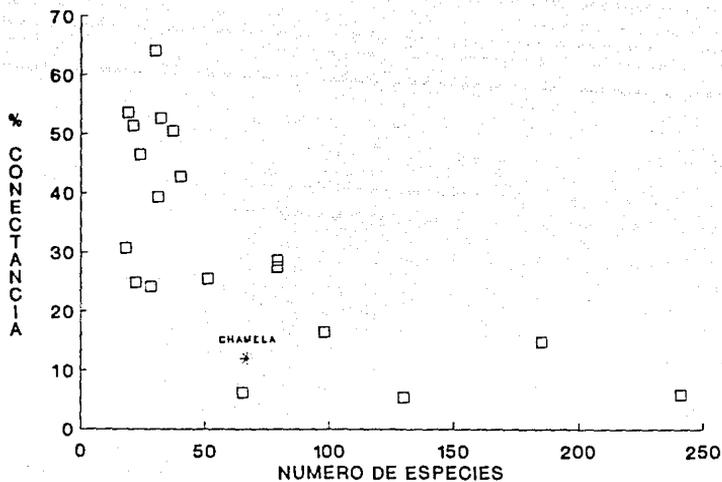


Figura 15.- Porcentaje de Conectividad en relación a la riqueza específica en diferentes sistemas planta-frugívoro (datos tomados de Jordano, 1987).

DISCUSION

Las plantas

Los resultados de este trabajo indican que solamente un 6% de flora reportada para Chamela (780 spp, Lott 1979) es utilizada como alimento por aves frugívoras. Este valor muy inferior al esperado representa sin duda una subestimación, ya que existe un buen número de especies que no fueron observadas durante el periodo de estudio, (que en última instancia presentan el síndrome de ornitocoria) ya sea porque no fructificaron o por el hecho de que algunas producen frutos cada dos años o más, o presentan patrones irregulares en este sentido (Bullock com. pers.) o bien simplemente porque no se detectaron durante los recorridos.

Adicionalmente, el año en que se realizó este trabajo resultó ser el último de una sucesión de temporadas particularmente secas (1984-1986) que redujeron el promedio de precipitación anual a 699 mm (Bullock y Solis-Magallanes, 1990), provocando una elevada mortalidad de animales (por ejemplo armadillos *Dasyopus novemcinctus* y venados *Odocoileus virginianus*) y de de muchas especies de plantas. Esta prolongada seguía probablemente influyó también en el comportamiento reproductivo de la comunidad de plantas, produciéndose así una relativa escasez de recursos tanto en términos de número de especies como en la abundancia de frutos.

En base a lo anterior, podemos decir que se trabajó en un año atípico por lo que sería recomendable continuar este estudio con el fin de obtener una documentación completa de las interacciones entre las plantas y sus aves frugívoras y poder establecer comparaciones con años típicos, ya que son muy pocos los estudios de largo plazo que abarcan a toda una comunidad, lo que sin duda revelará aspectos de la estructura y dinámica de las interacciones hasta ahora apenas explorados, como por ejemplo el efecto de las sequías prolongadas sobre la abundancia de los frugívoros y sus plantas, o las estrategias de éstos para sobrellevar las épocas de escasez, o bien las consecuencias de tales "ajustes" sobre el resultado final de las interacciones.

El análisis de la representación proporcional de las diferentes formas biológicas entre las plantas utilizadas por las aves frugívoras reveló una notable dominancia de los árboles, seguida por una muy pobre representación de los bejucos y los arbustos hasta la casi total ausencia de herbáceas ornitócoras.

Otros estudios, han reportado que existen claras diferencias en los síndromes característicos de las distintas formas de vida en un bosque (Howe & Smallwood, 1985). Se supone que la mayoría de las especies dispersadas por viento son árboles o bejucos del dosel y muy pocos son pequeños árboles y arbustos, concluyendo que los vientos fuertes y constantes promueven la dispersión por viento y que las condiciones másicas bajo el dosel promueven la dispersión por animales (Howe & Smallwood, 1985).

Al comparar los datos obtenidos en este trabajo con la información para otras localidades compilada por Howe & Smallwood (1985), encontramos diferencias muy grandes, por ejemplo: para otras comunidades neotropicales parecidas a Chamela en cuanto a vegetación y estacionalidad, como son el Parque Nacional de Santa Rosa (pp= 1800 mm) y la Provincia de Guanacaste (pp= 1533 mm) en Costa Rica, encontramos que para la primera, el 64% de las especies de árboles de dosel y el 22% de los bejucos son dispersados por vertebrados, mientras que para Guanacaste se reporta el 51% de los árboles.

En otras localidades con vegetación diferente (selvas húmedas) y regímenes de precipitación mucho mayores que el de Chamela, como por ejemplo, en la isla Barro Colorado en Panamá (pp= 2650 mm), el 78% de los árboles de dosel y el 87% de los árboles del subdosel presentan frutos zoócoros. Finalmente, en La Selva Provincia de Heredia en Costa Rica (pp= 4000 mm), el 85% de los árboles de dosel y el 98% de los árboles del subdosel presentan frutos dispersados por vertebrados.

Es evidente que en Chamela se necesita una mayor cantidad de observaciones, así como evaluar la importancia relativa de los otros tipos de dispersión presentes en la comunidad de plantas así como sus formas de vida antes de concluir algo a este respecto. No obstante, parece evidente que el patrón descrito se conserva, es decir, que al aumentar la precipitación y disminuir la latitud, aumenta la proporción de especies dispersadas por vertebrados, por lo tanto lo que se esperaría es que Chamela tuviera comparativamente menos especies zócoras y más anemócoras.

Desde la perspectiva taxonómica, es notable la casi ausencia en Chamela de varias familias bien representadas en otras selvas neotropicales, como son Melastomataceae, Arecaceae y Lauraceae (ver Bullock, 1988), que en otras latitudes incluyen un gran número de especies ornitócoras.

