

106
290



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Patrones de vuelo de aves
frugívoras en relación a los árboles
en pie en pastizales tropicales.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIOLOGO

P R E S E N T A :
FRANCISCO JAVIER LABORDE DOVALÍ



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



FACULTAD DE CIENCIAS
México, D.F. DIVISION ESCOLAR

1996

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. VIRGINIA ABRIN BATULE

Jefe de la División de Estudios Profesionales

Facultad de Ciencias


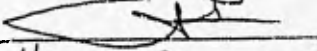
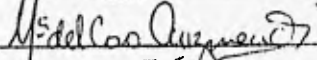

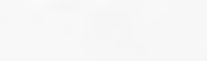
Presente

Los abajo firmantes, comunicamos a Usted, que habiendo revisado el trabajo de Tesis que realiz(ó)ron el pasante(s) Francisco Javier Laborde Dovalí

con número de cuenta 8253931-5 con el Título: _____

"Patrones de vuelo de aves frugívoras en relación a los árboles en pie en pastizales tropicales".

Otorgamos nuestro Voto Aprobatorio y consideramos que a la brevedad deberá presentar su Examen Profesional para obtener el título de BIOLOGO

GRADO	NOMBRE(S)	APELLIDOS COMPLETOS	FIRMA
	<u>Dr. Sergio Guevara Sada</u>		
	<u>Dr. Carlos Vázquez Yanes</u>		
	<u>Dr. Gerardo Ceballos González</u>		
	<u>Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga</u>		
Suplente	<u>Dra. Silvia Elena Purata Velarde</u>		
Suplente			

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Dr. Sergio Guevara por haberme introducido al estudio de la ecología del paisaje "selva-potrero" en Los Tuxtlas, y por la dirección de esta tesis. Sus ideas y constante entusiasmo fueron una invaluable fuente de inspiración.

A los sinodales, Dr. Carlos Vázquez-Yanes, Dr. Gerardo Ceballos, Dra. María del Coro Arizmendi y Dra. Silvia Purata, por la revisión del manuscrito y sus valiosas aportaciones.

A Bianca Delfosse y María Luisa Martínez por su cuidadosa revisión y valiosas sugerencias, que me ayudaron a mejorar el contenido y estilo del manuscrito.

A Silvia Iriarte, Graciela Sánchez e Irene Sánchez por su compañía y colaboración en el trabajo de campo.

A los estudiantes; Lourdes, Raúl, Nérida, Irma, Gudelia, Rosario, Juan Manuel, Marcelo y Felipe, por su colaboración en la exhaustiva revisión de las muestras de las trampas para semillas.

A Guillermo Ibarra y Santiago Sinaca por su paciente ayuda en la identificación de las plantas. La impecable colección de referencia de semillas de las plantas de Los Tuxtlas, realizada por ellos, fue pieza clave en la elaboración de esta tesis.

A los Señores Luis Juan Argüelles, Ceferino Escobar y Santos Tepos por haberme permitido estudiar a las aves que llevan semillas del 'monte' a los 'amates' de sus potreros, así como por su valiosa colaboración en la resolución de diversos problemas logísticos en el campo.

Al Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias y a la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la UNAM, así como al Departamento de Ecología Vegetal del Instituto de Ecología, A.C. por el apoyo brindado en la realización de esta tesis.

Muy especialmente quiero agradecer a Graciela Sánchez y María Luisa Martínez por su amistad y compañerismo como colegas en el Instituto de Ecología, A.C., así como por su apoyo logístico y moral para terminar esta tesis.

A Bianca por su constante apoyo y cariño, así como por su contagioso entusiasmo por la vida, la elaboración y terminación de esta tesis se deben en gran parte a ella.

Esta tesis se realizó con apoyo de una beca-tesis de licenciatura del CONACyT, como parte del proyecto coordinado por el Dr. Sergio Guevara: "Efecto de los árboles en pie en la recolonización de pastizales tropicales" (CONACyT - P22OCCOR882221). El Instituto de Ecología, A.C. aportó la mitad del costo de impresión de esta tesis.

a Bianca
con todo mi amor

a mis padres, Javier y María
a mis hermanos, La Güera, Beto, Maité, Lalo, Mágina, Enrique
siempre están conmigo



La llanura parecía formar ondulaciones a causa del reflejo del aire, y cuando, tras una hora de camino, llegamos a aquellas palmeras que se elevaban como mástiles en el horizonte, vimos con sorpresa cuántas cosas están ligadas a la existencia de una sola planta. Los vientos, detenido su rápido curso por el follaje y las ramas, acumulan la arena en torno a los troncos. El perfume de los frutos y el verde brillante atraen desde lejos a las aves de paso ...

... Si se examina el suelo de la parte contraria al viento, se encuentra húmedo incluso mucho después de la estación lluviosa. Insectos y gusanos, tan raros en el resto de los llanos, se amontonan y se reproducen aquí. De este modo, un solo árbol, con frecuencia raquítico, que hubiera pasado inadvertido al viajar en las selvas del Orinoco, en el llano propaga la vida a su alrededor.

Ab. Von Humboldt (1859). *Del Orinoco al Amazonas, Viaje a las Regiones Equinocciales del Nuevo Continente.*

CONTENIDO

INTRODUCCION	1
DISPERSION DE SEMILLAS POR VERTEBRADOS FRUGIVOROS	1
FRAGMENTACION DE SELVAS	4
ANTECEDENTES	8
ARBOLES AISLADOS EN POTREROS	8
Arboles aislados: su efecto en la vegetación (9).	
OBJETIVOS	11
OBJETIVOS PARTICULARES	11
SITIO DE ESTUDIO	13
LOCALIZACION	13
CLIMA	13
VEGETACION	15
AVIFAUNA	15
TRANSFORMACION DEL PAISAJE	16
El paisaje actual (17).	
METODOLOGIA	19
ARBOLES SELECCIONADOS	19
Vegetación circundante a cada árbol (20).	
FRUCTIFICACION DE ARBOLES DE <i>FICUS</i> SPP. EN POTREROS	21
OBSERVACIONES DE AVES	23
Muestreos (23). Dieta de las especies visitantes (25). Aves frugívoras (potenciales dispersoras de semillas) (25).	
DEPOSICION DE SEMILLAS BAJO LOS ARBOLES	27
RESULTADOS	28
DISPONIBILIDAD DE FRUTOS DE <i>FICUS</i> SPP. EN LOS POTREROS	28
AVES VISITANTES	30
Dieta de las especies visitantes (32). Aves frugívoras (potenciales dispersores de semillas) (34). Conjuntos de visita y alimentario (<i>F. yoponensis</i> vs. <i>F. aurea</i>) (37). Frecuencia de las visitas de aves frugívoras (40). Duración de las visitas de aves frugívoras (40). Direcciones de vuelo de aves frugívoras (45).	
DEPOSICION DE SEMILLAS BAJO LA COPA DE LOS ARBOLES	50
DISCUSION	56
DISPONIBILIDAD DE FRUTOS DE <i>FICUS</i> SPP. EN LOS POTREROS	56
<i>Ficus</i> spp. como recurso alimentario para aves (57).	
AVIFAUNA FRUGIVORA EN POTREROS	59
Anidación en potreros (61). Desplazamiento de aves frugívoras en potreros (61).	
ARBOLES DE SELVA AISLADOS EN POTREROS	63
Atracción de aves y semillas (63). Duración de las visitas sobre la copa (67). Tamaño de las aves y de las semillas (70). Establecimiento bajo la copa de árboles aislados (72).	
DISPERSION DE SEMILLAS EN PAISAJES FRAGMENTADOS	74
Aves dispersoras en el mosaico 'selva-potrero' (74). Flujo de semillas de selva al potrero (75). Dinámica del paisaje y zoocoria (77).	
CONSIDERACIONES FINALES	78
ANEXO: Apuntes para la historia natural de las aves frugívoras en los potreros	80
LITERATURA CITADA	86
APENDICES	93

INTRODUCCION

DISPERSION DE SEMILLAS POR VERTEBRADOS FRUGIVOROS

Después de la polinización de sus flores, numerosas especies de angiospermas desarrollan algún tipo de tejido carnoso o pulpa que recubre total o parcialmente a sus semillas. El origen anatómico de dicho tejido difiere entre las especies (paredes del gineceo, receptáculos florales, cubiertas de la semilla, etc.) y es un recurso alimentario para algunos animales denominados frugívoros, entre los que destacan varias especies de vertebrados, quienes atraídos por la pulpa o tejido carnoso, ingieren las semillas. Estas semillas resisten la acción de los jugos gástricos del tracto digestivo de los frugívoros gracias a una testa o cubierta, que además las protege contra daños mecánicos. Los animales frugívoros son los agentes dispersores de estas semillas, al removerlas del sitio en donde se formaron (planta progenitora) y depositarlas posteriormente en otro sitio (Snow 1971, Pijl 1969, McKey 1975, Howe & Smallwood 1982, Herrera 1982, 1984, Janzen 1983a, Howe 1986).

El conjunto de características de los frutos o infrutescencias descrito anteriormente constituye lo que se conoce como síndrome de dispersión 'endozócoro' (Pijl 1969), ya que las semillas son transportadas en el interior del animal. De aquí en adelante, se usará simplemente el término 'zócoro' al referirse a dicho síndrome, ya que en este estudio no se hará referencia a ningún otro tipo de dispersión de semillas por animales. Además, en este estudio el término fruto se emplea en un sentido amplio, incluyendo a todo aquel tejido o estructura involucrada en la dispersión de las semillas.

La germinación, el establecimiento y ulterior reproducción de muchas angiospermas depende, entre otras cosas, del escape de sus semillas a condiciones desfavorables en la cercanía de la planta progenitora y/o de que algunas de sus semillas lleguen o estén presentes en micrositios favorables, que generalmente son efímeros y espacialmente impredecibles (Janzen 1977, 1983a, Howe & Smallwood 1982, Augspurger 1983, Dirzo & Domínguez 1986, Murray 1988). Para las plantas con frutos carnosos lo anterior es prácticamente imposible sin la participación de los frugívoros.

El hecho de que un animal ingiera un fruto (o varios) y deseché a la(s) semilla(s) sin afectar su viabilidad, ya sea por defecación o regurgitación, no implica necesariamente algún beneficio para la planta, lo que es realmente relevante para la gran mayoría de especies con frutos carnosos es la movilidad que el vector animal le confiere a sus semillas. Dicha movilidad es de carácter pasivo ya que depende exclusivamente de las características y comportamiento del

agente dispersor (Howe & Smallwood 1982, Janzen 1983a), en particular de la selección del hábitat o tipo de lugares visitados por el frugívoro posteriormente a la ingestión de los frutos (Pratt & Stiles 1983, Herrera 1985a, Hoppes 1987). Desde el punto de vista de la planta, la interacción con animales frugívoros será redituable si al menos alguna de sus semillas es depositada en un lugar donde pueda crecer hasta adulto reproductivo (Howe & Smallwood 1982).

La distancia que viaja una semilla con respecto a la planta progenitora, depende del tiempo que permanece el frugívoro en la planta después de ingerir sus frutos, del tiempo que retiene a las semillas en su interior y de la velocidad con que se aleje del sitio (Fleming & Heithaus 1981, Murray 1988), lo cual está relacionado con diferentes aspectos de la historia de vida de los frugívoros tales como: la necesidad de complementar sus dietas con distintos tipos de alimento (Morton 1973), refugiarse de depredadores (Howe 1979), reproducirse, establecer y defender territorios (Pratt & Stiles 1983, Snow & Snow 1988), o simplemente seleccionar un sitio de reposo (Howe 1986). Los patrones espaciales de deposición de semillas o 'sombras de semillas', producidas por frugívoros son muy heterogéneas espacial y temporalmente (Fleming & Heithaus 1981, Janzen 1983a).

El lugar en el cual encontramos una plántula establecida puede ser el resultado de varios eventos de dispersión o movimiento de la semilla (Harper 1977, Dirzo & Domínguez 1986). El sitio donde una semilla es depositada por el frugívoro no siempre será su destino final, ya que otros factores o fuerzas pueden desplazarla del lugar en donde fue depositada (dispersión secundaria), como ocurre con el agua, la gravedad en pendientes muy pronunciadas, otros animales, etc.

El movimiento de genes en las angiospermas se realiza mediante la dispersión de polen y semillas, y sus distancias de dispersión afectan la frecuencia de cruzamientos consanguíneos (Futuyma 1986). La gran movilidad de los vertebrados frugívoros mantiene o incrementa la variación genética dentro y entre poblaciones de las especies de plantas cuyas semillas son dispersadas por ellos, promoviendo el entrecruzamiento de individuos no emparentados, al aumentar las probabilidades de que descendientes de distintos progenitores crezcan juntos e intercambien genes durante la polinización (Begon *et al.* 1986). De hecho, el flujo génico efectivo que se da a través de las semillas es el doble que el de un grano de polen, ya que éstas llevan dos alelos en cada locus (Hamrick & Loveless 1986).

Las aves frugívoras son un grupo numeroso y diverso de dispersores de semillas, son de hábitos diurnos y se guían principalmente por la vista pues su sentido olfativo es débil. Otro grupo importante de dispersores son los mamíferos frugívoros, entre los que destacan los murciélagos, que son de hábitos nocturnos y poseen un sentido del olfato bien desarrollado. Los

frutos zoócoros que al madurar adquieren una coloración que contrasta con el verde del follaje (rojo, anaranjado, blanco, azul, negro) y que carecen de olor perceptible, se asocian con la dispersión por aves y se designan como 'ornitócoros'. Mientras que los frutos de coloración no tan contrastante con el verde del follaje y que despiden un fuerte aroma, se asocian con la dispersión por mamíferos y se designan como 'mastozoócoros' (Pijl 1969, Howe 1986).

Numerosos trabajos de investigación se han ocupado de la ornitocoria o dispersión de semillas por aves, y algunos de sus planteamientos más importantes son los siguientes: 1) La interacción es mutuamente ventajosa (mutualista); el ave obtiene recurso alimentario y las semillas de la planta son dispersadas (Howe & Smallwood 1982, Howe 1983, 1986, Herrera 1984, Janzen 1983a, Snow & Snow 1988). 2) La naturaleza de la interacción no es específica; es decir, una especie de ave frugívora generalmente se alimenta de frutos de distintas especies de plantas y las semillas de una especie de planta suelen ser dispersadas por distintas especies de aves (Snow 1971, Wheelwright & Orians 1982, Herrera 1982, 1985b, Snow & Snow 1988). 3) No todas las aves que consumen frutos actúan como dispersoras de semillas, algunas dañan o depredan las semillas durante el proceso de ingestión o asimilación de los frutos (Janzen 1983a, Howe 1983, Jordano 1983, 1987) y otras las descargan directamente bajo la planta progenitora sin dispersarlas, ingiriendo únicamente la pulpa del fruto (Levey 1986, 1987, Moermond & Denslow 1985).

La dispersión de semillas por aves no tiene la misma importancia en las distintas comunidades vegetales y regiones del mundo. En tundras, desiertos, y pastizales naturales parece ser poco común, mientras que en ecosistemas forestales y en algunos tipos de matorrales adquiere mayor prominencia (Howe & Smallwood 1982, Herrera 1984, 1985a). El número y variedad de interacciones planta-ave es mayor en las selvas, particularmente en las selvas húmedas del Neotrópico y de algunas regiones de Australasia, es donde encontramos un mayor número y proporción de aves frugívoras y plantas con frutos carnosos (Karr 1971, Snow 1981, Howe & Smallwood 1982, Howe 1986).

Es un hecho ampliamente reconocido que la avifauna de hábitats forestales depende de los árboles y demás plantas que forman parte de las selvas o bosques, y la importancia de los frutos como recurso alimentario para las aves frugívoras es obvia. Sin embargo, el estudio de las consecuencias que la actividad animal tiene sobre la composición, estructura y dinámica de las comunidades vegetales es mucho más reciente y nuestro entendimiento al respecto es incompleto (Herrera 1985a, McDonnell 1988).

Las selvas húmedas (al igual que otros ecosistemas) son un mosaico de parches de vegetación que difieren en su estructura y composición florística. Tales parches corresponden

a distintas fases de regeneración de la vegetación, ante las perturbaciones ocasionadas principalmente por la caída de ramas y árboles. El recambio o renovación de las poblaciones que forman el dosel de la selva está determinado en gran medida por la dinámica de apertura de claros (Martínez-Ramos 1985, Martínez-Ramos *et al.* 1988, Bongers & Popma 1988). En este mosaico sucesional, las aves frugívoras dispersan o intercambian semillas de especies características de una fase sucesional a otra, desempeñando un papel destacado en el ciclo de renovación natural de las selvas húmedas (Janzen 1983a, Howe 1984, Van Dorp 1985). En las selvas húmedas de América, 80% o más de las especies arbóreas dependen de vertebrados frugívoros para la dispersión de sus semillas (Howe & Smallwood 1982).

Durante las últimas décadas la actividad humana en las selvas americanas ha afectado drásticamente las relaciones entre frugívoros y plantas zoócoras. La deforestación altera el hábitat de los vertebrados frugívoros y reduce el tamaño de sus poblaciones, poniendo en riesgo su permanencia y en casos severos llevándolos a la extinción local. Aunque en remanentes de selva las plantas zoócoras produzcan semillas, éstas no serán dispersadas si no hay frugívoros dispersores, por lo que tales plantas no podrán renovar sus poblaciones y mantenerse a largo plazo (Howe, R.W. 1984, Janzen 1986).

FRAGMENTACION DE SELVAS

La selva húmeda neotropical alcanza el límite norte de su distribución geográfica en México (Rzedowski 1963, Dirzo & Miranda 1991). Anteriormente, formaba un macizo de vegetación forestal casi continuo, desde Veracruz hasta Chiapas y Quintana Roo prolongándose hacia las selvas Centroamericanas, en altitudes generalmente menores a 1000 msnm, subiendo ocasionalmente hasta 1500 msnm. Lo anterior correspondía a un área poco mayor al 10% (22×10^6 ha) del territorio nacional (Rzedowski 1978).

Durante las últimas 5 o 6 décadas, las selvas húmedas en México como en el resto de América, se han convertido en grandes extensiones de potreros y campos agrícolas (Parsons 1976, Toledo 1992), en los que se encuentran inmersos fragmentos remanentes de selva de distintos tamaños (Guevara y Laborde 1992, Guevara *et al.* 1992). Rzedowski y Equihua (1987) estimaron que a finales de la década de 1980 únicamente alrededor del 7% de la extensión original tenía vestigios de estas selvas en México (menos de 1.5×10^6 ha). Actualmente, es casi imposible considerar por separado a la selva húmeda de los potreros tropicales; los remanentes de selva están en estrecho contacto con el sistema de producción pecuario que la reemplaza y difícilmente podemos considerarlos como sistemas aislados.

El grado actual de transformación del paisaje tropical ha llevado a su percepción como islas de selva en un mar de pastos, por lo que se ha utilizado la teoría de biogeografía de islas (MacArthur & Wilson 1967) para evaluar las implicaciones de la fragmentación del hábitat en la pérdida y/o conservación de la diversidad original. Relacionando la riqueza o diversidad específica que contiene un fragmento remanente, con su tamaño o área y grado de aislamiento (Terborgh 1976, Forman & Godron 1986, Simberloff & Abele 1982, Saunders *et al.* 1991).

La fragmentación ocurre cuando una extensa y continua porción de hábitat es reducida y dividida en varias porciones, separadas por una matriz de hábitat(s) diferente(s) al original, que en el caso de bosques y selvas corresponde a las zonas taladas por el hombre. Además, conforme disminuye el área total de hábitat original aumenta considerablemente el número de fragmentos remanentes pequeños (Forman & Godron 1986, Wilcove *et al.* 1986). La fragmentación del hábitat por el hombre tiene dos componentes que afectan diferencialmente a las poblaciones de las especies que formaban las comunidades originales (Simberloff & Abele 1982, Wilcove *et al.* 1986): 1) Reducción del área total del hábitat; que afecta el tamaño poblacional y por tanto las tasas de extinción local. 2) Separación de los fragmentos remanentes; que afecta la dispersión y por tanto las tasas de inmigración.

Dada la baja densidad poblacional de la mayoría de las especies de selva, los fragmentos remanentes de tamaño reducido no tendrán el número de individuos suficientes para constituir una población demográfica y genéticamente viable. Cuando la matriz que rodea a los fragmentos impide totalmente el intercambio de individuos y genes entre fragmentos separados, el 'tamaño poblacional efectivo' será muy inferior, incluso en órdenes de magnitud, al conteo total de los individuos sobrevivientes a la fragmentación. La desaparición de una especie en un determinado fragmento será irreversible si la matriz que lo rodea impide la inmigración de individuos provenientes de otros remanentes. Si lo anterior persiste, entonces las poblaciones enfrentarán serios problemas demográficos y después de unas cuantas generaciones se tendrá una pérdida considerable de variación genética, aumentando los riesgos de la depresión endogámica (Gilpin & Soulé 1986). De hecho, numerosas poblaciones locales de plantas de la selva han sido tan afectadas por la fragmentación, que podrían considerarse como demográficamente muertas, aunque algunos de sus individuos estén aún reproduciéndose (Janzen 1986).

Si bien la teoría de biogeografía de islas sirve como un marco teórico inicial, tiene limitaciones en su aplicación a los fragmentos forestales inmersos en paisajes agrícolas. En primer lugar, el origen, proceso de formación y permanencia de los fragmentos de selva, son distintos a los de las islas y por lo tanto, los procesos ecológicos involucrados en cada sistema son diferentes (Forman & Godron 1981, 1986). En segundo lugar, la matriz en la que se encuentran inmersos los fragmentos de selva dista mucho de tener los mismos efectos de

aislamiento que el océano para organismos terrestres. Lo anterior tiene dos repercusiones de extrema importancia: **1)** dicha matriz puede ser fuente importante de organismos alóctonos capaces de interactuar y competir con las especies del hábitat original (autóctonas o nativas), modificando la dinámica de los fragmentos, su composición y estructura (Janzen 1983b, Wilcove *et al.* 1986), y **2)** la matriz que rodea a los fragmentos puede ser utilizada como sitio de relevo o establecimiento temporal, por especies nativas que se desplazan entre los remanentes, minimizando así los efectos del aislamiento (Carter *et al.* 1981, Forman & Godron 1986, Wilcove *et al.* 1986, Turner 1989, Saunders *et al.* 1991).

Actualmente, los paisajes forestales fragmentados por el hombre se conciben como hábitats en 'mosaico', los fragmentos remanentes de selva o bosque son subunidades del mosaico y están rodeados por distintos tipos de parches que difieren en su estructura y composición florística. Los distintos tipos de vegetación que forman el mosaico están en contacto y no son ecológicamente independientes, sino que están comunicados por flujos de organismos, energía y nutrientes. La dinámica del paisaje depende de los flujos e interacciones que se dan dentro y entre los componentes que integran este mosaico (Forman & Godron 1986, Turner 1989, Saunders *et al.* 1991). Dado el actual grado de transformación del trópico-húmedo por las actividades humanas, el entendimiento de las interacciones ecológicas que se dan en el paisaje derivado de la fragmentación de la selva es un prerrequisito indispensable para el desarrollo de políticas de conservación adecuadas.

Los campos agrícolas y particularmente los ganaderos del trópico-húmedo, son considerados como impedimentos o barreras infranqueables para la dispersión de semillas de especies zoócoras provenientes de la selva, debido a que son inhóspitos para los animales dispersores de estas semillas, quienes evitan al máximo cruzarlos. Además, debido al tamaño de los campos ganaderos, las distancias de dispersión involucradas pueden ser excesivas (Kellman 1980, Uhl *et al.* 1988, Nepstad *et al.* 1990). Sin embargo, lo anterior se ha generalizado a partir de observaciones en uno o pocos sitios que parecen ser pastizales extensos y desprovistos de árboles (como ocurre en Brasil, ver Nepstad *et al.*, 1990), o con base en estudios en los que no se toma en cuenta la estructura y composición de la vegetación que rodea a los fragmentos remanentes.

Los potreros que ocupan áreas anteriormente cubiertas por selvas húmedas han sido poco estudiados, se conoce poco su estructura, composición y dinámica, a pesar de que dominan la fisonomía del paisaje por su extensión. En muchas regiones del trópico-húmedo mexicano el paisaje abierto de potreros no está totalmente desprovisto de árboles, siendo notoria la presencia de numerosos y dispersos remanentes o vestigios de la vegetación original en ellos. De hecho

la palabra 'potrero' se define en América como: 'finca rústica, cercada y con árboles destinada a la cría de ganado' (RANCES 1972), y es por ello que se utiliza este vocablo en lugar de 'pastizal'.

En numerosos campos agrícolas y potreros es común encontrar árboles de la selva en las cercas vivas, siguiendo la vera de los ríos o arroyos, y esparcidos como individuos aislados (Guevara *et al.* 1992, 1994). Los árboles de los potreros forman parte del sistema de producción pecuario ya que proveen sombra para el ganado o permiten un adecuado manejo de este mediante los corrales formados por las cercas vivas (Guevara 1986, Guevara y Laborde 1992). Las aves nativas de selva salen de los fragmentos, utilizando frecuentemente los elementos arbóreos de los potreros. En estos casos la matriz que rodea a los fragmentos remanentes al parecer desanima, pero no elimina los movimientos de las aves entre fragmentos separados (Wegner & Merriam 1979). Es posible entonces que la dispersión de semillas ornitócoras de plantas de selva no se restrinja al interior de los fragmentos remanentes.

Para poder entender cuáles son los factores que determinan la movilidad de los propágulos (semillas) en paisajes transformados por el hombre, es necesario conocer el comportamiento y desempeño de los agentes dispersores de semillas en estos paisajes. En particular, para el caso del trópico-húmedo es preciso conocer a las especies frugívoras capaces de cruzar los potreros y moverse entre remanentes de selva, reconociendo aquellos factores que las animan y aquellos que las desaniman a cruzar los potreros. En este sentido los árboles aislados en potreros constituyen un dispositivo de estudio muy apropiado, ya que nos permiten determinar y cuantificar directamente a las aves frugívoras que cruzan los potreros al visitarlos.

En este estudio se hizo un registro cualitativo y cuantitativo de las visitas que realizaron aves frugívoras a cuatro árboles de *Ficus*, aislados en potreros de Los Tuxtlas, Veracruz, además de muestrear la deposición de semillas bajo la copa de éstos árboles. Lo anterior se realizó para conocer cuáles especies de aves atraviesan los potreros, con que frecuencia lo hacen, y para determinar si dispersan exitosamente las semillas de plantas leñosas a través de ellos. Esto permitió hacer una evaluación de la movilidad de los propágulos de plantas zoócoras de la selva en el paisaje actual de Los Tuxtlas.

ANTECEDENTES

ARBOLES AISLADOS EN POTREROS

Al realizar la tala de la selva con fines agrícolas o pecuarios frecuentemente se dejan en pie algunos árboles del dosel, permaneciendo aislados en los predios. En los potreros y campos agrícolas tropicales de México, estos árboles aislados remanentes de selva son un elemento común del paisaje. Esta práctica forma parte del manejo agrícola tradicional que realizan diversos grupos culturales, observada también en otras regiones tropicales de Centro y Sudamérica, de Asia y Africa (Guevara 1986).

Las principales razones por las que actualmente se dejan en pie árboles de la selva en los potreros, son las siguientes (Guevara 1986, Barrera-Laez, en prep.): 1) Producción de sombra para el ganado y el hombre; en los trópicos se recomienda a menudo que los potreros cuenten con este tipo de sitios, ya que el ganado requiere de sombra durante periodos de insolación. 2) Son reservas de madera. 3) Proveen comestibles, principalmente frutos (tanto para el consumo humano como para complemento alimentario del ganado). 4) Se dificulta cortarlos, por su tamaño o dureza.

Generalmente los árboles aislados en los potreros o campos agrícolas del trópico-húmedo, son árboles altos (> 20m) con enormes copas; la mayoría son perennifolios aunque se pueden encontrar especies caducifolias. Acompañando a los árboles remanentes de selva, encontramos árboles secundarios de rápido crecimiento que se establecieron posteriormente a la tala de la selva y que se dejaron crecer porque son utilizados con propósitos semejantes a los descritos anteriormente (Guevara 1986). Otros árboles presentes en los potreros son introducidos y cultivados, entre los que destacan los cítricos y otros frutales.

En la región de Los Tuxtlas, Guevara *et al.* (1992, 1994) estudiaron trece potreros activamente pastoreados por el ganado y que comprendían una superficie aproximada de 80 ha, registrando 268 árboles aislados (sin contar cítricos) pertenecientes a 57 especies. La densidad de estos árboles varía ampliamente entre los potreros, hay algunos casi sin árboles (0.3 árboles/ha) y otros con una densidad considerable (39 árboles/ha), la mayoría tienen entre 3 y 8 árboles aislados por ha de potrero. En estos potreros los árboles aislados que se encuentran con mayor frecuencia son de varias especies de *Ficus*, así como de la especie *Nectandra ambigens*. Le siguen en importancia: *Brosimum alicastrum*, *Poulsenia armata*, *Spondias radlkoferii*, *Pouteria sapota* y *Dendropanax arboreus* que son especies de la selva madura; *Cedrela odorata*, *Zanthoxylum kellermanii*, *Bursera simaruba* e *Inga* spp. árboles secundarios

tardíos; *Robinsonella mirandae* y *Trichospermum mexicanum* árboles secundarios de las primeras etapas sucesionales (Guevara *et al* 1992).

Arboles aislados: su efecto en la vegetación

Los antecedentes inmediatos de este estudio son los trabajos de Guevara y colaboradores (Guevara *et al*, 1986, 1992, 1994), los cuales han encontrado que la vegetación que crece bajo la copa de árboles aislados (remanentes del dosel de la selva) es distinta y comparativamente más rica a la que crece por fuera de la copa en la parte abierta del potrero. Las diferencias están dadas por un número significativamente mayor de especies leñosas y zoócoras bajo la copa, y son especies propias de la selva o de vegetación forestal secundaria que no crecen en el potrero abierto. Esta vegetación leñosa es removida periódicamente (mediante chapeos con machete o aspersión de herbicidas) para facilitar el crecimiento de los pastos o cultivos.

Estudios realizados en diferentes regiones coinciden en que la vegetación que crece al pie de árboles o arbustos aislados es distinta de aquella fuera de su copa. El establecimiento diferencial de especies se atribuye a modificaciones microambientales, ocasionadas por la sombra del árbol (Yarranton & Morrison 1974, Puerto & Rico 1988, Ovalle & Godron 1989). En comparación a los sitios abiertos, bajo la copa de los árboles aislados la irradiación solar es de menor intensidad y por tanto las fluctuaciones de temperatura y humedad del aire y del suelo son menores (Belsky *et al.* 1989, Weltzin & Coughenour 1990), la capacidad de retención de agua por el suelo aumenta (Joffre & Rambal 1988) y puede incrementarse la cantidad de materia orgánica y acumulación de nutrimentos en el suelo (Kellman 1979, Radwanski & Wickens 1967, Belsky *et al.* 1989, Weltzin & Coughenour 1990). Las condiciones microclimáticas y características edáficas bajo la copa, son favorables para plantas que no toleran las condiciones de los sitios abiertos. En este sentido los árboles aislados actúan como 'nodriza', facilitando el establecimiento de numerosas plantas leñosas (Yarranton & Morrison 1974, Kellman 1979, Guevara *et al.* 1986, 1992, Archer *et al.* 1988).

La formación de manchones de vegetación leñosa bajo la copa de árboles aislados, no puede explicarse exclusivamente por las condiciones favorables para el establecimiento de las especies involucradas, la llegada de sus semillas es un proceso igualmente importante. Diversos estudios reportan una alta concentración de plantas leñosas zoócoras bajo la copa de árboles aislados. Los autores señalan que los árboles aislados son perchas, tanto para aves (Kellman & Miyanishi 1982, Debussche *et al.* 1982, 1985, Archer *et al.* 1988) como para murciélagos (Guevara *et al.* 1986, 1992, Uhl *et al.* 1982, Janzen *et al.* 1976), quienes depositan bajo su copa las semillas de frutos ingeridos previamente en hábitats forestales vecinos.

En campos agrícolas abandonados de Illinois, USA (McDonnell & Stiles 1983, McDonnell 1986) y en campos mineros abandonados de Florida, USA (McClanahan & Wolfe 1987), se ha demostrado que la deposición de semillas de plantas leñosas ornitócoras aumenta significativamente bajo estructuras artificiales (perchas para aves, colocadas por los investigadores), en comparación con sitios sin tales estructuras.

Los estudios mencionados anteriormente, coinciden en atribuir un papel destacado a las aves frugívoras como dispersores de semillas hacia los árboles aislados o perchas artificiales. Sin embargo, únicamente se reportan las especies frugívoras más comunes en la zona, haciendo solo alguna referencia general de su comportamiento (McDonnell & Stiles 1983, McDonnell 1986, Debussche *et al.* 1982, 1985).

Para entender el papel que desempeñan los árboles aislados como atrayentes de aves frugívoras y de las semillas que dispersan, es indispensable registrar a las especies de aves y cuantificar sus visitas a estos árboles, así como identificar los principales factores que afectan o determinan el movimiento de las aves hacia ellos. Además de registrar la deposición de semillas bajo la copa de los árboles visitados por las aves. Lo cual constituye el objetivo principal del presente estudio.

OBJETIVOS

El objetivo principal de este estudio es el de obtener una descripción cuantitativa y cualitativa de las visitas que realizan aves frugívoras a los árboles de dos especies de *Ficus* aislados en potreros de Los Tuxtlas, así como la descripción de la deposición de semillas bajo su copa. Los resultados de este estudio proveen de una estimación indirecta de la magnitud y frecuencia del movimiento de semillas por aves frugívoras a través de potreros activamente pastoreados, reconociendo a los actores involucrados en este proceso (especies de aves y plantas) y la contribución de cada uno de ellos.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Evaluar la disponibilidad de recurso alimentario que ofrecen los árboles del género *Ficus* a las aves frugívoras, en zonas abiertas dedicadas a la ganadería.
2. Registrar a las especies de aves frugívoras que visitan los árboles de *Ficus yoponensis* y *F. aurea* aislados en potreros de Los Tuxtlas, Veracruz. Determinando a las especies más importantes en términos de: **a)** el número de visitas que realizan al árbol (cada visita puede significar el transporte de una o varias semillas, desde otro sitio hacia el árbol); **b)** el tiempo que acumulan perchadas sobre la copa del árbol (a mayor tiempo de permanencia, mayor probabilidad de deposición de semillas); y **c)** su potencial como dispersoras de semillas de especies de la selva (que está en función de los hábitos alimentarios de cada especie).
3. Describir las rutas de vuelo de las aves frugívoras hacia los árboles aislados en el potrero, estableciendo si las llegadas al árbol se hacen desde direcciones preferenciales o son al azar.
4. Analizar el papel que desempeñan los árboles aislados de selva como atractivos de aves frugívoras hacia los potreros. Reconociendo aquellos factores que influyen en la variación de la cantidad de individuos y la composición de las asociaciones de especies de aves frugívoras que visitan estos árboles ('conjunto de visita'). Estableciendo si existe o no una atracción diferencial de aves frugívoras por parte de las especies de *Ficus* seleccionadas.
5. Registrar a las especies de plantas cuyas semillas son depositadas bajo la copa de árboles aislados en los potreros, evaluando la contribución de las aves frugívoras como los potenciales agentes dispersores de las semillas capturadas.