Por otro lado, llama la atención que a pesar de ser una de las familias dominantes en Chamela en cuanto al número de especies (116 spp.) ninguna leguminosa aparece en la lista obtenida. Del mismo modo, otras familias diversas de la flora de Chamela como son Euphorbiaceae, Rubiaceae y

Convolvulaceae resultaron pobremente representadas con especies ornitócoras.

En contraste, las cactáceas resultaron ser junto con las burseráceas las familias con más especies ornitócoras. Sin embargo, es posible que sólo sea un artefacto del estress hídrico del sistema durante el periodo de muestreo y que en realidad el gran número de familias detectadas con representantes zócoros sea un indicador de una mayor diversidad de especies con este tipo de dispersión.

La alternancia estacional de escasez y superabundancia parece ser una característica sobresaliente de los frutos como alimento tanto en habitats tropicales como no tropicales, con fluctuaciones locales menores en los trópicos (Herrera, 1985).

Otros estudios indican que, la estacionalidad de la producción y senescencia de las hojas y de la reproducción de las plantas presenta mayor variación en sus patrones en áreas tropicales que en latitudes templadas o boreales (Bullock y Solis-Magallanes, 1990). La fuerza conductora es la disponibilidad del agua, no sólo dependiente de la lluvia, sino también de las condiciones del suelo y la hidrología. Por otra parte la fenología reproductiva de las plantas leñosas muestra más de un tipo de relación con la fenología vegetativa (Bullock y Solis-Magallanes, 1990).

La curva de fructificación de las plantas ornitócoras mostró un pico entre los meses de mayo a septiembre con el valor máximo en julio, es decir que el mayor número de especies con frutos se presentó a principios de la época de lluvias. Estos resultados concuerdan parcialmente con los de Bullock y Solis-Magallanes, (1991), ya que ellos reportan para 96 especies con distintos tipos de dispersión acumulaciones de especies en los periodos febrero-marzo y julio-agosto. Estos autores sugieren que a nivel de comunidad, las plantas de Chamela no muestran ningun patrón definido de fructificación.

Por el contrario, los resultados de este estudio indican que cuando menos para las plantas ornitócoras hay un patrón unimodal claramente definido que coincide con el inicio de la época de lluvias y se extiende hasta mediados de ésta.

A pesar de que el tamaño de muestra es pequeño, se puede analizar el comportamiento reproductivo de las especies estudiadas. Se ha hipotetizado sobre las ventajas de muchas especies de plantas neotropicales de reproducirse durante la estación seca, maximizando la eficiencia en el crecimiento vegetativo durante la época de lluvias (Janzen, 1966). Algunos de los argumentos son los siguientes:

menor disponibilidad (y variedad) de insectos para las aves, 2) menor posibilidad de frutos dañados por insectos depredadores 3) mayor temperatura ambiental, por lo tanto mayores requerimientos de agua para las aves, 4) mayor visibilidad de los frutos debido a la ausencia de hojas, lo que facilita su localización (Janzen, 1966).

Sin embargo, estudios más recientes han mostrado que los árboles son extremadamente variables en cuanto a la cantidad de flores y frutos producidos así como en la frecuencia de reproducción (Janzen, 1978; Bullock, 1982; Sarukahán *et al*, 1984; Bullock y Solís-Magallanes, 1990). Particularmente se ha reportado que en Chamela la variación individual en la fenología podría atribuirse parcialmente a diferencias físicas entre sitios así como a efectos causados por animales (Bullock y Solís-Magallanes, 1990); y que si la floración abundante no es común la fructificación lo es aún menos.

En la gran mayoría de las especies estudiadas, por lo general no se observaron más de dos o tres individuos fructificando al mismo tiempo, por lo que podemos concluir que en Chamela es poco común la presencia de frutos ornitócoros superabundantes aún en los periodos de fructificación del mayor número de especies. No obstante algunas especies como *Erythroxylum havanense* presentan un patron de fructificación sincrónico y masivo, y sus frutos son ampliamente utilizados por aves (Dominguez, 1990; Gryj, 1990).

Sería muy interesante saber qué proporción de las especies ornitócoras forman parte del banco de semillas, qué relación existe entre el tamaño de las semillas y su longevidad, y de que manera se manifiestan tales factores en la dinámica de los periodos de fructificación observados en Chamela.

Caracterización del recurso

Los primeros naturalistas notaron que las aves mostraban preferencias por ciertas formas y colores sobre otras en la selección de los frutos (Rydley, 1930; Howe, 1986). Algunos trabajos como los de Turceck, (1963) con aves europeas apoyaron con datos experimentales estas primeras observaciones. Estudios posteriores en zonas tropicales como por ejemplo Janzon (1983) en el Amazonas, Wheelwright (1984) en Centro América (Costa Rica), Beehler (1983) y Pratt (1983) en Nueva Guinea confirmaron estas tendencias y las impresiones de Snow (1971) y McKey (1975) de que los frugívoros especialistas (obligados) por lo común se alimentan de frutos grandes, ricos en lípidos, de color verde o púrpura. Así mismo se ha reportado que muchas aves frugívoras oportunistas, en general pequeñas omnívoras,

consumen frutos negros, azules o rojos, al igual que las aves europeas (Howe, 1986).

Por otro lado, los despliegues bicolors son también especialmente atractivos para las aves, tanto en zonas templadas (Wilson y Melampy, 1983) como en sitios tropicales (Wheelwright et al., 1984). Algunos autores han sugerido que el color de los frutos dispersados por aves (por lo general contrastante con el medio) actúa como "señal" para alertar a las aves de "su presencia" (por ejemplo Turceck, 1963; Stiles, 1982).

Existen evidencias que apoyan esta idea como por ejemplo, en algunas especies de plantas se dan cambios rápidos de color asociados a la maduración del fruto y una subsecuente rápida remoción por aves (Stiles, 1982).

Así mismo, el mimetismo por frutos maduros de algunas semillas de leguminosas tropicales se ha interpretado en este sentido (McKey, 1975).

En Chamela, el 60% de los frutos estudiados presentan colores rojos o naranjas y un 20% verdes o morados, lo cual concuerda bastante bien con la información reportada por la literatura (por ejemplo Howe, 1986).