Uno de los puntos de mayor interés en este trabajo es el de evaluar la función de los árboles aislados en el potrero, como atractivos de semillas ornitócoras. No se trata de registrar a las aves que al llegar al árbol consumen sus frutos y dispersan sus semillas hacia otros sitios (como normalmente se hace en estudios de dispersión de semillas por aves), sino del estudio de aves frugívoras que al visitar el árbol depositan bajo su copa, semillas de plantas que han ingerido previamente en otros lugares.

SITIO DE ESTUDIO

LOCALIZACION

El presente estudio se realizó en potreros vecinos a la Estación de Biología Tropical (EBT) "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la UNAM, ubicada al SE del estado de Veracruz en la vertiente Norte de la Sierra de Los Tuxtlas. La Sierra de Los Tuxtlas es una pequeña cadena volcánica que interrumpe la planicie costera del Golfo y está aislada de otros sistemas montañosos, extendiéndose aproximadamente 90 km en dirección NW a SE y 50 km de NE a SW. En ella, los volcanes San Martín Tuxtla y Santa Marta son los macizos montañosos dominantes (1650 y 1700 msnm, respectivamente). El substrato es de rocas ígneas (basalto y andesita) mezclado con cenizas volcánicas. Los suelos derivados de este material tienen perfiles pobremente desarrollados y contienen altas cantidades de materia orgánica (Chizón 1984).

Los potreros estudiados pertenecen al ejido "Balzapote", del municipio de San Andrés Tuxtla, localizado a 21 km al NE de Catemaco, entre los paralelos 18°36' y 18°38' de latitud norte y entre los meridianos 95°05' y 95°07' de longitud oeste (Figura 1). En su topografía predominan los lomeríos y cerriles, las partes planas ocupan un porcentaje bajo del área total (10 a 15% aproximadamente) y la altitud varía entre 0 y 160 m (Martínez 1980).

CLIMA

El clima en la zona es cálido-húmedo del tipo Af(m) w'(i)g (García 1970), con una precipitación anual de 4725 mm y una temperatura media anual de 27°C. La precipitación total anual es muy variable. En un período de ocho años de datos completos para la EBT-Los Tuxtlas (1975 a 1982) su valor más bajo fue de 3455 mm y el máximo de 6435 mm. Aún cuando llueve durante todo el año, el régimen lluvioso es marcadamente estacional, distinguiéndose una época de lluvias que va de junio a febrero (media = 486.3 ±87.0 mm/mes) y una época de secas de marzo a mayo (111.7 ±11.7 mm/mes). El mes más seco generalmente es mayo (87.2 ±76.7 mm), siendo los más lluviosos agosto, septiembre, octubre y noviembre (media > 500 mm/mes, ver Figura 1). De septiembre a febrero el área es afectada por el desplazamiento de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte. Los vientos resultantes, conocidos localmente como 'Nortes', se desplazan a velocidades de hasta 80-100 km/hr y aportan cerca del 15% de la precipitación promedio anual (Estrada *et al.* 1985).

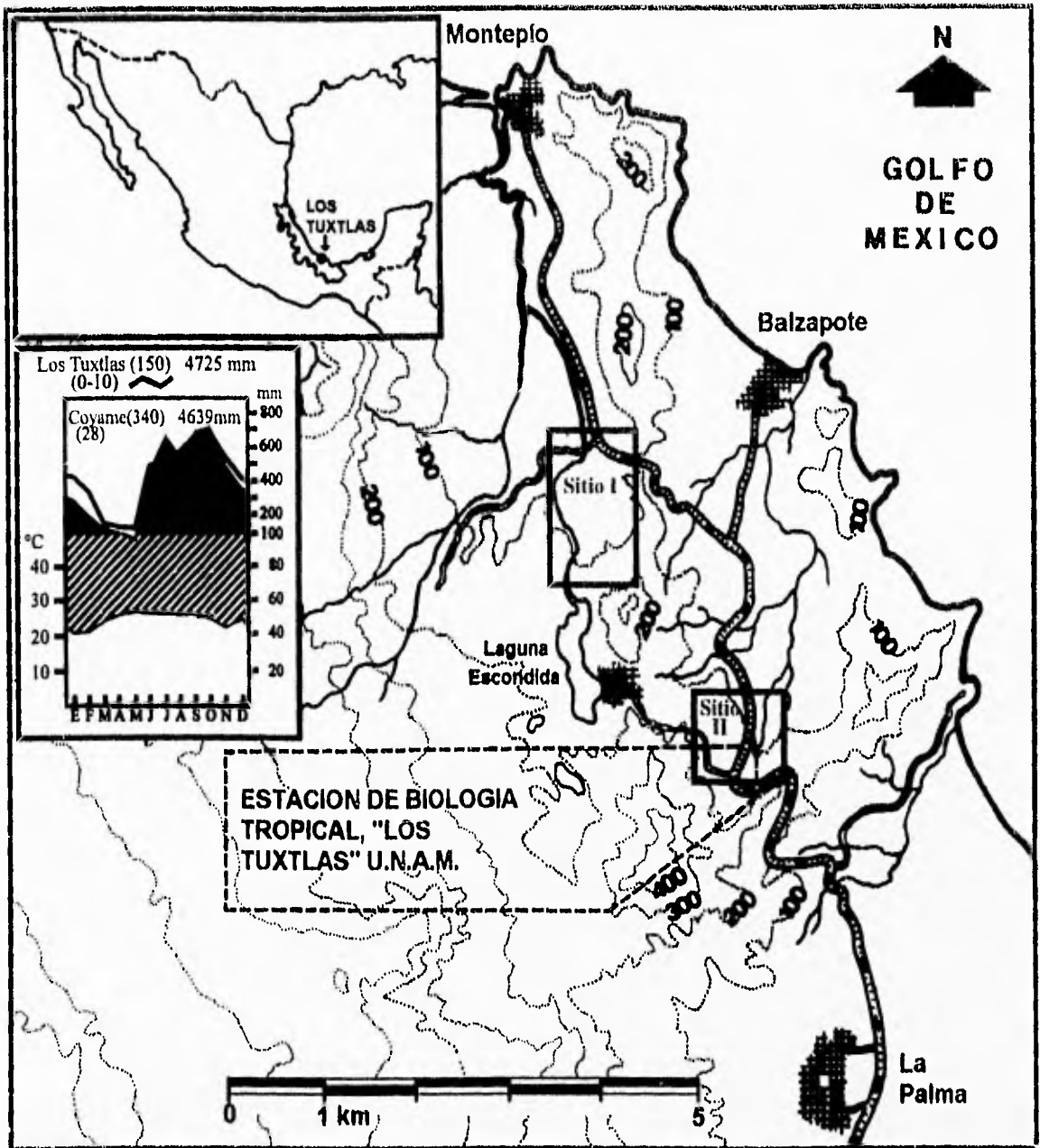


Figura 1. Localización del área de estudio y de los sitios en donde se ubican los potreros seleccionados. Se muestra el climograma de la estación de Coyame (17 km al sur del área de estudio), incluyendo la precipitación mensual de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", UNAM (línea continua). Se indica para cada estación meteorológica su altitud, precipitación total anual y años de registro (tomado de Bongers & Popma, 1988).

VEGETACION

La vegetación original de la zona es selva alta perennifolia (*sensu* Miranda y Hernández X. 1963), o bosque tropical perennifolio (*sensu* Rzedowski 1978), desde el nivel del mar hasta 700 m de altitud, llegando en ocasiones hasta los 1000 m (Sousa 1968). En el listado florístico de la EBT-Los Tuxtlas, Ibarra-Manríquez y Sinaca (1987) reportan 818 especies de plantas vasculares, pertenecientes a 118 familias que incluyen angiospermas, helechos y grupos afines. Las familias mejor representadas son: Orchidaceae (60 especies), Compositae (59), Leguminosae (54), Polypodiaceae (50) y Rubiaceae (40).

En numerosos estudios se describe detalladamente la composición florística y estructura de la vegetación de la EBT-Los Tuxtlas (Flores 1971, Carabias 1979, Ibarra-Manríquez 1985, Martínez-Ramos 1985, Bongers *et al.* 1988). Entre las especies arbóreas más comunes del dosel (25 a 35 m de altura) se pueden citar a: *Nectandra ambigens*, *Brosimum alicastrum*, *Poulsenia armata*, *Omphalea oleifera*, *Pterocarpus rohrii*, *Cordia megalantha*, *Spondias radlkoferi* y varias especies de *Ficus*. Entre los árboles mayores a diez metros que no alcanzan el dosel destacan por su abundancia: *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Cymbopetalum baillonii*, *Stemmadenia donnell-smithii*, *Dendropanax arboreus*, *Orthion oblanceolatum* y *Quararibea funebris*. El sotobosque está claramente dominado por la palma *Astrocaryum mexicanum*, destacando además otras palmas como *Chamaedorea tepejilote*, *Ch. oblongata* y *Bactris trychophylla*. Los 'claros' son colonizados por las llamadas especies pioneras (*sensu* Martínez-Ramos 1985), de las cuales *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus*, *H. donnell-smithii* así como varias especies del género *Piper*, son las más importantes (Vázquez-Yanes 1980, Alvarez-Buylla 1986, Popma *et al.* 1988).

Ibarra-Manríquez (1985) describió las especies arbóreas más abundantes dentro de los terrenos de la EBT-Los Tuxtlas. De un total de 139 especies descritas, 110 (79%) tienen frutos o infrutescencias carnosas (síndrome de dispersión zoócoro). Los tipos de fruto más comunes entre dichas especies son las bayas (45 especies), drupas (23) y cápsulas (17), estas últimas tienen arilos carnosos de colores rojo, anaranjado o blanco principalmente.

AVIFAUNA

Para la EBT-Los Tuxtlas y sus alrededores se reportan 315 especies de aves agrupadas en 44 familias (Coatzen-Estrada y Estrada 1985). Las familias con mayor número de especies son Emberizidae (88), Tyrannidae (37), Accipitridae (27), Columbidae (13) y Musicapidae (13). Las aves residentes constituyen el 58% de las especies, 34% son migratorias de Norte América, 6% son migratorias locales o altitudinales y 3% son residentes de verano. Las aves migratorias provenientes de Canadá y Estados Unidos de Norte América están presentes en la zona entre

los meses de septiembre a abril(-mayo), con una mayor ocurrencia durante los meses de septiembre-octubre y durante marzo-abril, meses que coinciden con el desplazamiento de la mayoría de estas aves hacia el sur antes del invierno y su regreso hacia el norte durante la primavera. La duración de su estancia en Los Tuxtlas varía de cinco a diez meses, siendo muy pocas las especies que suelen quedarse los diez meses del año en la zona.

En cuanto a su alimentación, 145 especies (46% de la avifauna) se alimentan de frutos aunque sea de manera ocasional (avifauna frugívora), las cuales son potenciales dispersores de semillas. El resto de las especies no consumen frutos carnosos y por lo tanto no dispersan las semillas de estas plantas. Entre éstas últimas, se cuentan 11 especies de colibrís o chupaflores (familia Trochilidae), que son nectarívoros y complementan sus dietas con pequeños artrópodos; 38 especies asociadas con hábitats acuáticos (marinos y de aguas continentales), principalmente de las familias Ardeidae y Anatidae (garzas y patos respectivamente); el resto de las especies (119) tienen dietas exclusivas de origen animal (invertebrados y/o vertebrados) y por último, dos especies (*Harpia harpyja* y *Sarcoramphus papa*) están reportadas como extintas localmente (Coates-Estrada y Estrada 1985).

TRANSFORMACION DEL PAISAJE

La colonización del área de estudio se inició durante la década de los 40's y 50's del presente siglo, principalmente por pobladores procedentes tanto de ciudades cercanas (Catemaco, San Andrés, etc.), como de zonas alejadas de Veracruz, Oaxaca y Puebla, quienes en el curso de unos cuantos años transformaron drásticamente el paisaje. En el macizo montañoso del volcán San Martín y sus alrededores existían hasta 1967, aproximadamente 310 km² de vegetación forestal (principalmente selva húmeda), para 1986 dicha superficie se había reducido a 136 km², repartida en fragmentos remanentes de extensión variable, lo cual significa una pérdida de más de 75 km² de vegetación forestal por década (Dirzo & García 1992).

Aunque en un principio la actividad más importante fue la agricultura de roza-tumba-quema, recientemente se ha incrementado notoriamente la superficie ocupada por potreros dedicados al pastoreo de ganado vacuno. El ejido Balzapote (1050 has) se inició como un asentamiento netamente agrícola aproximadamente por el año de 1950, sin embargo, para 1982 Álvarez-Buylla *et al.* (1989) estimaron que el 73% de su superficie estaba ocupada por potreros, 8% por campos de cultivo y únicamente el 12% del área estaba cubierta por la selva original. El resto de la superficie correspondía a las zonas urbanas y huertos familiares. El desmonte o tala de la selva continúa hasta la fecha, quedando únicamente pequeños y numerosos fragmentos de selva rodeados por potreros. La porción de selva mejor conservada y más extensa en los alrededores del sitio de estudio, son las 700 ha de la EBT-Los Tuxtlas.

Existen dos tipos de potreros en la región de Los Tuxtlas; los de pastos nativos tales como *Paspalum conjugatum*, *Axonopus compressus* y diferentes especies de *Panicum*, conocidos localmente como 'gramas', y los del pasto africano *Cynodon plectostachyus* que es cultivado mediante estolones y fue introducido en la zona alrededor de 1970 (Martínez 1980, Guevara *et al.* 1992, 1994 y ver Rzedowski y Calderón 1990). Este tipo de potreros se conocen localmente como 'estrellas', debido al nombre común del pasto cultivado (estrella de África). Las plantas indeseables (no forrajeras) son eliminadas por corte con el machete o mediante el uso de herbicidas de los denominados de 'hoja ancha' (eliminan dicotiledóneas). El "chapeo" de la vegetación con el machete o la aspersión de herbicida se realiza al menos una vez al año, antes del inicio de las lluvias (Martínez 1980). Estas prácticas y la actividad del ganado mantienen a los potreros. En ésta zona no se practica la quema de los potreros. Casi todo el ganado bovino que hay en la región es de raza cebú (*Bos indicus*) o criollo (*Bos taurus*) encastado con cebú (para más detalles acerca del manejo y producción pecuaria en Balzapote ver Martínez 1980).

El paisaje actual

El paisaje forestal original ha sido transformado en un mosaico de vegetación compuesto por parches de selva, vegetación secundaria, campos agrícolas y potreros. Debido a la extensión que ocupan, los potreros dominan la fisonomía del paisaje, sin embargo, el paisaje actual dista mucho de estar totalmente desprovisto de árboles. Inmersos en las zonas abiertas o rodeados por ellas encontramos árboles o conjuntos de árboles, que le dan un aspecto peculiar y característico al paisaje y que pueden clasificarse de la siguiente manera:

- a. **Fragmentos de selva**, son áreas de bosque original que no han sido taladas, están rodeadas de potreros o campos agrícolas y corresponden a sitios no aptos para las actividades agropecuarias como las cimas de cerros, laderas de mucha pendiente y zonas inundables o pedregosas.
- b. **Acahuals** (vegetación secundaria), son campos abandonados o en período de descanso, de distintas etapas sucesionales, en los cuales encontramos numerosas especies arbóreas y arbustivas de rápido crecimiento. La estructura y composición florística es muy variable de un acahual a otro (Purata 1986).
- c. **Corredores de vegetación riparia**, constituidos básicamente de hileras o líneas de árboles a lo largo de ríos o arroyos. Al realizar la tala de la selva se dejan en pie los árboles del dosel que están en los bordes de los cauces de agua, ya que si se eliminan estos árboles dicen los habitantes locales que los ríos se asolarían.
- d. **Cercas vivas**, que se pueden clasificar como remanentes y plantadas. La cerca viva remanente es una sola hilera de árboles, que formaban parte del dosel de la selva y que se dejan en pie para sostener el alambre de púas. En el otro tipo de cerca se plantan estacas

de unas cuantas especies arbóreas con el mismo propósito, las más utilizadas son: *Bursera simaruba* (palo mulato), *Gliricidia sepium* (cocuite) y *Erythrina folkersii* (cosquelite o colorín). Cada ejidatario realiza la tala del área que le corresponde y al llegar al límite con sus vecinos deja en pie una hilera de árboles, así pues las cercas vivas remanentes comúnmente son los límites de las propiedades, mientras que las cercas vivas plantadas se hacen con propósitos de manejo del ganado al interior de la propiedad (subdivisiones de los potreros), o para sustituir al anterior tipo de cerca, cuando se mueren los árboles remanentes del dosel que la formaban.

e. Árboles aislados en potreros o campos agrícolas, estos árboles son el sujeto de estudio de este trabajo y han sido descritos antes (ver Antecedentes).

Los elementos enumerados anteriormente constituyen el componente arbóreo del paisaje transformado por el hombre, los cuales rompen la homogeneidad de los potreros complicando su estructura y enriqueciendo su composición florística.

METODOLOGIA

El registro de datos de campo se inició en mayo de 1988 y concluyó en octubre de 1989, mediante estancias de al menos 6 días en la EBT-Los Tuxtlas durante cada mes. Antes de la fecha de inicio se hicieron varias salidas al campo, durante las cuales se realizaron observaciones de aves con el objeto de reconocer a las especies de la zona y diseñar la forma o técnica a utilizar para su registro (estas observaciones previas no se incluyen en el análisis de resultados por no cumplir con los requisitos necesarios).

ARBOLES SELECCIONADOS

Los árboles que se escogieron para la realización de este estudio son del género *Ficus*, debido a que: **1)** son muy frecuentes como árboles aislados en los potreros y campos agrícolas de la zona de estudio (Guevara *et al.* 1992, 1994), así como de otras zonas del trópico húmedo americano (Janzen 1979, Guevara 1986, Bronstein & Hoffmann 1987, McKey 1989). Inclusive en algunos textos de ganadería tropical se recomienda a las higueras (*Ficus* spp.) como excelentes árboles de sombra para el ganado (Wrigley 1962). **2)** los frutos (siconos) producidos por éstos árboles son consumidos por numerosas especies de aves frugívoras (Cruz 1974, Snow 1981, Jordano 1983, Wheelwright *et al.* 1984, Gautier-Hion *et al.* 1985, Van Dorp 1985, Coates-Estrada & Estrada 1986, Terborgh 1986, Bronstein & Hoffmann 1987). Janzen (1979) sugiere que en los bosques tropicales, todas las especies terrestres de vertebrados frugívoros consumen alguna especie de *Ficus* en algún momento del año.

Se seleccionaron 4 árboles aislados ubicados en potreros activamente pastoreados por ganado bovino (Figura 2), en los cuales se realizaron los muestreos de aves y se registró la deposición de semillas bajo su copa. Dos de los árboles son de hábito 'terrestre' o de vida libre, de la especie *Ficus yoponensis* Desv. (subgénero *Pharmacosycea*), de aquí en adelante referidos como los árboles **Fy-1** y **Fy-2**. Los otros dos son hemiepífitos o 'matapalos' de la especie *F. aurea* Nutt. (subgénero *Urostigma*), de aquí en adelante referidos como los árboles **Fa-3** y **Fa-4**. Las dos especies de *Ficus* seleccionadas presentan claras diferencias en el tipo de fruto que ofrecen a los frugívoros. Los siconos maduros de *F. yoponensis* son de color verde-amarillo, de tamaño mediano (13 a 18 mm de diámetro) y muy aromáticos (síndrome de dispersión mastozoócoro), mientras que los de *F. aurea* son de color rojo intenso, pequeños (7 a 8 mm) y sin olor perceptible (síndrome de dispersión ornitócoro).

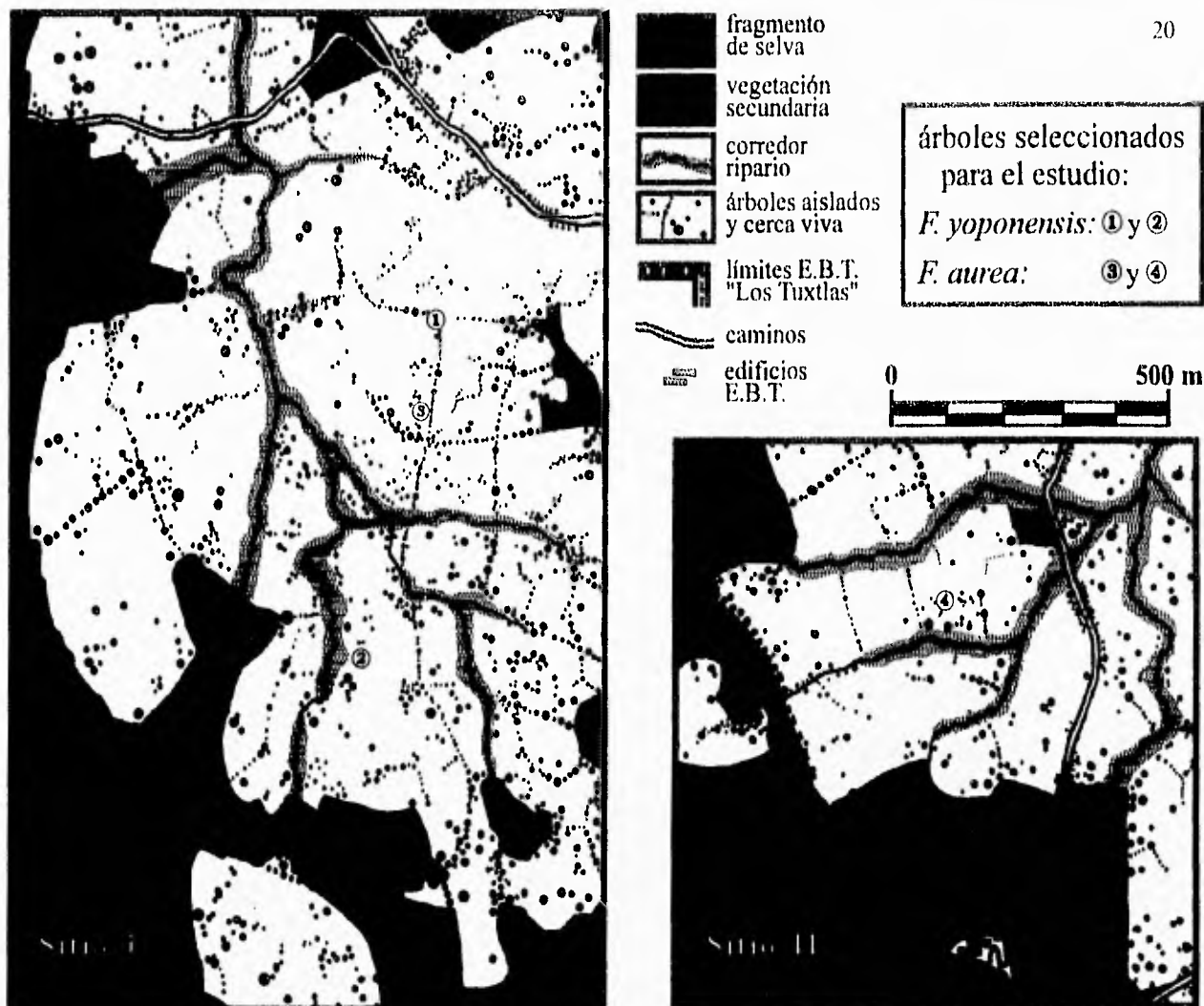


Figura 2. Fragmentación de la selva y ubicación de los árboles aislados en los potreros seleccionados para el estudio (tomado de fotografía aérea de 1991, escala original 1:75,000). Los sitios de estudio I y II se muestran en la Figura 1.

Vegetación circundante a cada árbol

Con el objeto de conocer la estructura y composición de la vegetación arbórea en los alrededores de cada árbol estudiado, se trazó una circunferencia de 75 m de radio tomando a éste como su centro; registrando a todo individuo mayor a 3 m de altura enraizado dentro de dicha circunferencia. Para cada individuo se determinó la especie; se midió el diámetro del tronco a 1.3 m sobre el suelo (D.A.P.); la altura total y altura donde comienza el follaje de la copa; dos diámetros perpendiculares de la proyección vertical de la copa sobre el suelo (para calcular la superficie de cobertura en m²); y se estableció su posición con respecto al árbol observado o centro de la circunferencia.

Con estos datos se elaboraron croquis o mapas (vista aérea) de la vegetación arbórea en los alrededores de cada árbol. En cada croquis se muestran dos perfiles de la vegetación (de 10 m de ancho), uno en dirección norte-sur y otro este-oeste, sobre los cuales se dibujó la pendiente del terreno. La circunferencia de 75 m de radio fue subdividida en ocho segmentos u octantes de igual área a partir de su centro (semejante a rebanadas de un pastel) y correspondientes a las 8 direcciones en que se anotaron las direcciones de vuelo de las aves (N, NE, E, SE, S, SW, W y NW, ver más adelante). Se calculó la cobertura arbórea en m² de cada octante sumando las coberturas de los árboles enraizados en él.

Un corredor ripario adyacente al árbol **Fy-2** quedó incluido dentro de la correspondiente circunferencia de 75 m de radio y lo mismo ocurrió en el árbol **Fa-4**. En estos corredores únicamente se identificó a las especies arbóreas presentes (dentro de la circunferencia) pero no se registraron las medidas de los individuos. Los datos correspondientes de cobertura arbórea, se extrapolaron de muestreos de otro estudio realizado en corredores riparios cercanos, ubicados en los mismos potreros (4 transectos de 4x100 m, ver Apéndice 1).

FRUCTIFICACION DE ARBOLES DE *FICUS* SPP. EN POTREROS

Se registró mensualmente la fructificación de cincuenta y dos árboles de cuatro especies de *Ficus*, ubicados en potreros (incluidos los 4 seleccionados para los muestreos de aves). Los individuos registrados formaban parte de corredores riparios, cercas vivas o eran árboles aislados y aunque su localización exacta no se señala, todos estaban dentro del área comprendida en los dos sitios dibujados en la Figura 2 (42 árboles en el sitio I y 10 en el sitio II). Las especies registradas fueron: *F. yoponensis*, *F. aurea*, *F. colubrinae* y *F. perforata*. El número de individuos por especie fue de 33, 7, 6 y 6 respectivamente, correspondiendo con sus abundancias en los potreros estudiados. La primera especie es del subgénero *Pharmacosycea* (especie 'de vida libre') y produce frutos atractivos para mamíferos, las otras tres especies son del subgénero *Urostigma* (hemiepífitos o 'matapalos') y producen frutos muy atractivos para aves. Para cada árbol se midió su altura, D.A.P. y superficie de cobertura de la copa en m².

El registro de la fructificación se inició en el mes de marzo de 1988 y terminó en octubre de 1989. Comprendió un intervalo de 20 meses en los cuales se realizaron 19 registros. El registro en cada árbol se hizo mediante observación directa con la ayuda de binoculares y se trató de hacer lo más cuantitativo posible, estimando indirectamente la intensidad o tamaño de la cosecha en cada evento reproductivo observado. Para cada árbol se anotó mensualmente lo siguiente:

Porcentaje de la copa en fruto: si toda la copa del árbol presentaba siconos (en cualquier estado de desarrollo) se anotaba un 100%. Cuando solamente algunas de las ramas del árbol

tenían siconos, entonces se contaba el número de ramas con siconos y el número de ramas de similar tamaño a las anteriores que tenía en total el individuo, para obtener la proporción de la copa del árbol con frutos.

Número de siconos por rama terminal: se escogieron 30 'ramitas terminales' con siconos en distintas partes de la copa del árbol, en las cuales se contó el número de siconos presentes. Como 'ramita terminal' se definió al conjunto de nodos comprendidos entre el ápice (fácilmente distinguible por la presencia de estipulas terminales) y la primera ramificación encontrada hacia el tronco del árbol.

Desarrollo de los siconos: se distinguieron únicamente dos categorías en el estado de desarrollo de los frutos: jóvenes (inmaduros) y maduros, estimando del total de frutos en la copa el porcentaje de cada estadio. Para cada una de estas categorías se anotó un número de 0 a 8 (1≈12.5%; 2≈25%; 3≈37.5%; 4≈50%; 5≈62.5%; 6≈75%; 7≈87.5% y 8≈100%). De tal manera que si el árbol presentaba frutos la suma de ambas categorías debía ser igual a 8 y cuando no había ningún sicono en el árbol se anotaba: 0,0.

La distinción entre los dos estadios de desarrollo o maduración de los siconos, es muy evidente para el caso de los *Ficus* spp. subgénero *Urostigma* (matapalos) pues la coloración cambia de amarillo pálido a rojo intenso cuando maduran. Mientras que en el caso de *F. yoponensis* no es tan sencillo pues la coloración cambia de verde a verde-amarillento. En este caso se bajaron algunos siconos del árbol y se abrieron, tomándose como maduros en el caso que tuvieran semillas bien formadas; la forma, tamaño y coloración de estos se cotejó con la de los siconos en la copa del árbol. Los siconos en el suelo no se tomaron en cuenta para la estimación de la intensidad de la fructificación.
















El número promedio de siconos producidos por 'ramita terminal' ($n=30$), se multiplicó por el porcentaje de la copa en fruto y por el tamaño de la copa (cobertura en m^2). El valor obtenido se utilizó como una estimación cuantitativa de la intensidad de la fructificación en cada árbol (el tamaño de cosecha), durante cada registro mensual. A este valor numérico se le aplicó la proporción de siconos inmaduros y maduros, estimada mediante las categorías de porcentaje descritas. La disponibilidad mensual de frutos por especie de *Ficus*, se obtuvo sumando por separado la producción de frutos en cada categoría (maduros e inmaduros), de todos los individuos de la misma especie que durante ese mes fructificaron.

OBSERVACIONES DE AVES

Muestreos

Para el registro de las aves se distinguieron dos épocas de observación o muestreo, con base en la presencia o ausencia de las aves migratorias de Norte América, debido a que estudios previos reportan que las aves migratorias son importantes frugívoros en zonas perturbadas por el hombre en el trópico (Leck 1972, Martin 1985). Se consideró al periodo que va de septiembre a abril (8 meses) como la época en que las aves migratorias están presentes en Los Tuxtlas y de mayo a agosto (4 meses) como la época sin aves migratorias (Coates-Estrada y Estrada 1985, Greenberg 1990). En cada uno de los cuatro árboles seleccionados se realizaron dos muestreos por cada una de las épocas definidas, registrando la presencia de frutos maduros en el árbol y estimando la intensidad de su producción (tamaño de cosecha) al momento del muestreo (Tabla 1).

Tabla 1. Características de los árboles seleccionados para las observaciones de aves, fechas de los muestreos y horas de observación. Se indica gráficamente la intensidad de fructificación en el árbol al momento de realizar la observación*.

Características de los Árboles estudiados		Época de los muestreos (mes-año) y horas de observación (hrs.)				Horas Totales de observación	
Especie y características de los siconos	Clave-árbol dimensiones	Aves migratorias ausentes ↔ mayo-agosto ↔		Aves migratorias presentes en la zona ↔ septiembre-abril ↔			
<i>Ficus voponensis</i> Siconos maduros color: verde-amarillo diámetro: 13 a 15 mm	Árbol Fy-1 Alt. 26.9 m Cobert. 669 m ²	mayo 89 (20.0 hrs) 	agosto 89 (11.3) 	octubre 88 (15.8) 	X	47.1	115.1
	Árbol Fy-2 Alt. 28.5 m Cobert. 585 m ²	agosto 88 (12.1) 	agosto 89 (19.4) 	abril 89 (19.0) 	septiem. 89 (17.5) 	68.0	
<i>Ficus aurea</i> Siconos maduros color: roja diámetro: 7 a 8 mm	Árbol Fa-3 Alt. 24.1 m Cobert. 415 m ²	mayo 88 (16.0) 	agosto 89 (16.9) 	enero 89 (20.4) 	febrero 89 (17.1) 	70.4	137.2
	Árbol Fa-4 Alt. 24.6 m Cobert. 335 m ²	julio 88 (22.8) 	agosto 89 (21.5) 	marzo 89 (11.2) 	octubre 89 (12.3) 	66.8	

* Intensidad de fructificación relativa al evento de fructificación más intenso registrado en ese árbol durante 19 meses de registro
(○ = árbol sin frutos maduros, ● = 100%, máxima fructificación registrada en ese árbol).

Todas las observaciones se llevaron a cabo bajo condiciones meteorológicas favorables para la actividad de las aves, evitando los días con lluvias o vientos fuertes. Sin embargo, las constantes lluvias y los 'nortes' acortaron o impidieron que se cumpliera cabalmente con el muestreo en repetidas ocasiones. Es por ello que las horas de observación de cada muestreo y el total para cada árbol varían. Además por las razones expuestas anteriormente, no fue posible realizar uno de los muestreos correspondientes al árbol **Fy-1**, por lo cual únicamente se reportan 15 muestreos.

En cada salida al campo se seleccionó a uno de los cuatro árboles para realizar la observación o muestreo de aves. Cada muestreo duró tres días consecutivos, con registro matutino y vespertino. El registro matutino se inició a la salida del sol y se suspendió a las 10:30 hrs y el vespertino se inició a las 16:00 hrs y se suspendió a la puesta del sol. Las observaciones se hicieron desde sitios relativamente ocultos y a una distancia entre 15 y 30 metros del árbol observado, utilizando dos tipos de binoculares: unos de gran aumento y otros de campo visual amplio.

Se registró a toda ave que perchó en el árbol durante el muestreo (a excepción de los colibríes). Anotando para cada ave visitante: su especie, dirección de llegada y tiempo de permanencia sobre la copa del árbol. Además, se puso especial atención en determinar si las especies visitantes se alimentaron o no de los siconos del árbol cuando los tenía. Cuando fue posible, se registraron otras actividades de las aves visitantes tales como: interacciones con otros individuos; construcción de nido en el árbol o en sus alrededores (y entonces la ubicación precisa del nido con respecto al árbol observado); y cuestiones diversas sobre su comportamiento (apareamiento, caza de insectos, manejo del sicono, etc.). También se registró si las aves visitantes se alimentaron de frutos de plantas localizadas en las inmediaciones del árbol de *Ficus* observado. Fuera del horario de los muestreos se buscaron insistentemente nidos construidos en árboles de los potreros estudiados, identificando cuando fue posible al ave que lo ocupaba.