El color del entorno en Chamela es muy contrastante entre la temporada seca y la de lluvias. En la primera, la gran mayoría de las especies de plantas se encuentran totalmente defoliadas, mostrando un aspecto uniforme y seco en el cual los colores brillantes (rojo o naranja) resaltan a la vista, como en el caso de *Spondias purpurea* que produce frutos rojos grandes y es muy visitada por varias especies de aves y mamíferos. En contraste, durante la temporada de lluvias la selva baja adquiere un aspecto completamente opuesto, es decir, que todas las plantas (con pocas excepciones como *Forchhammeria pallida*) presentan un denso follaje que reduce mucho la visibilidad en el interior del bosque, por lo que la idea de los frutos "señal" puede aplicarse también en esta época, especialmente porque es la de mayor diversidad de especies con frutos.

Tal como lo muestran los resultados (Cuadro 4) la mayoría de las especies de plantas muestreadas presentan frutos que se ajustan bastante bien a las características del síndrome de ornitocoria propuesta por Van der Pijl (1982). Sin embargo el uso de estos conjuntos de características (síndromes) deben ser utilizados en el mejor de los casos como aproximaciones iniciales, ya que la evidencia hasta ahora recopilada demuestra que solo son marginalmente predictivos (ver Howe, 1986), además de que no ofrecen ninguna información respecto a quien o quienes dispersan o destruyen las semillas. Por ejemplo en Chamela hay especies que cumplen mejor con las características del síndrome de quiropterofilia pero son ampliamente utilizadas por aves (vgr. *Ficus* spp y *Forchhammeria Pallida*) y viceversa.

El tamaño y la estructura de los frutos han sido considerados factores determinantes de los ensambles de especies que se alimentan de ellos (Pratt y Stiles, 1985), de la eficiencia en la remoción por aves (Herrera, 1982; 1984). La estructura o tipo de fruto (drupas, semillas ariladas, cápsulas o bayas) es una característica restrictiva para ciertos grupos de especies de aves, debido a las diferencias en la "habilidad" de estas para manipularlos, por ejemplo, una drupa puede ser más fácil de consumir que una semilla arilada que esta en el interior de una cápsula (ver Pratt y Stiles, 1985).

Por otro lado el tamaño del fruto, es en muchos casos una restricción directamente relacionada con la amplitud de garganta de las aves, a pesar de que muchas aves son capaces de consumir frutos grandes en pequeños pedazos (por ejemplo *Ficus* spp.).

En teoría, los frutos de las aves frugívoras obligadas (Snow, 1971) deben ser drupas o semillas ariladas grandes, con semillas mayores de 10 mm, sin aroma, ricas en proteínas y lípidos, de color negro, azul, verde, púrpura o rojo (Van der Pijl, 1982) y para las oportunistas, drupas, bayas o semillas ariladas pequeñas, con semillas menores de 10 mm, sin olór, ricas en proteínas, lípidos, azúcar y almidón, de color negro, azul, naranja, rojo o blanco.

En Chamela, mas del 90% de las especies de plantas detectadas en este trabajo presentan semillas pequeñas, menores de 10 mm (Cuadro 6), el 84% no presentan olor y el 75% presentan colores llamativos al madurar predominando el rojo y naranja (Cuadro 3), por lo que podemos concluir que la mayoría de las especies son plantas generalistas en cuanto a los dispersores que las visitan, produciendo frutos para aves oportunistas, si bien las aves más especializados (vgr. Trogon) consumen también sus frutos.

Las Aves

La ubicación geográfica de Chamela es particularmente interesante desde el punto de vista zoogeográfico, ya que por un lado, se encuentra en la zona intermedia entre dos grandes regiones biogeográficas (neotropical y neártica) y por otro, esta incluida en un corredor de vegetación que se distribuye desde las costas del sur de Sonora hasta Panamá en Centroamérica, por lo que podemos encontrar grupos de especies con afinidades netamente neotropicales, por ejemplo traupidos (tangaras) y grupos de especies con afinidades neárticas como algunos gorriones (ver Arizmendi et al., 1990).

En efecto, la región de Chamela se encuentra cerca del límite norte de la distribución de algunas familias y especies neotropicales y en el límite sur de la distribución de muchas otras neárticas. De esta manera, las familias Tinamidae (1 sp), Thraupidae (5 spp), Formicariidae (0 sp) y Cotingidae (0 sp) son ejemplos de familias de origen neotropical pobremente representadas en Chamela, algunas de las cuales (por ejemplo Thraupidae y Cotingidae) incluyen numerosas especies de aves altamente frugívoras en sitios de menor latitud, como por ejemplo, Finca La Selva en Costa Rica (ver Wheelwright et al. 1984).

Las familias mejor representadas con especies frugívoras en Chamela son Tyrannidae y Emberizidae, y son también las más diversas en número de especies, la primera con muchas especies principalmente insectívoras y/o frugívoras oportunistas, y la segunda, incluye especies tan diversas ecológicamente como calandrias (Icterinae), gorriones (Emberizinae y Cardinalinae) y verdines (Parulinae) con hábitos que van desde casi totalmente insectívoras, granívoras, hasta nectarívoras y frugívoras con todas sus combinaciones.

En un trabajo paralelo al presente, Arizmendi et al. (1990), reportan un total de 269 especies de aves para la región de Chamela, agrupadas en 51 familias y 21 ordenes. dicho trabajo, incluye a las especies que se encuentran tanto en selva como acuáticas y marinas. Siguiendo sus resultados, dentro de los límites de la estación, es decir, en la selva baja y mediana, ocurren al menos 153 especies agrupadas en 25 familias y 12 ordenes.

Los resultados de las observaciones de los hábitos frugívoros de las aves de Chamela que se encuentran en la selva, indican que al menos un 25% de la avifauna local consume frutos en alguna etapa del ciclo anual. Si se consideran además a las especies de selva que la literatura reporta como frugívoras (ver Arizmendi et al., 1990) el número

de especies aumenta de 38 a 49 y el porcentaje es entonces 32%, lo cual es menos de la mitad de la contribución de las aves principalmente insectívoras de la estación al total de la comunidad de aves (69%).