Las especies de aves se identificaron mediante las guías de campo para aves de México de Peterson & Chalif (1973) y la de aves de Norte América de "National Geographic Society" (1988) para las especies migratorias, las identificaciones se cotejaron con el listado de aves de la EBT-Los Tuxtlas (Coates-Estrada y Estrada 1985). Con la excepción de los colibríes, toda especie de ave que perchó en el árbol fue registrada como visitante y posteriormente se determinó si era o no frugívora, con base en datos reportados en la literatura especializada acerca de sus hábitos alimentarios y con base en observaciones personales realizadas durante este estudio.

Dieta de las especies visitantes

Las especies de aves registradas se agruparon en cuatro categorías amplias con base en su tipo de alimentación: 1) preferentemente frugívoras, 2) frugívoras facultativas, 3) insectívoras y 4) las que se alimentan de vertebrados. Las aves clasificadas como preferentemente frugívoras son aquellas que requieren del consumo de frutos regularmente y muestran preferencia por este tipo de alimento. Las frugívoras facultativas son aquellas que se alimentan de invertebrados (principalmente insectos) pero que complementan sus dietas con frutos. Las insectívoras son aquellas que se alimentan únicamente de invertebrados, principalmente insectos. Por último están las aves que se alimentan de vertebrados y que son las aves de presa o depredadoras y las carroñeras. Las especies de las dos últimas categorías tienen dietas exclusivamente de origen animal y no dispersan semillas. Las especies de aves que incluyen frutos en sus dietas se consideraron como potenciales dispersoras de semillas y el análisis de los datos se centró sobre ellas (las primeras dos categorías).

Aves frugívoras (potenciales dispersoras de semillas)

Para cada especie de ave frugívora que perchó sobre alguno de los árboles estudiados se investigó su longitud del cuerpo en cm. La distribución de tamaños de las especies registradas en este estudio se comparó con la distribución de tamaños de la avifauna frugívora reportada para la EBT-Los Tuxtlas.

En cuanto al tipo de hábitat que prefieren las aves se distinguieron tres grandes categorías conforme a lo reportado por Coates-Estrada y Estrada (1985): selva, acahual o vegetación secundaria y zonas abiertas. Dicha clasificación no significa que exista una asociación estricta entre especies y hábitats particulares, estas categorías más bien representan el hábitat o hábitats donde la especie en cuestión es observada con mayor frecuencia. En el listado de aves obtenido en este estudio, se incluye ésta información para cada especie.

Sin embargo, en este estudio se dió más importancia a la capacidad de las especies para establecer territorios reproductivos en los potreros al anidar en ellos, que a las categorías de hábitat previamente referidas. La presencia de nidos activos en árboles de los potreros se utilizó como criterio para separar a las especies de aves frugívoras en tres categorías:

- 1) **Residentes con nido:** especies que construyeron al menos un nido en árboles aislados en los potreros durante este estudio (capaces de anidar en zonas abiertas).
- 2) **Residentes sin nido:** son especies que se reproducen en "Los Tuxtlas" pero que durante este estudio no construyeron nido sobre árboles aislados en potreros (residentes que no anidaron en zonas abiertas).

3) Especies migratorias: estas aves son migratorias de Norte América y no se reproducen en la región de Los Tuxtlas (durante su estancia en Los Tuxtlas no construyen nidos).

Para cada muestreo se determinó el "conjunto de visita" de aves frugívoras (especies que percharon sobre el árbol) y el "conjunto alimentario" (conjunto de especies que comieron siconos del árbol). Se utilizó el índice de similitud de Sørensen para comparar la composición de los conjuntos de visita entre los árboles estudiados, y lo mismo se hizo para los conjuntos alimentarios. La tasa de visitas al árbol de cada especie de ave frugívora, se calculó para cada muestreo de la siguiente manera: el número total de visitas-pájaro (eventos individuales) realizadas por una especie durante el muestreo, se dividió entre el total de horas de observación de ese muestreo.

Se realizaron análisis de varianza no-paramétrica (Kruskal-Wallis, ANOVA) para conocer si había diferencias tanto en la riqueza de los conjuntos de visita como en las tasas de visita registradas durante los diferentes muestreos, utilizándose pruebas de comparación múltiple (Zar 1974) para determinar si había diferencias entre las épocas definidas para el muestreo (presencia vs. ausencia de migratorias de Norte América), y entre las especies de *Ficus* (*F. yoponensis* vs. *F. aurea*), así como entre distintas condiciones de fructificación (árbol con frutos maduros vs. sin frutos).

La duración de cada visita registrada se calculó mediante la diferencia en la hora de llegada y salida del árbol (hora:minuto:segundo). La permanencia acumulada sobre el árbol por cada especie de ave frugívora, se obtuvo sumando la duración de cada 'visita-pájaro' por especie durante el muestreo.

La dirección de vuelo del ave al llegar al árbol se registró como una de ocho posibles (N, NE, E, SE, S, SW, W, y NW). Para determinar si las direcciones de llegada al árbol son al azar o no, se utilizó una prueba de Xi-cuadrada (Bathschelet 1981). Se utilizaron correlaciones no-paramétricas (Spearman Rank Correlation), para determinar si había relación entre el número de visitas de aves frugívoras realizadas desde una dirección particular y la superficie o cobertura arbórea (en m²) presente en esa dirección (ver Vegetación circundante).

Los análisis anteriores fueron utilizados para describir la variación estacional y espacial de los conjuntos de aves frugívoras que visitaron los árboles. Con esta información y datos obtenidos en la literatura especializada acerca del comportamiento de cada especie de ave visitante, se determinó a los principales agentes dispersores que podrían estar llevando semillas hacia los árboles estudiados.

DEPOSICION DE SEMILLAS BAJO LOS ARBOLES

Para registrar la deposición de semillas se colocaron quince trampas bajo la copa de cada uno de los cuatro árboles de *Ficus* en los que se realizaron las observaciones de aves. Alrededor de cada árbol se colocó un corral cerrado o cerca de alambre de púas (bajo el perímetro de la copa), para excluir al ganado. Las trampas se ubicaron al azar dentro del corral, guardando una distancia mínima de un metro entre trampas. Las trampas tenían forma de cono invertido de 50 cm de diámetro y 51 cm de profundidad, hechas con tela Nylall (malla de nylon con tamaño de poro = 280 μ), mismas que se amarraban a una estructura de soporte fija, de alambre grueso (alambrón) y de 60 cm de altura. El área total de muestreo (suma de las trampas) bajo cada árbol fue de 2.94 m².

Las trampas se colectaron mensualmente (intervalo entre colectas = 30.3 \pm 4.3 días) durante un período de seis meses, comprendido entre el 15 de marzo y el 14 de septiembre de 1988. Su contenido fue analizado con la ayuda de un microscopio de disección (10X), separando las semillas de otros restos capturados. Las semillas se agruparon y contaron como morfoespecies y posteriormente se identificaron. En los árboles **Fy-1** y **Fy-2** no se tomó en cuenta ninguna semilla de *Ficus* perteneciente al subgénero *Pharmacosycea*, ya que no se puede distinguir si tales semillas las produjo el mismo árbol o fueron traídas por aves desde otro árbol, en el caso de los árboles **Fa-3** y **Fa-4** no se contaron las semillas de *Ficus* del subgénero *Urostigma* por la misma razón (las semillas de *Ficus* sólo son distinguibles a nivel subgénero).

La identificación de las semillas se hizo con base en las colecciones de semillas del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM y de la EBT-Los Tuxtles del Instituto de Biología de la UNAM. Una vez identificada la especie se investigó mediante consultas bibliográficas (Ibarra-Manríquez 1985, Bongers & Popma 1988, Flora de Veracruz) o de material de herbario (EBT-Los Tuxtles, Instituto de Ecología, Xalapa y Facultad de Ciencias, UNAM), su forma de crecimiento, así como su síndrome de dispersión (zoócora, anemócora u otro) con base en las características morfológicas del fruto (caroso, con arilo, alado, etc.).

Para cada especie se midió la longitud, ancho y grosor de sus semillas con un Vernier (precisión 0.5 mm). Midiendo al menos 10 semillas de cada especie, sin embargo esto no fue posible en el caso de muchas especies para las cuales se capturaron muy pocas semillas. Para las especies zoócoras, se consideró únicamente aquella dimensión de la semilla que restringe el paso por la garganta o tracto digestivo del ave (para que la semilla pueda ser tragada). Del intervalo o rango de tamaños del total de semillas zoócoras se hizo una subdivisión en cuatro categorías: **a)** <3mm, **b)** 3.1-7mm, **c)** 7.1-11mm y **d)** >11mm.

RESULTADOS

DISPONIBILIDAD DE FRUTOS DE *FICUS* SPP. EN LOS POTREROS

En todos los meses (marzo de 1988 a octubre de 1989) se encontró por lo menos a tres árboles de *Ficus* con siconos maduros en los potreros estudiados (ej. marzo 1988) y más comúnmente a seis o más árboles (Figura 3). Para cada uno de los 52 árboles seleccionados se registraron cuando menos dos eventos de fructificación en los que se llegó a producir siconos maduros y algunos árboles llegaron a tener más de cuatro. Estos últimos siempre fueron árboles notablemente grandes en comparación con otros de su misma especie.

A pesar de que ninguna de las cuatro especies de *Ficus* presenta un patrón de fructificación anual claramente definido, se registró para cada especie un mayor número de árboles con siconos maduros entre mayo y junio (finales de la época de secas e inicio de las lluvias), así como entre septiembre y octubre (avanzada la época de lluvias).

Del total de siconos maduros producidos en el potrero por los 52 árboles, el 79% de la producción fue de *F. yoponensis*, lo cual se debe en parte a su abundancia (33 individuos registrados) y en parte al tamaño de sus árboles (con promedios de 19 ± 7.6 m de altura y 372 ± 252 m² de cobertura de la copa). Además, durante todos los meses del estudio se registraron siconos maduros para esta especie. El 14% de la producción fue de *F. aurea*, con una disponibilidad relativamente continua, ya que en 16 de los 19 registros mensuales por lo menos uno de sus 7 árboles presentó siconos maduros (sus árboles tuvieron promedios de 16 ± 8.2 m de altura y 208 ± 113 m² de cobertura). Las especies *F. colubrinae* y *F. perforata* tuvieron una producción de siconos maduros mucho menor en cantidad (5% y 3% del total producido, respectivamente) y discontinua en el tiempo, en comparación con las dos primeras especies, lo cual se debe a los pocos individuos registrados (6 árboles para cada una) y al menor tamaño de sus árboles (*F. colubrinae* con promedios de 12 ± 5.3 m de altura y de 187 ± 105 m² de cobertura y los árboles de *F. perforata* eran pequeños individuos reproductivos cuyas copas se mezclaban con el árbol hospedero aún vivo, con cobertura promedio de 71 ± 37 m²).

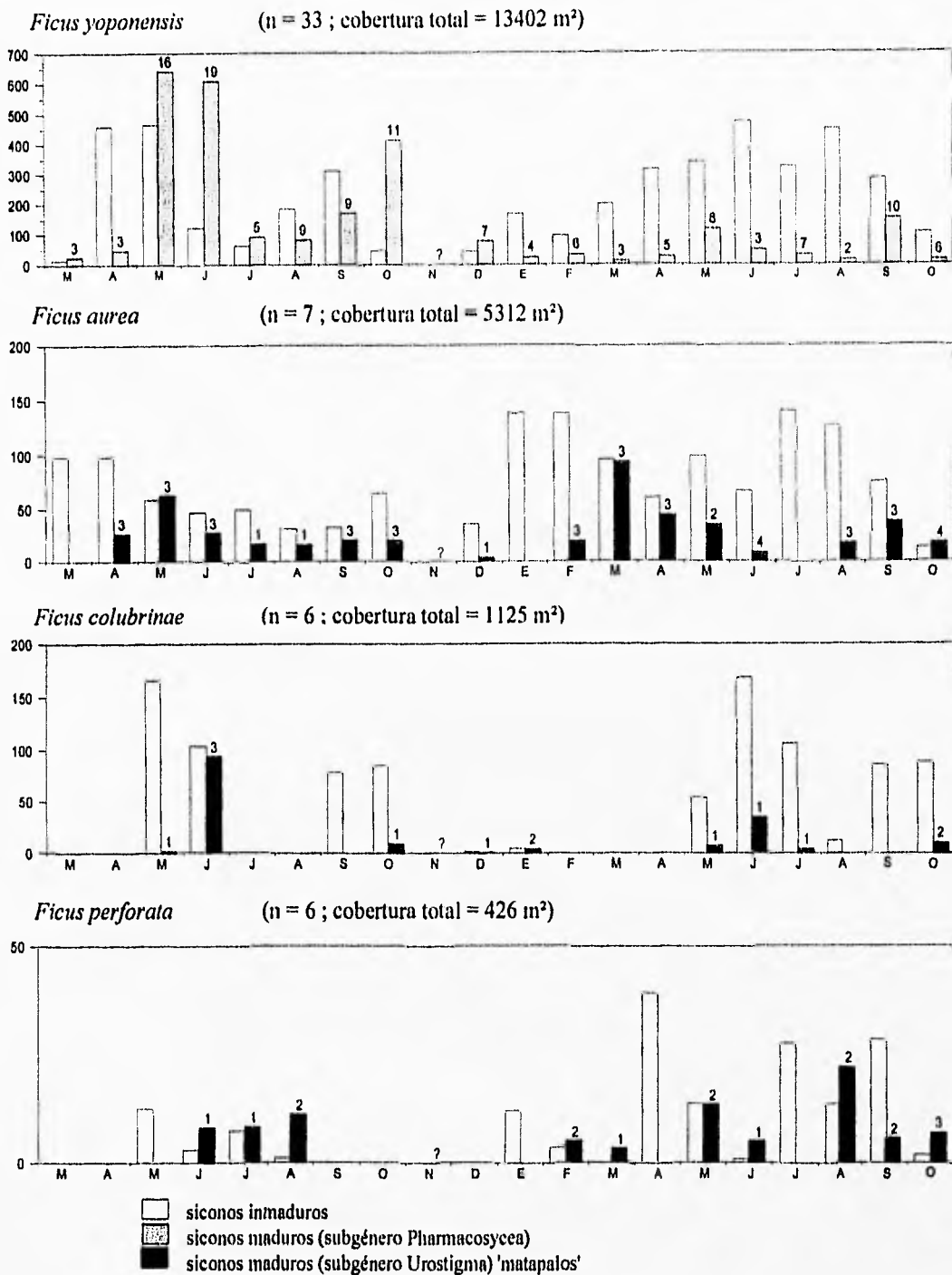


Figura 3. Disponibilidad mensual de siconos de las cuatro especies de *Ficus* spp. más abundantes en los potreros estudiados y sus alrededores; entre marzo de 1988 y octubre de 1989. El eje vertical de cada gráfica (nótese cambio en la escala) corresponde a la magnitud de la producción de siconos (ver índice de fructificación en texto). Sobre cada barra se indica el número de árboles con siconos maduros.

Durante un evento reproductivo determinado, el tiempo que la copa presenta siconos maduros puede variar, en este estudio se distinguieron dos casos: 1) cuando la fructificación fue sincrónica, la presencia de siconos maduros en la copa nunca se prolongó por más de dos meses consecutivos y típicamente duró tan sólo un mes; 2) cuando la fructificación mostró una notable asincronía intra-copa, la presencia de siconos maduros en la copa se mantuvo durante tres o más meses consecutivos. El primer caso fue registrado en las cuatro especies estudiadas, mientras que el segundo ocurrió tan sólo en algunos de los árboles de *F. yoponensis* y de *F. aurea*, y estos árboles siempre fueron de los más grandes de su especie. Un caso extraordinario fue un árbol aislado de *F. yoponensis* cuya copa era de poco más de 1000 m² de cobertura (el más grande en los potreros estudiados), el cual presentó siconos en diferentes estados de desarrollo en 16 de los 19 meses del registro, con una notable asincronía en sus ramas, es decir que únicamente en 3 registros no tuvo siconos en su copa.

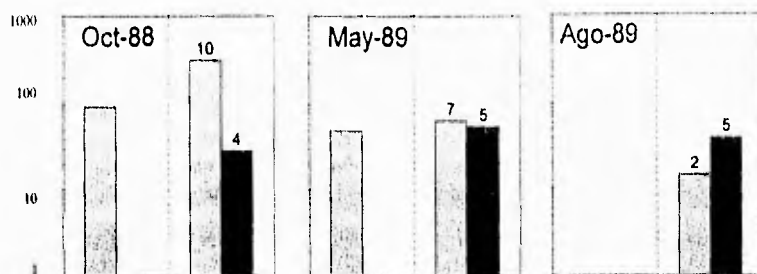
Para cada uno de los cuatro árboles de *Ficus* seleccionados para realizar las observaciones de aves, se muestra gráficamente (Figura 4) la oferta de siconos maduros en el árbol al momento de hacer el muestreo de aves, comparada con la oferta de siconos maduros en el resto de los árboles de *Ficus* spp. incluidos en el registro fenológico. Se separó a los subgéneros *Urostigma* y *Pharmacosycea* porque las especies del primero tienen siconos más atractivos para aves. De los 15 muestreos realizados, solamente hubo uno durante el cual la oferta de siconos maduros en el árbol del muestreo superó a la oferta de siconos de todos los otros árboles (árbol Fa-4 en marzo de 1989).

AVES VISITANTES

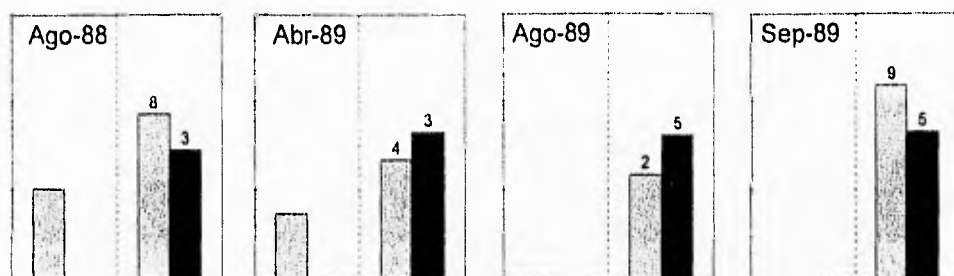
Se registraron 3715 visitas realizadas por 73 especies de aves en los cuatro árboles de *Ficus*, durante 252 horas de observación acumuladas en 15 muestreos. Para 4 de éstas aves únicamente se pudo determinar con seguridad el género, por lo que no se les asignó ningún nombre específico. Hubo 44 visitas realizadas por aves que no se pudieron identificar y por lo tanto se excluyeron de los análisis.

La mayoría de las especies registradas son de las familias Tyrannidae y Emberizidae, con 15 y 30 especies respectivamente, dentro de ésta última las subfamilias Parulinae (11 especies), Icterinae (8) y Thraupinae (7) fueron las más representadas. De las 73 especies registradas, 51 son residentes, 17 son migratorias de Norte América, 3 son migratorias locales o altitudinales y una especie se reproduce durante el verano en la región y emigra en otras épocas del año (residente de verano). Para una especie no se determinó con seguridad su estatus (*Empidonax* sp.).

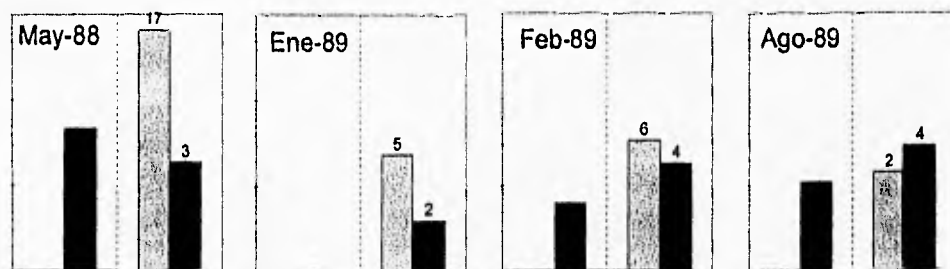
Arbol No.1 *F. yoponensis*



Arbol No.2 *F. yoponensis*



Arbol No.3 *F. aurea*



Arbol No.4 *F. aurea*

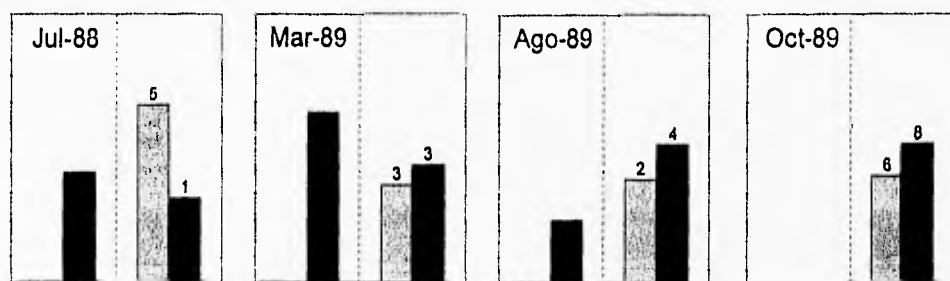


Figura 4. Producción de siconos maduros (frutos) en la copa del árbol al momento de hacer el muestreo de aves (lado izquierdo de cada gráfica) en comparación con la producción registrada en 51 árboles de cuatro especies de *Ficus* ubicados en los potreros estudiados (lado derecho de cada gráfica). Sobre cada barra se indica el número de árboles con siconos maduros. El eje vertical (escala logarítmica) corresponde a la magnitud de la producción (ver índice de fructificación). Por separado se muestra la producción de los árboles de los subgéneros *Pharmacosycea* (en gris) y *Urostigma* (en negro).

Dieta de las especies visitantes

El tipo de alimento consumido por cada especie de ave registrada se señala en la lista de especies en la columna de DIETA (Tabla 2) y la secuencia de las letras indica de izquierda a derecha su preferencia. Con base en dicha preferencia se hizo la clasificación de las especies en las cuatro categorías de dieta consideradas en este estudio (ver Metodología).

Las aves frugívoras facultativas, fueron las más importantes visitantes de los árboles aislados en los potreros, no solamente por el número de especies registradas sino también por la cantidad de sus visitas. Las especies preferentemente frugívoras ocuparon el segundo lugar en cuanto al número de visitas realizadas. Mientras que en el caso de las aves insectívoras, si bien se registró un alto número de especies, éstas realizaron en conjunto una cantidad de visitas considerablemente menor a la de las especies que incluyen frutos en sus dietas (Figura 5). Las aves que se alimentan de vertebrados hicieron muy pocas visitas.

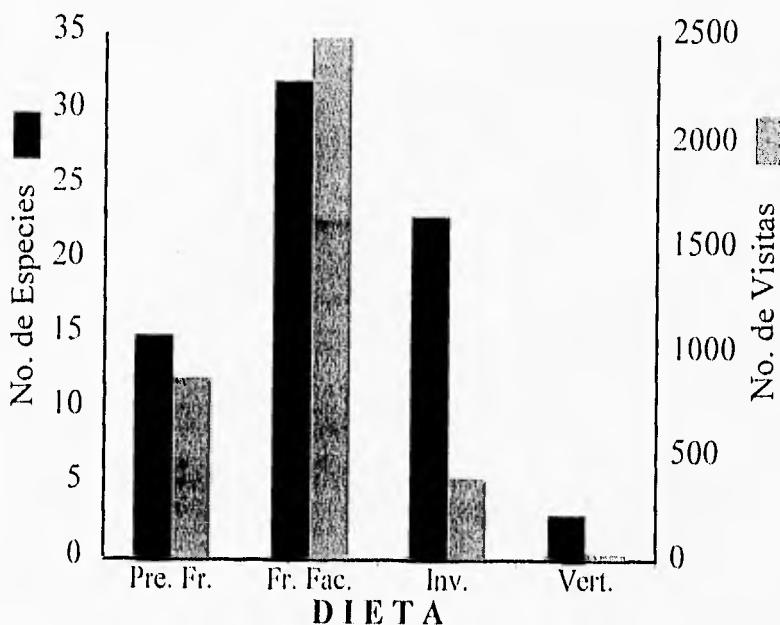


Figura 5. Número de especies de aves y sus visitas registradas en cuatro árboles de *Ficus* aislados en potreros de Los Tuxtlas (252 horas de observación), separando a las aves por su tipo de dieta: Preferentemente Frugívoras (**Pre.Fr.**), Frugívoras Facultativas (**Fr.Fac.**), Insectívoras o que se alimentan exclusivamente de invertebrados (**Inv.**) y las aves de presa o carroñeras que se alimentan principalmente de vertebrados (**Vert.**).

Tabla 2. Listado de especies de aves registradas en cuatro árboles de *Ficus* (*F. yoponensis* y *F. aurea*) aislados en potreros de los Tuxtlas, Ver.

FAMILIA				FAMILIA			
Subfamilia				Subfamilia			
Especie	DJ	ES	HA	Especie	DJ	ES	HA
ACCIPITRIDAE				TROGLODYTIDAE			
<i>Buteo galus anthracinus</i> (Deppe).	VI	R	SAZ.	<i>Campylorhynchus zonatus</i> (Lesson).	I	R	AZ.
<i>Buteo nitidus</i> (Latham).	VI	R	AZ.	MUSCICAPIDAE			
FALCONIDAE				Sylvinae			
<i>Herpetotheres cachimans</i> (Linnaeus).	V	R	AZ.	<i>Polioptila caerulea</i> (Linnaeus).	I	M	SA
CRACIDAE				Turdinae			
<i>Ortalis vetula</i> (Wagler).	FSI*	R	A	<i>Turdus grayi</i> Bonaparte.	IF	R	SA
COLUMBIDAE				<i>Turdus assimilis</i> Cabanis.	IF	ML	SA
<i>Columba flavirostris</i> (Wagler).	FS*	R	AZ.	VIREONIDAE			
<i>Columbina inca</i> (Lesson).	FS*	R	Z	Vireoninae			
PSITTACIDAE				<i>Vireo flavifrons</i> Vieillot.	IF	M	AZ.
<i>Anasazona autumnalis</i> (Linnaeus).	FS*	R	SAZ.	<i>Vireo (all) solitarius</i>	IF	M	SA
CUCULIDAE				Vireoninae			
<i>Playa coyana</i> (Linnaeus).	I	R	SA	<i>Vireo olivaceus</i>			
<i>Crotaphaga sulcirostris</i> Swainson.	I	R	AZ.	<i>pulexellus</i> Selater & Savin.	I	ML	S
STRIGIDAE				EMBERIZIDAE			
<i>Glauclidium braytonium</i> (Gmelin).	I	R	SAZ.	Parulinae			
TROGONIDAE				<i>Parula americana</i> (Linnaeus).	I	M	Z
<i>Trogon violaceus</i> Gmelin.	IF	R	SA	<i>Dendroica petechia</i> (Linnaeus).	IF	M	AZ.
RAMPHASTIDAE				<i>Dendroica</i> spp.	IF	M	?
<i>Pteroglossus torquatus</i> (Gmelin).	FIV	R	SAZ.	<i>Mniotilta varia</i> (Linnaeus).	I	M	SA
<i>Ramphastos sulfuratus</i> Lesson.	FIV	R	SAZ.	<i>Setophaga ruticilla</i> (Linnaeus).	I	M	SA
PICIDAE				<i>Oporornis formosus</i> (Wilson).	I	M	SA
<i>Melanerpes pucheran</i> (Malherbe).	IF	R	SA	<i>Geothlypis poliocephala</i> Baird.	I	R	Z
<i>Melanerpes aurifrons</i> (Wagler).	IF	R	SAZ.	<i>Wilsonia citrina</i> (Boddaert).	I	M	SA
<i>Piculus rubiginosus</i> (Swainson).	I	R	SA	<i>Wilsonia pusilla</i> (Wilson).	I	M	SAZ.
<i>Celex castaneus</i> (Wagler).	IF	R	SA	<i>Basileuterus culicivarus</i> (Deppe).	I	R	SA
<i>Dryocopus lineatus</i> (Linnaeus).	I	R	AZ.	<i>Basileuterus rufifrons</i> (Swainson).	I	R	AZ.
DENDROCOLAPTIDAE				Coerebinae			
<i>Lepidocolaptes souleyetii</i> (Des Murs).	I	R	SA	<i>Coereba flaveola</i> (Linnaeus).	NFI	ML	SA
TYRANNIDAE				Thraupinae			
Elaeniinae				<i>Euphonia affinis</i> (Lesson).	FI	R	AZ.
<i>Tohnomyias sulphurescens</i> (Spix).	IF	R	SA	<i>Euphonia hirundinacea</i> Bonaparte.	FI	R	SA
Fluvicolinae				<i>Thraupis episcopus</i> (Linnaeus).	FI	R	AZ.
<i>Cantopus cinereus</i> (Spix).	I	R	SA	<i>Thraupis abbas</i> (Deppe).	IF	R	AZ.
<i>Empidonax flaviventris</i> (Bird & Baird).	I	M	SA	<i>Iabia</i> sp.	IF	R	SA
<i>Empidonax minimus</i> (Baird & Baird).	I	M	A	<i>Piranga rubra</i> (Linnaeus).	IF	M	SA
<i>Empidonax</i> sp.	I	?	?	<i>Ramphocelus sanguinolentus</i> (Lesson).	IF	R	SA
Tyranninae				Cardinalinae			
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	I	R	SA	<i>Saltator maximus</i> (Müller).	FI	R	AZ.
<i>Pitangus sulphuratus</i> (Linnaeus).	IFV	R	AZ.	<i>Saltator atriceps</i> (Lesson).	FI	R	AZ.
<i>Megarynchus pitangua</i> (Linnaeus).	IVF	R	SAZ.	<i>Caryothraustes</i>			
<i>Myiozetetes similis</i> (Spix).	IF	R	AZ.	<i>poliogaster</i> (Du Bus de Gisignies).	FI	R	SA
<i>Myiodynastes luteiventris</i> Selater.	IF	RV	SA	Icterinae			
<i>Tyrannus melancholicus</i> Vieillot.	FI	R	Z	<i>Sturnella magna</i> (Linnaeus).	IS*	R	Z
<i>Tyrannus tyrannus</i> (Linnaeus)	IF	T	Z	<i>Dives dives</i> (Deppe).	IS*	R	AZ.
Tityrinae				<i>Scaphidura oryzivora</i> (Gmelin).	IS*	R	Z
<i>Pachyrhamphus aglaiae</i> (Lafresnaye).	IF	R	AZ.	<i>Icterus dominicensis</i> (Linnaeus).	IF	R	A
<i>Tityra semifasciata</i> (Spix).	FI	R	SAZ.	<i>Icterus spurius</i> (Linnaeus).	IFN	T	Z
<i>Tityra inquisitor</i> (Lichtenstein).	FI	R	SA	<i>Icterus gularis</i> (Wagler).	IF	R	AZ.
CORVIDAE				<i>Icterus galbula</i> (Linnaeus).	IFN	M	SA
<i>Cyanocorax yucas</i> (Boddaert).	IFV	R	A	<i>Paracoccyz montezuma</i> (Lesson).	IFV	R	SAZ.
<i>Cyanocorax morio</i> (Wagler).	IFV	R	SAZ.				

DIETA (DJ) : F (Frutos); I (Invertebrados); V (Vertebrados); N (Néctar); S* (Semillas, pueden dañarlos).

ESTATUS (ES) : R (Residente); RV (Residente de Verano); ML (Migratoria Local); M (Migratoria de Norte América); T (Transitoria).

HABITAT (HA) : S (Selva); A (Acahuales, vegetación secundaria); Z (Zonas abiertas).

Los datos de Dieta, Estatus y Habitat son de Coates-Estrada & Estrada (1985). Los datos de Dieta están ordenados por preferencia alimentaria.

NOMENCLATURA: 'Check-list for North American Birds' (A.O.U. 1983, 6ª edición).

Aves frugívoras (potenciales dispersoras de semillas)

El 64% de las especies de aves registradas se alimentan de frutos y el número de sus visitas realizadas a los cuatro árboles fue casi diez veces mayor al de las especies que no incluyen frutos en sus dietas (Tabla 3). En cada uno de los cuatro árboles el número de especies frugívoras y notoriamente el número de sus visitas fue claramente superior al de las especies no frugívoras. Se incluyeron como frugívoras a siete especies granívoras, que por lo general dañan las semillas y comúnmente se consideran como depredadoras. Sin embargo, semillas muy pequeñas en relación al tamaño del ave pueden pasar intactas a través del tracto digestivo, o cuando menos un reducido porcentaje de ellas y entonces podrían ser dispersadas (Levey 1986, 1987). Estas especies granívoras realizaron 507 visitas (15% de las visitas de aves frugívoras) a los árboles estudiados y debe entenderse que su calidad como dispersores es considerablemente pobre, puesto que solamente dispersan aquellas especies de plantas cuyas semillas son de tamaño muy reducido.

Tabla 3. Número de especies y de visitas de aves frugívoras y no-frugívoras registradas en dos árboles de *Ficus yoponensis* (Fy-1 y Fy-2) y en dos de *F. aurea* (Fa-3 y Fa-4), aislados en potreros de Los Tuxtlas.

	Fy-1	Fy-2	Fa-3	Fa-4	TOT.
AVES FRUGIVORAS					
Visitas	445	561	803	1565	3374
Especies	26	30	29	32	47
AVES NO-FRUGIVORAS					
Visitas	95	83	53	110	341
Especies	9	15	13	10	26
TOTAL	540	644	856	1675	3715
Especies	35	45	42	42	73

TAMAÑO DE LAS AVES FRUGIVORAS VISITANTES

La distribución de tamaños de las diferentes especies de aves frugívoras que percharon sobre los árboles estudiados, va desde aves con 9 cm de longitud del cuerpo hasta aves con 50 cm, la mediana de esta distribución fue de 18 cm. Las aves más pequeñas fueron *Euphonia affinis*, *E. hirundinacea* y *Coereba flaveola* cuya longitud del cuerpo no supera los 12 cm (9-11, 10-11.5 y 10 cm respectivamente). Mientras que las más grandes llegan a ser 3 a 5 veces mayores que las anteriores, tales como: *Pteroglossus torquatus* (38-40 cm), *Ramphastos sulfuratus* (50), *Psarocolius montezuma* (38-51), *Cyanocorax morio* (35-46) y *Ortalis vetula* (50-51). Más de la mitad de las especies registradas son aves que tienen entre 16 y 24 cm de longitud del cuerpo, las cuales realizaron más de la mitad (59%) de las visitas (Figura 6). La

distribución de tamaños de las especies de aves frugívoras que visitaron los árboles aislados en los potreros, no difiere de la distribución de tamaños de la avifauna frugívora reportada para la zona de Los Tuxtlas (Figura 7).