Al igual que en Chamela, otros estudios (Snow & Snow, 1971; Karr, 1976; Herrera, 1984a; Herrea, 1985) indican que en las comunidades de aves, los frugívoros son por lo común menos numerosos en términos de especies pero más abundantes en términos de individuos que los insectívoros, lo cual está relacionado con el hecho de que los frutos tienden a ser conspicuos (y a veces abundantes) pero el número de estrategias para explotarlos eficientemente es limitado, por lo que hay pocas oportunidades de especialización. Lo contrario es cierto para las aves insectívoras (Herrera, 1985). Estas diferencias surgen de las contrastantes relaciones ecológicas que frutos e insectos mantienen con sus consumidores, es decir mutualismo y depredación respectivamente (Snow, 1971, Herrera, 1985).

En diversas regiones y tipos de habitat los frutos carnosos son consumidos por una fracción sustancial de la avifauna. La variación geográfica en la contribución relativa de los frugívoros a las avifaunas locales está relacionada con la importancia proporcional de las especies de plantas que producen frutos (Herrera, 1985). De esta manera, la importancia de las aves frugívoras es especialmente prominente en bosques, selvas y matorrales donde las especies de plantas productoras de frutos carnosos son más diversas (Howe & Smallwood, 1982; Herrera, 1984). Existe un gradiente latitudinal en la tasa de producción de frutos desde los bosques templados a través de los matorrales mediterráneos hasta las selvas tropicales, que varía paralelamente con la contribución relativa de los frugívoros a las avifaunas locales o regionales (Pearson, 1977; Thompson & Wilson 1979; Herrera, 1984; 1985).

La riqueza florística de Chamela es mayor a la de otras selvas neotropicales con más del doble de precipitación anual (Lott, 1985), por lo que se esperaría que comparativamente hubiera una elevada diversidad de frugívoros. Además es una región extremadamente estacional, por lo que la mayor disponibilidad de recursos (frutos, insectos y sitios seguros para anidar) se concentra en la época de lluvias.

Como ya se dijo, la disponibilidad de frutos a lo largo del año es baja, se concentra al inicio de la época de lluvias, y su distribución es aparchonada. El estress de la temporada de secas no solo repercute en la producción de frutos sino también en la abundancia de insectos, lo que condiciona a la mayoría de las especies a moverse local o altitudinalmente en busca de recursos. Esto afecta la composición de la comunidad de aves y en este caso a las especies frugívoras,

que por lo general se refugian en los sitios más húmedos que son los parches de selva mediana y los arroyos.

Intuitivamente, es posible suponer que estos patrones a nivel de habitat condicionan fuertemente la dieta de estas especies en el sentido de que deberán explotar los recursos disponibles en "el momento", ya sean frutos, insectos, néctar, flores, etc. o bien desplazarse a otras áreas en su busca. Es decir, las especies tienen dos posibles soluciones ante la escasez de alimento y son 1) cambiar de alimento o 2) desplazarse a otras áreas. Lo que implica que la mayoría de las especies deberán tener una baja especificidad en su alimentación y por lo tanto una baja dependencia por los recursos que explotan.

A pesar de que los análisis no mostraron diferencias significativas en la diversidad de frugívoros entre transectos (entre habitats) ni entre estaciones, cualitativamente podemos observar cambios importantes en la composición de especies, sobre todo en las abundancias relativas entre los meses (Cuadros 10, 11, y 12), y una variación de la riqueza específica por transecto en relación a lo esperado. Sin embargo es posible que el tamaño de muestra sea demasiado pequeño, es decir que un censo por transecto cada mes no es suficiente para detectar la variación real en la abundancia relativa de las especies y encontrar los posibles patrones descritos.

La interacción

El interés en la ecología de la alimentación de las aves tropicales proporcionó la base para la interpretación de la competencia por agentes dispersores de semillas entre las plantas (Howe & Smallwood, 1982). Snow (1971), Sugirió que los frutos están "diseñados" en su presentación y valor nutritivo para atraer al mayor número y variedad posible de dispersores (Howe & Smallwood, 1982). Otra posible estrategia de dispersión de las plantas tropicales que compiten por dispersores sugiere dos alternativas. La primera es el "modelo de baja inversión" (McKey, 1975) en el cual las plantas invierten poca energía en semillas y frutos individualmente, produciendo cosechas grandes que atraerán una gran variedad de frugívoros oportunistas que explotarán un recurso superabundante pero de poco valor nutritivo. Por otra parte, en el modelo de "alta inversión" las plantas limitan la producción de frutos a través de cosechas pequeñas pero producen semillas grandes, rodeadas de pulpa excepcionalmente nutritiva restringiendo de esta manera la dispersión a unas cuantas especies de aves especializadas en explotar esta fuente de alimento (McKey, 1975).

A pesar de que existen varios estudios que parecen respaldar este esquema (ver Howe & Smallwood, 1982) trabajos posteriores (por ejemplo Herrera, 1984) han demostrado que la dicotomía de McKey de las estrategias de dispersión, no es un marco conceptual suficiente, en virtud de que las interacciones entre aves y plantas son más diversas de lo que el esquema contempla (Herrera, 1981).

En el presente estudio no se hizo ninguna evaluación de la calidad nutricional de los frutos, sin embargo, las características de los frutos y los ensamblajes de especies frugívoras que se alimentan de ellos pueden utilizarse para interpretar el tipo de relación que existe entre los dos grupos.

En Chamela la gran mayoría de las plantas estudiadas presentan frutos con semillas pequeñas (menores de 10 mm), por otro lado, casi el 70 % de las plantas fueron visitadas por cuatro o menos especies de aves. Esto es, casi todas las especies de plantas presentaron ensamblajes pequeños de frugívoros a pesar de que presentan frutos y semillas pequeños. Estos resultados generales (guardando proporciones) parecen contradictorios en relación con el esquema de McKey ya que se esperaría encontrar una división entre las especies con frutos grandes y ensamblajes pequeños y las especies con frutos pequeños con ensamblajes grandes de frugívoros.