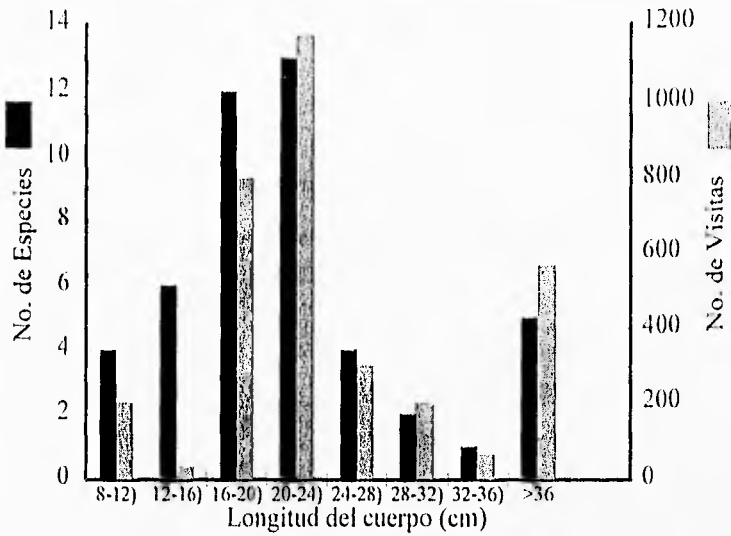


Figura 6. Número de especies de aves frugívoras y sus visitas registradas en cuatro árboles de *Ficus* aislados en potreros de Los Tuxtlas, separando a las aves por su tamaño (Longitud del cuerpo).

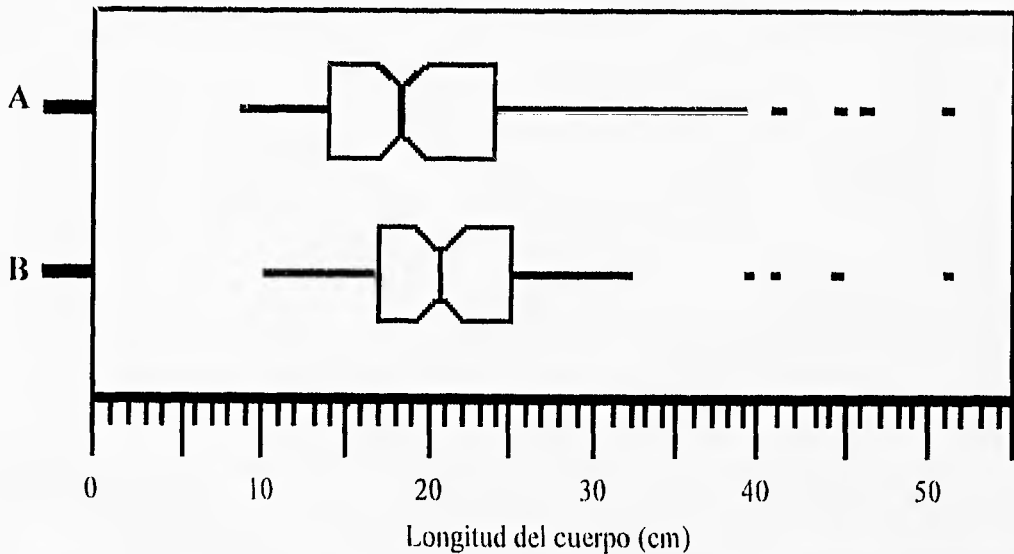


Figura 7. Comparación de la distribución de tamaños de aves frugívoras entre: A) especies reportadas para la EBT-"Los Tuxtlas" (n=145 especies, Coates-Estrada y Estrada, 1985, excluyendo aves acuáticas) y B) especies registradas en árboles de *Ficus* aislados en potreros (n=47 especies; este estudio).

distribución de tamaños de las especies de aves frugívoras que visitaron los árboles aislados en los potreros, no difiere de la distribución de tamaños de la avifauna frugívora reportada para la zona de Los Tuxtlas (Figura 7).

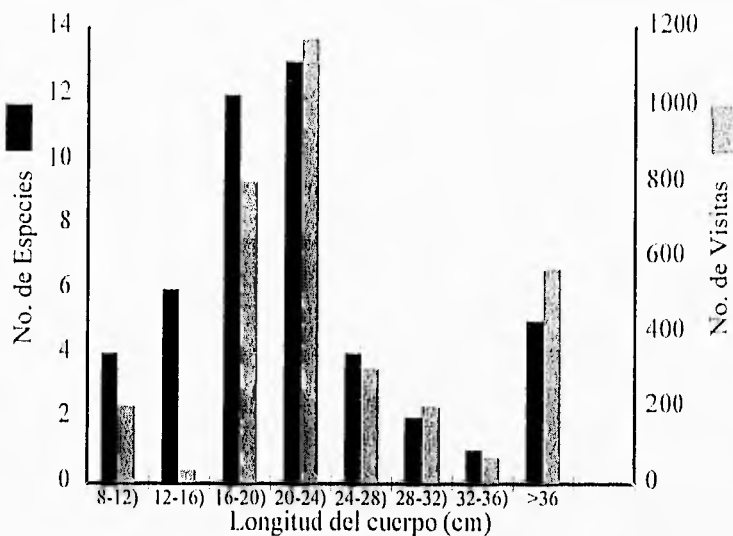


Figura 6. Número de especies de aves frugívoras y sus visitas registradas en cuatro árboles de *Ficus* aislados en potreros de Los Tuxtlas, separando a las aves por su tamaño (Longitud del cuerpo).

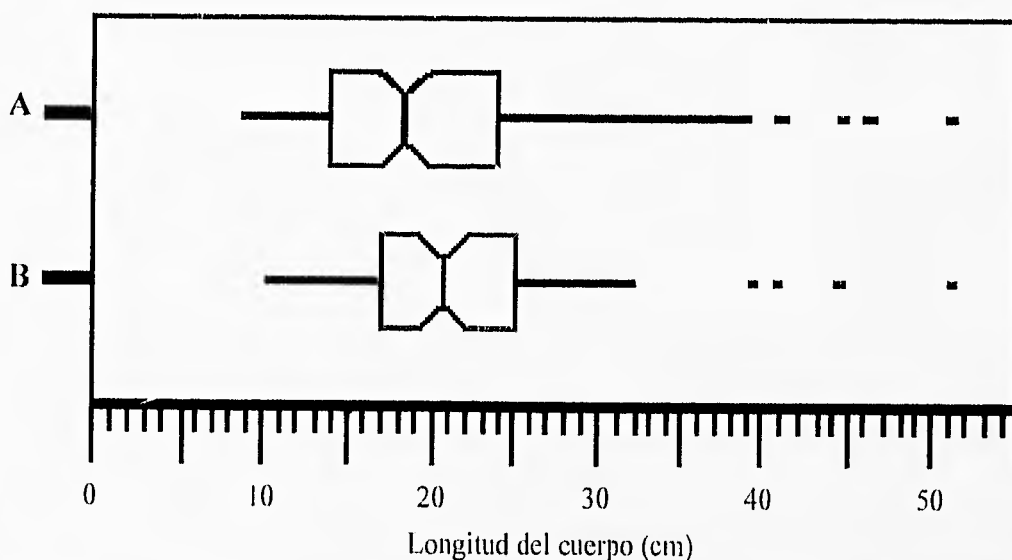


Figura 7. Comparación de la distribución de tamaños de aves frugívoras entre: A) especies reportadas para la EBT-"Los Tuxtlas" (n=145 especies, Coates-Estrada y Estrada, 1985, excluyendo aves acuáticas) y B) especies registradas en árboles de *Ficus* aislados en potreros (n=47 especies; este estudio).

HÁBITAT DE LAS AVES FRUGÍVORAS VISITANTES Y UBICACIÓN DE NIDOS

La mitad de las especies (24) registradas en los árboles estudiados son observadas comúnmente en el interior de la selva (Tabla 2, columna de Hábitat). Aunque las demás especies son observadas con mayor frecuencia en vegetación secundaria (Acahuales) o en zonas abiertas (potreros o campos de cultivo), también utilizan frecuentemente los bordes de los fragmentos de selva y ocasionalmente se internan en ellos (obs. pers.).

De las 47 especies registradas, 13 construyeron nidos en árboles aislados en el potrero y todas ellas destacaron por el alto número de visitas que realizaron a los árboles de *Ficus* estudiados, representando el 72% de las visitas (Figura 8). Cabe señalar, que para éstas especies se registró cuando menos uno de sus nidos, ubicado a menos de 75 m de distancia de alguno de los 4 árboles seleccionados. Únicamente en tres ocasiones la construcción del nido se hizo directamente sobre el árbol de *Ficus* observado; *Columba flavirostris* (agosto de 1989, Fy-3), *Tityra semifasciata* (agosto de 1988, Fa-2) y *Cyanocorax morio* (octubre de 1988, Fy-1). El mayor número de especies registradas en los árboles fueron de la categoría de especies residentes que no anidan en los potreros, las cuales realizaron el 22% de las visitas. Las especies migratorias de Norte América fueron las menos representadas en número de especies y de visitas.

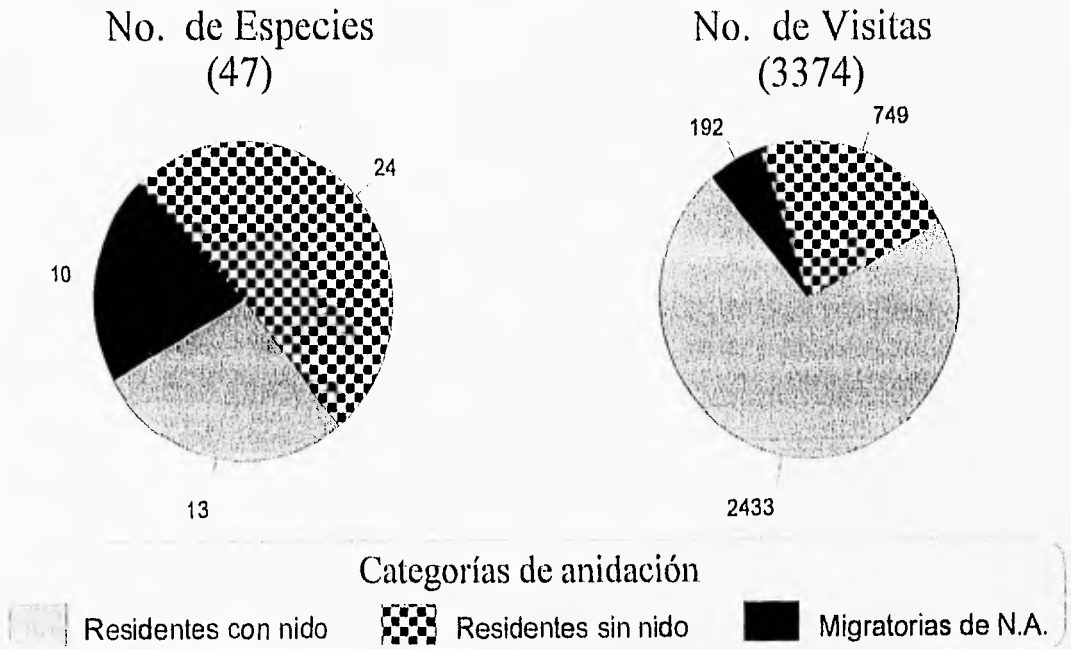


Figura 8. Proporción del número de especies y de visitas realizadas por aves frugívoras a 4 árboles de *Ficus* aislados en potreros de Los Tuxtlas; separando a las especies de aves en 3 categorías conforme a su capacidad de anidar en los potreros (ver texto).

Conjuntos de visita y alimentario (*F. yoponensis* vs. *F. aurea*)

El conjunto de especies de aves frugívoras que visita un árbol en un momento dado (conjunto de visita) difícilmente se repetirá durante otra época en ese mismo árbol o en otro árbol de su misma especie (Tabla 4). Similarmente, el conjunto de especies de aves que durante un determinado evento reproductivo se alimentó de los siconos de un árbol (conjunto alimentario), difícilmente se repetirá para otra fructificación del mismo árbol o de otro de la misma especie.

La riqueza del conjunto de visita por muestreo (3 días consecutivos) varió entre 13 y 29 especies de aves frugívoras (Tabla 4). No hubo diferencias significativas entre los cuatro árboles ($F_{(3,11)}=1.12$; $P=0.38$, ANOVA), ni tampoco entre las especies de *Ficus* ($H_{(1)}=0.03$; $P=0.87$, Kruskal-Wallis ANOVA). El número total de especies de aves frugívoras que visitaron los dos árboles de *F. yoponensis* (36) es muy parecido al registrado en los dos de *F. aurea* (39). Sin embargo, la riqueza del conjunto de visita varió significativamente durante las dos épocas definidas para el muestreo de aves ($H_{(1)}=4.53$; $P<0.05$, Kruskal-Wallis ANOVA), siendo mayor durante los meses en que las especies de aves migratorias de Norte América están presentes en Los Tuxtlas (mediana= 17 especies por muestreo) y menor durante su ausencia (mediana = 15 especies).

El número de especies de aves que se alimentó de los siconos de *F. yoponensis* durante cada muestreo fue significativamente menor ($T_{4,6}=10.0$; $P<0.05$, Mann-Whitney test) al registrado en los muestreos de los árboles de *F. aurea*. Del total de especies de aves frugívoras que visitaron los árboles de *F. yoponensis* solamente el 36% comió sus siconos, mientras que en *F. aurea* el 80% de las especies visitantes comieron sus siconos. Es importante destacar que toda especie de ave que se alimentó de *F. yoponensis* también lo hizo de *F. aurea* (Tabla 4).

Dos especies de aves se destacaron por consumir los siconos de ambas especies de *Ficus* y por hacerlo fielmente durante todas las épocas: *Melanerpes aurifrons* y *Thraupis abbas*, otras especies menos consistentes pero que también consumieron siconos en los cuatro árboles fueron *Tityra semifasciata*, *Cyanocorax morio* y *Psarocolius montezuma* (todas estas especies anidaron en árboles aislados en potreros). Entre las especies migratorias se destaca *Icterus galbula*, ya que durante las épocas en que está presente en la zona consumió los siconos de ambas especies de *Ficus* y de sus dos árboles estudiados. Entre las especies residentes que no anidaron en árboles del potrero, destacaron como consumidoras de *Ficus*; *Euphonia hirundinacea* y *Turdus grayi* para *F. aurea* y los dos tucanes (*Pteroglossus torquatus* y *Ramphastos sulfuratus*) y la cotorra (*Amazona autumnalis*) para ambas especies de *Ficus*.

Tabla 4. Conjuntos de visita (cualquier símbolo) y alimentario (símbolos rellenos = ave ingirió frutos) de dos árboles de *Ficus yoponensis* (cuadros) y dos de *F. aurca* (círculos), aislados en potreros. Se señala si la especie de ave visitó el árbol cuando no tenía frutos maduros (cruces); y también si ignoró los frutos maduros del árbol durante su visita (símbolos huecos).

Especies de Aves	Arbol Fy-1				Arbol Fy-2				Arbol Fa-3				Arbol Fa-4			
	Oc8	My9	Ag9		Ag8	Ab9	Ag9	Se9	My8	Fe9	Ag9	En9	Jl8	Mr9	Ag9	Oc9
<i>Melanerpes aurifrons</i>	■	■	†		■	■	†	†	●	●	●	†	●	●	●	†
<i>Thraupis abbas</i>	■	■	†		■	■	†	†	●	●	●	†	●	●	●	†
<i>Cyanocorax morio</i>	■	■	†		■	■	†	†	●	●	○		●	●	○	†
<i>Tityra semifasciata</i>	■	□	†		■	□	†	†	●	○	●	†	●	●	●	†
<i>Pitangus sulphuratus</i>	■	□			□	□			●	●	●	†	●	●	●	†
<i>Psarocolius montezuma</i>	■				■	■	†	†	●	○			●	●	●	†
<i>Dives dives</i>		□	†		■		†	†	●	●	○	†	●	●		†
<i>Megarynchus pitangua</i>		□	†			□	†		○	○			●	●	●	
<i>Myiozetetes similis</i>			†		□	□	†	†			●	†		○	●	
<i>Tityra inquisitor</i>		□			■	□		†			○	†		●		
<i>Scaphidura oryzivora</i>											○		●	●		
<i>Myiodyncastes luteiventris</i>		□	†		□	□	†		○		○		○			
<i>Columba flavirostris</i>									○		○					
<i>Euphonia hirundinacea</i>	□	□			□	†			●	●		†	●	●	●	†
<i>Turdus grayi</i>		□	†		□	†			●	●	●		●	●	○	†
<i>Amazona autumnalis</i>		□			■	■		†			○		●	●	○	†
<i>Ramphastos sulfuratus</i>		□			■	□	†	†	○	●	○		●	●	●	†
<i>Pteroglossus torquatus</i>	■		†		■									●	●	†
<i>Trogon violaceus</i>	□				□	□	†							●		†
<i>Icterus gularis</i>		□						†	●	●				○		
<i>Pachyrhamphus aglaiae</i>					□	†				●	○	†			●	†
<i>Melanerpes pucherani</i>												†	○	●	●	
<i>Saltator atriceps</i>					■	†	†		●							
<i>Saltator maximus</i>			†								●					
<i>Thraupis episcopus</i>												†		●		
<i>Ramphocelus sanguinolentus</i>							†	†	●							
<i>Euphonia affinis</i>										●						
<i>Ortalis vetula</i>														●		
<i>Cyanocorax yncas</i>					□	□										
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	□											†				
<i>Caryothraustes poliogaster</i>							†									
<i>Columbina inca</i>						□										
<i>Habia sp.</i>							†									
<i>Celeus castaneus</i>														○		
<i>Icterus dominicensis</i>														○		
<i>Sturnella magna</i>														○		
<i>Tyrannus melancholicus</i>											○					
<i>Icterus galbula</i>	■				■		†		●			†	●			†
<i>Piranga rubra</i>	□								●			†	○			
<i>Turdus assimilis</i>									○				●			
<i>Vireo flavifrons</i>			†										●			
<i>Dendroica spp.</i>	□											†			●	†
<i>Icterus spurius</i>	□											†	○			
<i>Tyrannus tyrannus</i>							†									
<i>Dendroica petechia</i>							†									
<i>Coereba flaveola</i>			†													
<i>Vireo solitarius</i>							†									
Riqueza conjunto de Visita	15	14	13		15	20	18	18	15	17	15	15	14	29	16	16
(Riqueza conjunto Alimentario)	(8)	(3)	-		(9)	(8)	-	-	(11)	(13)	(7)	-	(12)	(22)	(13)	-
Fatal por árbol		26 (8)			30 (12)				29 (19)				32 (25)			
Total por especie de <i>Ficus</i>			36 (13)								39 (31)					

1^o bloque de especies: las que anidaron en árboles aislados; 2^o residentes que no lo hicieron y 3^o migratorias de N. América.