A una escala más fina, algunas especies como *Forchhammeria pallida* y *Spondias purpurea* concuerdan con las características del modelo de alta inversión, ya que ambas presentan semillas grandes y ensamblajes pequeños. Sin embargo la mayoría parecen ser plantas de baja inversión.

Observar la variedad de aves que integran el ensamblaje de frugívoros de una determinada planta está relacionado con el esfuerzo de observación, es decir que el número de especies se incrementa con el tiempo de observación hasta un cierto límite, a partir del cual las visitantes raras se diferencian claramente de los frugívoros comunes en su frecuencia de aparición.

Por otra parte, existen otros factores como la calidad, la abundancia, la accesibilidad, la estructura y tamaño de los frutos y la disponibilidad de fuentes alternas de alimento que influyen en este sentido, no obstante, en Chamela al menos durante el año de estudio, la abundancia de frutos fue aparentemente baja, y a pesar de que la mayoría de los distintos frutos (con pocas excepciones) parecen ser generalistas en cuanto a las aves que los dispersan, los ensamblajes de aves frugívoras resultaron muy limitados y las frecuencias de visita también. Una posible explicación es que al ser tan escasos los frutos, resulta demasiado costoso energéticamente buscarlos para alimentarse de ellos, por lo que las aves cambian su dieta por otro recurso (por ejemplo insectos) y solo consumen frutos ocasionalmente, por otra parte hay especies que mostraron ser muy constantes en su dieta manteniendo sus hábitos principalmente frugívoros y complementando con alguna fuente alterna de energía. Cabe mencionar que la abundancia de recursos alternativos (como insectos) no fue evaluada pero al parecer también fueron escasos al menos durante la etapa más crítica de la temporada de secas. Esta apreciación (parcialmente subjetiva, ya que se observó una elevada mortalidad de algunos mamíferos insectívoros en la zona) nos lleva a una segunda hipótesis respecto del tamaño de los ensamblajes de frugívoros y su relación con las plantas, y consiste en suponer que ante la escasez de alimento, tanto de origen animal como vegetal resultado de la prolongada sequía, muchas especies de aves se desplazaron hacia otras áreas menos afectadas por el estrés hídrico en busca de recursos, lo que implica movimientos locales o altitudinales posiblemente en dirección de los sitios más húmedos como son los parches de selva mediana o la vera de los arroyos, donde aparentemente la disponibilidad de recursos (alimento, refugio etc.) es menos variable (ver Ceballos y Miranda, 1986).

La morfología del pico, ha sido citada por varios autores (Herrera, 1984; Leck, 1971; Wheelwright, 1985) como un atributo morfológico muy importante e incluso adaptativo en los hábitos frugívoros de las aves. Se ha hipotetizado que aves con picos más anchos pueden consumir espectros más

amplios de recursos en cuanto al tamaño de los frutos. Otros autores, como Levey (1987) consideran que la morfología del pico tiene mucha importancia en las técnicas de manejo o manipulación de los frutos por las aves frugívoras, por lo que debe considerarse para evaluar el resultado de la interacción.

Las técnicas de manipulación del fruto, las características de éstos, y la morfología del pico son factores primarios que influyen en las tasas de remoción de frutos y el tiempo de permanencia en la planta (ver Levey, 1987).

Aparentemente, las aves que invierten más tiempo por visita potencialmente mueven más semillas, dentro de los límites impuestos por los tiempos de procesamiento de frutos de cada una de éstas, así como de la proporción de lastre que representan las semillas en relación a la cantidad de pulpa ingerida, de aquí que algunas especies con tiempos promedio por visita muy prolongados, podrían tener un efecto negativo sobre la sombra de semillas, contribuyendo a la depositación de propágulos en la vecindad inmediata de la planta progenitora, con las subsecuentes consecuencias demográficas; por ejemplo, mortalidad densodependiente por depredación o patógenos, o por competencia entre hermanos (Smallwood and Howe, 1983; Dirzo y Dominguez, 1986).

En Chamela, la tendencia general es que las aves más grandes 1) realizan un número mayor de intentos por visita para tomar los frutos, 2) consumen un número mayor de frutos por visita y por lo tanto 3) muestran tiempos de permanencia en la planta mayores que las especies pequeñas, de tal manera que las especies que consumen un número mayor de frutos por visita, al permanecer por más tiempo en la planta contribuirían a la depositación de semillas debajo de o en la vecindad de las plantas progenitoras. Sin embargo, el tiempo de procesamiento de los frutos se incrementa con la masa corporal (Herrera, 1984), por lo que a nivel general podría suponerse que el efecto en la dispersión es similar entre las aves de distintos tamaños, con la excepción de que las aves grandes remueven más semillas.

Otro aspecto importante que debe tomarse en cuenta en el caso de los frutos con una o muchas semillas pequeñas es que éstas son depositadas juntas en las heces como por ejemplo las semillas de *Ficus* en las heces de *O. poliocephala* lo que posiblemente tiene consecuencias en la demografía de estas plantas ya que las semillas o incluso las plantulas son más susceptibles a ser depredadas, al ataque por hongos, a la influencia de enfermedades contagiosas y por último a la competencia entre hermanos (ver Janzen, 1983).

Como se ha visto, la mayoría de las especies frugívoras de Chamela (60%) son aves poco especializadas, más bien oportunistas en sus hábitos alimenticios, en general son de tamaño pequeño y la manera de alimentarse de éstos es muy variada, ya sea que traguen los frutos enteros o en partes, perchando, o revoloteando y prácticamente en cualquier época del año.

Los frugívoros legítimos son solo una pequeña proporción de la avifauna, presentan afinidades taxonómicas diversas, de hecho tres de las ocho especies son No Passeriformes. Por otro lado, cinco de las ocho son especies residentes del área por lo que su impacto sobre las plantas se manifiesta a lo largo de todo el año, las otras tres son migratorios altitudinales que observan dietas altamente frugívoras durante su estancia en la zona. Los frugívoros legítimos son el grupo de especies más importante de la comunidad desde el punto de vista de las plantas y la dispersión de semillas.

Los depredadores de semillas presentan igualmente, afinidades taxonómicas diversas, por otro lado, también se alimentan de semillas de frutos secos, por lo que su impacto en la comunidad de plantas no solo se restringe a los frutos carnosos; finalmente, todas son residentes del área, lo que podría explicarse debido a que no están supeditadas a la disponibilidad de frutos carnosos, por lo tanto el impacto a nivel de la demografía de las plantas de este grupo de especies debe tener mucha importancia y solo puede ser evaluado a través de estudios específicos.

Finalmente el tercer grupo de especies es decir las oportunistas, aparentemente dispersan las semillas de algunas plantas pero depredan las de otras, además de que la muchas de estas aves se alimentan exclusivamente de la pulpa de los frutos, descartando las semillas *in situ*, es decir a la sombra de la planta progenitora. Este grupo de aves es en términos relativos el menos diverso taxonómicamente, ya que todas las especies son Passeriformes, sin embargo incluye a especies tan distintas morfológica y ecológicamente como calandrias (Emberizidae) y papamoscas (Tyrannidae), con hábitos alimenticios muy diversos. En términos generales estos frugívoros deben tener un impacto negativo sobre la dispersión de semillas de las plantas a través de todo el año, ya que existen en él especies residentes, visitantes y migratorias.

Aspectos generales a nivel de comunidad

Las aves y las plantas interactúan tanto en la escala de tiempo evolutiva como ecológica (Herrera, 1985). Las aves dispersoras de semillas tienen en alguna medida la capacidad de "moldear" sus propios habitats, como ha sido demostrado por diversos estudios, lo cual es una característica única de este grupo de aves (Herrera, 1985). La interacción entre las aves frugívoras y sus habitats parecen ser más complejas de lo que originalmente se planteó. La mayoría de las especies de aves frugívoras (legítimas) dispersan las semillas de varias especies de plantas en el transcurso de una temporada o por periodos aún mas cortos, promoviendo de manera simultanea el reclutamiento de una amplia variedad de especies de plantas más que de una o unas cuantas especies (Herrera 1985). Las aves "ensamblan" grupos multiespecíficos de plantas, al ingerir sus semillas y transportarlas, de tal manera que "restauran" secciones de sus habitats (en estado de semillas), al esparcir las sobre sus áreas de forrajeo (Herrera, 1985). Sin embargo, son muchos los factores que interactúan para determinar los patrones de dispersión, las densidades y la composición de las comunidades de plantas y la dispersión de semillas es solo el primer paso en el proceso (Harper, 1987; Howe & Smallwood, 1982).

Posiblemente en Chamela éste sea el caso, ya que las aves y las plantas parecen coincidir morfológicamente y espacio-temporalmente, sin embargo, trabajos más específicos deberán enfocarse a resolver ésta y otras preguntas a traves de cuidadosos estudios cuantitativos y a esclarecer otros aspectos de la ecología del sistema planta-dispersor en una selva como la de Chamela.

Conectancia y coevolución

En general, los resultados del análisis comparativo del comportamiento del sistema planta-frugívoro en relación al número de interacciones y la conectancia con respecto al número de especies involucradas se ajusta al patrón general descrito por Jordano, (1987).

Es decir, que al incrementarse el número de especies (S) en el sistema, se incrementa el número de interacciones mutualistas y que a pesar de esto, el valor relativo de las interacciones reales con respecto al total de las interacciones posibles (la conectancia) decrece conforme se incrementa el número de especies.

De acuerdo con Jordano, la conectancia debe decrecer con respecto a S si cada especie en el sistema tiene un número de mutualistas independiente del número total de especies, porque en realidad el número de interacciones tiene una escala en proporción a $S = m + n$ (número total de especies), mientras que el número potencial de interacciones varía en la escala $(m)(n)$, de tal manera que las interacciones se hacen más raras conforme aumenta la riqueza de especies porque la fracción promedio de mutualistas por cada especie es progresivamente menor. por lo que los valores menores de conectancia reflejan una menor especificidad.

Los resultados aquí expuestos indican que efectivamente en Chamela, hay una baja especificidad, y que las especies (tanto plantas como aves frugívoras) tienden a ser generalistas en cuanto al posible tipo de dispersor (en el caso de las plantas), o a la selección del alimento (en el caso de los frugívoros). El hecho de que Chamela presente uno de los valores de por ciento de conectancia más bajos indica que la mayoría de las interacciones entre las especies son poco específicas tal como lo mostraron las observaciones de frugivoría.

Por otro lado, Jordano (1987) reporta diferencias significativas en los valores de conectancia al comparar los ensamblajes de especies planta-dispersor de sitios tropicales y no tropicales, encontrando valores de conectancia mayores para los sitios no tropicales. y sugiere que estos ensamblajes son similares en estructura y patrones de interacción y que las diferencias observadas son atribuibles a la variación en el número de especies.

En este sentido, Chamela se ubica entre los sitios tropicales y no tropicales, lo cual concuerda bien con su localización geográfica, además, Chamela presenta el doble de especies pero el mismo número de interacciones que una localidad del suroeste de España, por lo que comparativamente el valor del por ciento de conectancia es mucho menor en Chamela de acuerdo con lo esperado.

El patrón general de conectancia y la distribución de los valores de dependencia pueden visualizarse como el resultado de un proceso que limita el grado máximo de especificidad mutua para cualquier par de especies (Jordano, 1987). describir como funciona este proceso es el primer paso para entender como actúa la coevolución difusa, el porqué las interacciones son débiles, asimétricas y tienden a centrarse en subgrupos de especies (Jordano, 1987)

Existe un consenso general de que la mayoría de las interacciones planta-polinizador y planta-dispersor son ejemplos de coevolución difusa, excluyendo efectos pareados en la generación de coadaptaciones (Jordano, 1987). Sin

embargo, pueden esperarse coadaptaciones entre grupos de especies que involucran efectos mutuos entre especies (Jordano, 1987). Los análisis de dependencia y simetría en las interacciones mutualistas han demostrado la baja probabilidad de que opere coevolución pareada, por otro lado, las interacciones débiles, especialmente aquellas fuertemente asimétricas (posiblemente los más importantes en el caso de Chamela) juegan un papel central en los sistemas mutualistas, ya que brindan diferentes vías para la persistencia de especies raras y rutas de respuesta alternativas para perturbaciones tales como la desaparición de un mutualista (Jordano, 1987).

BIBLIOGRAFIA

- Arizmendi, M.C., Berlanga, H., Márquez-Valdelamar L., Navarijo L. y F. Ornelas. 1990. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Cuadernos del Instituto de Biología 4. UNAM, México D.F.
- Balda, R.P. 1980. Are seed catching systems co-evolved? Proc. XVI Int. Orn. Congr. Berlin.
- Begon, M., J.L Harper and C.R. Townsend. 1986 Ecology: Individual, Populations and communities. Suderland, Massachusetts.
- Boucher, D.H., S. James and K.H. Keeler. 1982. The ecology of mutualism. Ann. Rev. Ecol. Syst.13: pp. 315-347.
- Bullock, S.H. 1978. Plant abundance and distribution in relation to types of seed dispersal in chaparral. Madroño, 25. 104-105.
- Bullock, S.H. 1982. Population structure and reproduction in the neotropical dioecious tree *Compsonera sprucei*. Oecologia, 55. 238-242.
- Bullock, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in México. Biotropica 17: pp. 287-301.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of México. Arch. Meteorol. Geophys. Bioklimatol. Ser. B 36: pp. 297-316.
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. Fol. Ent. Mex. No. 77. 5-17.
- Bullock, S.H. and J. A. Solís-Magallanes 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. Biotropica 22 (1): 22-35.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los mamíferos de Chamela, Jalisco. Inst. Biología. U.N.A.M., México. D.F.
- Cody, M.L. 1981. Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors and productivity. Bioscience 31: pp. 107-113.

- Denslow, J.S., T.C. Moermond and D. Levey. 1986. Spatial components of fruit display in understory trees and shrubs. in Estrada, A. and T. H. Fleming (eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*. W. Junk publishers, The Netherlands. pp.37-44.
- Dirzo, R. 1983. Sobre el significado del "co" en co-evolución. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 44: pp. 91-94.
- Dirzo, R. and Dominguez, C.A. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. in Estrada, A and T.H. Fleming (eds.) *Frugivores and seed dispersal*. W. Junk publishers, The Netherlands pp 237-250.
- Dominguez, C. A. 1990. Consecuencias ecológicas y evolutivas del patrón de floración sincrónico y masivo de *Erythroxylum havanense* Jacq. (*Erythroxylaceae*). Tesis doctoral. Centro de Ecología/UACPyP. U.N.A.M.
- Eguiarte, L. E. y C. Martinez del Rio. 1985. Feeding Habits of the Citreoline Trogon in a Tropical Deciduous Forest During Dry Season. *Auk* 102: pp. 872-874.
- Emlen, J.T. 1971. Population densities of birds derived from transects counts. *Auk* 88
- Emlen, J.T. 1977. Estimating breeding season bird densities from transect counts. *Auk* 95: pp. 455-468.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. *Am. J. Primatol.* 6: pp. 77-91.
- Estrada, A. and T. H. Fleming. 1986. *Frugivores and Seed Dispersal*. W. Junk Publishers, The Netherlands.
- Fleming, T.H. 1979. Do tropical frugivores compete for food?. *Am. Zool.* 19: pp. 1157-1172.
- García, E. 1973. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía. UNAM, México.
- Gryj, E. 1990. Dispersión de frutos del arbusto *Erythroxylum havanense* Jacq. en Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM, México.
- Herrera, C.M. 1981. Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos* 36:51-58.
- Herrera, C.M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: pp. 773-785.

Herrera, C.M. 1984. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. Ecology 65: pp. 609-617.

Herrera, C. M. 1985. Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. in Cody, M.L. (ed.). Habitat selection in birds. Academic press Inc. Florida. pp. 341-365.

Herrera, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: The case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. Oikos 44: pp. 132-141.

Herrera, C.M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: Why they don't behave the way they should?. in Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Frugivores and Seed Dispersal. W. Junk Publishers, The Netherlands. pp. 169-186.

Howe, H.F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. Ecology 58: pp. 539-550.

Howe, H.F. 1979. Fear and Frugivory. Am. Nat. 114: pp. 3 - 931.

Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. Ecology 61: pp. 944-959.

Howe, H.F. 1981. Fruit production and animal activity in two tropical trees. in. E. Leigh., A. S. Rand, and D.S. Windsor, (eds.) The ecology of a tropical forest: Seasonal rhythms and longterm changes. Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Howe, H.F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. Biological Conservation 30: pp. 261-281.

Howe, H.F. 1985. Gamphothere fruits: a critique. Am. Nat. 125: pp. 853-865.

Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. in Murray, D.R. (ed.) Seed Dispersal. Academic Press, Australia. pp. 123-189.

Howe H.F. and G.F. Eastbrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. Am. Nat. 111: pp. 817-832.

Howe H.F. and D. De Steven. 1979. Fruit production, migrant bird visitation and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panamá. Oecologia 39: pp. 185-196.

Howe H.F. and Vande Kerkhove, 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. Ecology 60: pp. 180-189.

- Howe H.F. and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: pp. 201-228.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. Evolution 21: 620-637.
- Janzen, D.H. 1976. The microclimate differences between a deciduous forest and adjacent riparian forest in Guanacaste Province, Costa Rica. Brenesia 8: 29-33.
- Janzen, D.H. 1978. The size of a local peak in seed shadow. Biotropica 10: 78.
- Janzen, D.H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. in Futuyama, D.J. and M. Slatkin (eds.) Coevolution. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England. pp. 232-262.
- Janson, C.H. 1983. Adaptation to fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. Science 219: 187-189.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: Conectance, dependence, asymmetries and coevolution. Am. Nat. 129: pp. 657-677.
- Kantak, G.E. 1979. Observations on some fruit-eating birds in México. Auk 96: pp. 183-186.
- Krebs, C.J. 1985. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, Publishers, New York. 800 p.
- Leck, C.F. 1971. Overlap in the diet of some neotropical birds. Living bird 10:89-106.
- Leck, C.F. 1972. The impact of some North America migrants at fruiting trees in Panama. Auk 89, pp. 842-850.
- Levey, D.J. 1986. Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. in Estrada, A. and T.H. Fleming (eds.) Frugivores and Seed Dispersal. W. Junk Publishers, the Netherlands. pp. 147-158.
- Levey, D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. Am. Nat. 129: pp. 471-485.
- Lott, E.J. 1985. Listados Florísticos de México. III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, U.N.A.M. 47 pp.

Lott, E.J., S.H. Bullock and J.A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic Diversity and Structure of Upland Arrollo Forest of Coastal Jalisco. Biotropica 19: pp. 228-235.

Ludwig J.A. and J.F. Reynolds, 1988. Statistical ecology: A primer on methods and computing. Wiley-Interscience, publ. New York.

MacMahon, J.A., 1981. Successional processes: comparisons among biomes with special reference to probable roles and influences on animals. in: Forest succession: concepts and application. pp. 277-304. NY: Springer. 517 p.

McDiarmid, R.W., Ricklefs, R.E. and 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. 155-191. in L.E. Gilbert and P.H. Raven, (eds.) Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, Austin.

Miles, J., 1979. Vegetation dynamics. Chapman & Hall, London. 80 p.

Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx. 28: pp. 29-179.

Morton, E.S., 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit-eating in tropical birds. Am. Nat. 107: pp. 8-22

National Geographic, 1983. A field guide to the birds of North America. Nat. Geo. Soc. Washington D.C. 464 p.

Pearson D.L. 1977. A pantropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites. Condor 79: 232-244.

Pennington, T.D. y J. Sarukhán, 1968. Arboles tropicales de México. I.N.I.F., México.

Peterson, R.T. and E.L. Chalif. 1973. A field guide to Mexican birds. Houghton Mifflin Company, Boston. 298 p.

Pianka, E.R. 1983. Evolutionary Ecology. Harper and Row, Publishers, New York. 416 p.

Pratt K.T. and E.W. Stiles, 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. Am. Nat. 122: 797-805.

- Pratt K.T. and E.W. Stiles, 1985. The influence of fruit size and structure on composition of frugivore assemblages in New Guinea. Biotropica 14 (4): 314-321.
- Rebón, M.F., 1987. Observaciones de frugivoría sobre un árbol neotropical y aspectos avifaunísticos en un bosque de niebla de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 111 p.
- Reegal, P.J., 1977. Ecology and evolution of flowering plant dominance. Science 196, pp. 622-629.
- Ridley, H.N., 1930. The dispersal of plants throughout the world. L. Reeve, Ashford, Kent.
- Robbins, C.S., B. Bruun and H.S. Zim. 1983. A guide to field identification birds of North America. Golden Press, N.Y. 360 p.
- Rzedowski, J., 1978. Vegetación de México. Limusa, México.
- Sarukhán, J., M. Martínez-Ramos and D. Piñero. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. in R. Dirzo and J. Sarukhán (Eds.) Perspectives in plant population ecology. pp 83-105 Sinauer Associates, Sunderland.
- Smith, A.J., 1975. Invasion and ecesis of bird-disseminated woody plants in a temperate forest sere. Ecology 56: pp. 19-34.
- Snow, D.W., 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. Ibis 113: pp. 194-202.
- Snow, D.W., 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. Biotropica 13: pp. 1-14.
- Snow, D.W., 1976. The web of adaptation. Cornell University Press. Ithaca, N.Y.
- Solis, J. A. 1980. Las leguminosas de Chamela, Jalisco. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias UNAM, México.
- Sporne, K.R. 1965. The morphology of gymosperms. Hutchinson University Library. London.
- SPP (Secretaría de programación y presupuesto) 1981. Síntesis geográfica del Estado de Jalisco. México, 306 p.
- Stebbins, G.L. 1974. Flowering plants: Evolution above the species level. Belknap Press. Harvard University Press, Cambridge, Mass.

Stiles, E.W. 1982. Fruit flags: two hypothesis. Am. Nat. 120: 500-509.

Thompson, J.N., and M.F. Wilson. 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. Science, 200: pp. 1161-1163.

Thompson, J.N., and M.F. Wilson. 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions. Evolution 33: pp. 973-982.

Vázquez-Yánes, C., A. Orozco, C. Geneieve and L. Trejo. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. Biotropica 7: pp. 73-76.

Trejo, L. 1976. Diseminación de semillas por aves en "los Tuxtlas", Ver. in A. Gomez-Pompa, C. Vázquez-Yánes, S. del Amo y A. Butanda (eds.) Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Editora Continental. México.

Turcek, F.J. 1963. Color preferences in fruit and fruit-eating birds. Proc Inc Ornithol Congr. 13: 285-292.

Van der Pijl, L. 1982. Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 215 p.

Van Dorp, D. (no publ). The role of ornithochory in vegetation dynamics.

Wheelwright, N.T. and G. Orians, 1982. Seed dispersal by animals: contrasts with pollen dispersal, problems of terminology and constraints on coevolution. Am. Nat. 119: 402-413.

Wheelwright, N.T., W. A. Haber., K.C. Murray and C. Guindon, 1984. Tropical fruit eating birds and they food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. Biotropica 16: 173-192.

Wheelwright, N.T., 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. Ecology 66: pp. 808-818

Wheelwright, N.T., Orians, G.H., 1982. Seed dispersal by animals: contrast with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. Am. Nat. 119: pp. 402-413

Wilson M.F. and M.N. Melampy, 1983. The effect of bicolored fruit displays on removal by avian frugivores. Oikos 41: 27-31.

Zar, J.H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J. 620 p.