Si consideramos a la Tabla 4 como una 'matriz' de datos en la cual las especies de aves son los renglones (filas) y los diferentes muestreos las columnas, entonces cada celda de dicha matriz con un registro (cualquier símbolo = la especie de ave perchó en el árbol durante el muestreo en cuestión), puede considerarse como un 'bit' de información. El número de bits en los que hubo ingestión de siconos (símbolos rellenos), dividido entre el total de bits (todos los símbolos), nos indica la proporción de registros en la que podemos suponer que las aves frugívoras fueron atraídas por el recurso alimentario (siconos) ofrecido por el árbol. En el 58% de los registros de *F. aurea*, las especies visitantes se alimentaron de sus siconos, mientras que en *F. yoponensis* únicamente en el 25%. Si consideramos únicamente los muestreos en que había siconos maduros en el árbol (el ave tenía la opción de comer), entonces en el 74% y el 44% de los casos hubo ingestión de siconos en *F. aurea* y en *F. yoponensis*, respectivamente. Dicho de otra manera, en el 42% del total de registros de *F. aurea* y en el 75% de los de *F. yoponensis*, las especies de aves visitantes no fueron atraídas por los siconos.

En cuanto a la composición de los conjuntos de visita de cada árbol, la mayor similitud correspondió a los árboles *Fy-1* y *Fa-4* (Tabla 5). Únicamente 16 de las 47 especies frugívoras registradas, visitaron los cuatro árboles y 11 de estas fueron de las especies agrupadas en la categoría 'residentes con nido'; por lo que la relativamente alta similitud de los conjuntos de visita entre los árboles, se debe en gran parte a estas especies.

En cuanto al conjunto alimentario, los dos árboles de *F. yoponensis* tuvieron la mayor similitud (Tabla 5). Entre los árboles de *F. aurea* la similitud del conjunto alimentario resultó más baja. El porcentaje de similitud entre árboles de especies diferentes fue similar al obtenido entre los dos de *F. aurea*, debido a que todas las aves que se alimentaron de *F. yoponensis* también lo hicieron de *F. aurea*.

Tabla 5. Índices de similitud de Sorensen (%) entre los conjuntos de visita y alimentario de cuatro árboles de *Ficus* aislados en potreros (*F. yoponensis* #s 1 y 2, *F. aurea* #s 3 y 4). Entre paréntesis se indica el número de especies compartidas para cada comparación.

Conjuntos	Comparaciones entre árboles					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
De visita	71.4 (20)	72.7 (20)	79.3 (23)	64.4 (19)	67.7 (21)	68.8 (21)
Alimentario	70.0 (7)	51.8 (7)	48.5 (8)	58.0 (9)	59.4 (11)	59.1 (13)

Frecuencia de las visitas de aves frugívoras

En los 15 muestreos realizados la tasa de visitas a los árboles aislados varió de 5 a 80 visitas por hora de observación. La tasa de 80 visitas/hr fue un evento único y superó por mucho a los 14 muestreos restantes. Sin tomar en cuenta este muestreo, las tasas de visita en los restantes siete muestreos de *F. aurea* variaron entre 4.8 y 18.0 visitas/hr, mientras que en los siete realizados en *F. yoponensis* las tasas variaron entre 4.7 y 12.8 visitas/hr (Tabla 6).

Las tasas de visita en los árboles de *F. aurea* fueron significativamente mayores ($T_{(4,4)} = 26.0$; $P < 0.05$, Mann-Whitney test) cuando sus árboles tenían siconos maduros en cantidad apreciable (intensidad de fructificación mayor a 10, medida con el índice descrito en la metodología, ver eje "Y" en Figura 4), en comparación a las tasas registradas cuando estos árboles no tenían siconos maduros o su producción era mínima. Estas mayores tasas superaron las 16 visitas/hr, mientras que cuando los árboles no tienen siconos maduros o su producción es mínima las tasas no superan las 10 visitas/hr (Tabla 6). En *F. yoponensis* las tasas de visita no tuvieron relación con la producción de siconos en los árboles ($T_{(3,4)} = 15.0$; $P = 0.40$, Mann-Whitney test). Las tasas de visita en *F. aurea* cuando sus árboles están cargados de siconos maduros son significativamente mayores a las registradas en los árboles de *F. yoponensis* ($H_{(1)} = 7.0$; $P < 0.01$, Kruskal-Wallis ANOVA). En *F. yoponensis* ninguno de sus siete muestreo superó las 13 visitas por hora.

La variación en las tasas de visita no tuvo relación con la presencia o ausencia de aves migratorias de Norte América ($H_{(1)} = 1.62$; $P = 0.232$, Kruskal-Wallis ANOVA). Para cada una de las especies de aves que anidaron sobre árboles aislados en potreros ('residentes con nido'), se registraron tasas de visita relativamente mayores durante aquellos muestreos en que alguno de sus nidos estaba localizado a menos de 75 m del árbol observado (Tabla 6). En conjunto estas especies capaces de anidar en potreros, tuvieron durante cada muestreo tasas de visita claramente superiores a las registradas tanto para las especies residentes que no anidaron en los potreros, como para las especies migratorias de Norte América. El muestreo de septiembre de 1989 en **Fy-2** fue la única excepción a lo anterior, ya que durante éste la tasa de visitas de especies migratorias superó a las tasas de las otras dos categorías.

Duración de las visitas de las aves frugívoras

La distribución de frecuencias de la duración de las visitas es altamente asimétrica atenuándose hacia la derecha (Figura 10). La clase modal fue la de visitas menores a 2 minutos en ambas especies de *Ficus* y la mitad de las visitas tuvieron una duración inferior a los 4 minutos. Muy pocas visitas superaron los 30 minutos, sin embargo, hubo 5 visitas en

Tabla 6. Tasa de visitas (# de visitas/hr de obs.) de aves frugívoras, durante 15 muestreos realizados en 4 árboles de *Ficus* aislados en potreros (*F. voponensis*: 1 y 2; *F. aurea*: 3 y 4). El 1º bloque de especies corresponde a las que anidaron en los potreros, el 2º a las residentes que no lo hicieron y el 3º a las migratorias de N.A. (ver texto). En **negritas** se indica que la especie de ave anidó a menos de 75 m del árbol, durante ese muestreo. († = tasa < 0.06 visitas/hr).

Especie	Arbol Fy-1			Arbol Fy-2				Arbol Fa-3				Arbol Fa-4			
	Oc'8	My'9	Ag'9	Ag'8	Ab'9	Ag'9	Se'9	My'8	En'9	Fc'9	Ag'9	Jl'8	Mr'9	Ag'9	Oc'9
<i>Mel aur</i>	2.4	5.1	1.5	2.0	1.3	1.8	0.7	6.4	1.2	2.0	4.3	0.6	6.5	2.0	1.1
<i>Myi sim</i>	-	-	1.7	1.0	0.1	0.9	0.5	-	0.2	-	0.6	-	0.1	0.7	-
<i>Tit sem</i>	0.2	0.5	0.7	4.1	†	0.8	0.2	1.0	0.6	0.6	1.3	0.5	1.1	0.3	0.4
<i>Myi lut</i>	-	0.3	0.4	0.8	0.4	0.8	-	0.3	-	-	0.7	†	-	-	-
<i>Tit inq</i>	-	1.9	-	1.0	0.3	-	0.3	-	0.4	-	0.2	-	0.5	-	-
<i>Cya mor</i>	0.8	0.4	0.1	0.5	0.3	0.2	0.2	0.6	-	0.2	0.3	-	2.5	0.1	0.1
<i>Pit sul</i>	0.4	0.8	-	0.1	0.1	-	-	0.6	0.2	0.5	0.5	0.1	2.0	0.2	0.3
<i>Div div</i>	-	1.1	0.1	0.4	-	2.0	1.0	5.0	†	0.5	0.2	0.1	2.2	-	3.8
<i>Thr abb</i>	0.3	1.7	1.0	0.4	0.3	0.5	0.1	-	0.9	1.6	3.0	3.5	9.5	0.9	0.7
<i>Psa mon</i>	0.2	-	-	0.4	0.2	†	0.1	0.1	-	0.1	-	4.2	11.7	0.8	0.2
<i>Meg pit</i>	-	0.1	0.5	-	0.2	†	-	0.1	-	0.2	-	1.2	1.4	1.0	-
<i>Col fla</i>	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	4.1	-	-	-	-
<i>Sca ory</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.0	1.6	-	-
<i>Pte tor</i>	1.2	-	0.2	-	0.7	-	-	-	-	-	-	-	8.1	0.3	0.4
<i>Ram sul</i>	-	0.4	-	0.2	0.1	0.2	0.6	0.1	-	0.2	0.2	0.4	2.2	0.4	0.2
<i>Ict gul</i>	-	†	-	-	-	-	0.4	0.6	-	0.4	-	-	0.1	-	-
<i>Sal atr</i>	-	-	-	-	0.3	0.6	0.2	0.3	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eup hir</i>	0.4	0.4	-	-	†	†	-	0.6	0.5	1.3	-	1.4	8.8	0.1	0.2
<i>Tyr gra</i>	-	†	0.4	0.1	-	0.2	-	0.5	-	0.3	0.2	0.6	7.2	†	0.3
<i>Tro vio</i>	0.1	-	-	0.1	†	0.1	-	-	-	-	-	-	2.0	-	0.1
<i>Habi sp</i>	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ama aut</i>	-	0.1	-	0.2	0.1	-	0.1	-	-	-	-	0.3	3.8	0.2	0.2
<i>Sal max</i>	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-	1.1	-	-	-	-
<i>Pac aql</i>	-	-	-	-	0.1	†	-	-	†	0.2	0.1	-	-	0.1	0.1
<i>Car pol</i>	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cya ync</i>	-	-	-	0.1	†	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tol sul</i>	0.1	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-
<i>Ram san</i>	-	-	-	-	-	†	0.1	0.2	-	-	-	-	-	-	-
<i>Col inc</i>	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mel pnc</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	†	-	-	†	1.3	†	-
<i>Ict dom</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-
<i>Eup aff</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-
<i>Ort vet</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-
<i>Thr epi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	†	-	-	-	0.1	-	-
<i>Cel cas</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-
<i>Tyr mel</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-
<i>Stu mag</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-
<i>Tyr tyr</i>	-	-	-	-	-	-	1.8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ict gal</i>	0.2	-	-	-	†	-	2.3	-	0.1	0.6	-	-	3.1	-	0.2
<i>Den pet</i>	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dend sp</i>	0.2	-	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	0.3	0.5
<i>Vir fla</i>	0.2	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.2	-	-
<i>Ict spn</i>	0.1	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	0.1	-	-
<i>Pir rub</i>	0.1	-	-	-	-	-	-	-	0.2	0.4	-	-	0.4	-	-
<i>Vir sol</i>	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coe fla</i>	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tur ass</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.1	-	-	0.6	-	-
Subtotal															
R. con NIDO	4.3	12.1	6.0	10.8	3.2	7.2	3.3	14.1	3.6	5.7	15.1	15.3	42.1	6.0	6.6
Res. sin Nido	1.8	0.7	0.8	0.7	1.5	1.4	1.5	2.3	0.7	2.5	1.7	2.7	34.0	1.3	1.5
Migr. de N.A.	0.7	-	0.1	-	†	-	4.7	-	0.5	1.1	-	-	4.4	0.3	0.7
TOTAL	6.8	12.8	7.2	11.4	4.7	8.6	9.5	16.4	4.8	9.3	16.8	18.0	80.5	7.7	8.8

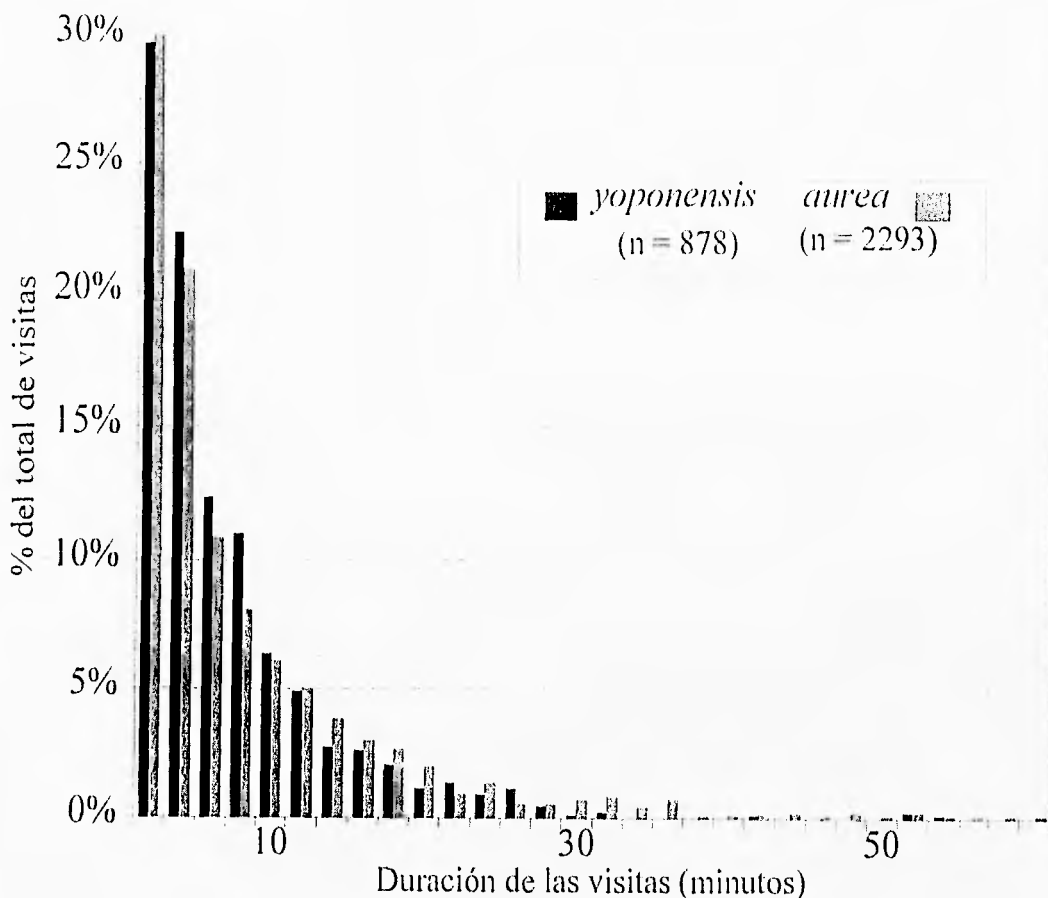


Figura 10. Distribución de frecuencias de la duración de las visitas de aves frugívoras sobre la copa de árboles de *Ficus* aislados en potreros de Los Tuxtlas.

que distintas aves percharon durante más de una hora sobre la copa del árbol (*Euphonia hirundinacea*, *Icterus galbula*, *Scaphidura oryzivora* y *Melanerpes aurifrons*). Es necesario aclarar aquí, que para este análisis no se incluyeron aquellas visitas de aves frugívoras para las cuales no se registró con certeza su duración (170 visitas).

Las aves frugívoras permanecieron durante un promedio de 6.1 (± 7.4 d.e.) minutos por visita, sobre la copa de los árboles de *F. yoponensis* y un promedio de 7.7 (± 9.9) minutos por visita, sobre los de *F. aurea*. Sin embargo, la mediana es una medida de tendencia central más adecuada que el promedio para el tipo de distribución obtenida (Zar 1974). La mediana global de la duración de todas las visitas registradas fue de 4.0 minutos. En los árboles de *F. yoponensis* la mediana fue de 3.8 min. mientras que en los de *F. aurea* fue de 4.0 min.

Las medianas de la duración de las visitas por especie de ave, variaron entre 2.6 y 8.8 minutos por visita (Tabla 7), considerando únicamente a 17 especies para las cuales se

Tabla 7. Medianas de la duración de las visitas (minutos) de aves frugívoras a cuatro árboles de *Ficus* aislados en potreros. Únicamente se muestran las especies de aves que al menos durante dos muestreos realizaron más de cinco visitas († = el ave realizó menos de cinco visitas durante ese muestreo). Entre paréntesis se indica el número de visitas registrado.

	A r b o l Fv-1		A r b o l Fv-2				A r b o l Fa-3				A r b o l Fa-4				Todas Comb. ¹	Perm. Acum. ²	
	Oc'8	Mv'9	Ag'9	Ag'8	Ab'9	Ag'9	Se'9	Mv'8	En'9	Fe'9	Ag'9	Jl'8	Mr'9	Ag'9			Oc'9
<i>Mel aur</i>	7.3 (35)	6.2 (91)	5.9 (9)	3.0 (24)	2.3 (24)	5.4 (33)	3.0 (13)	1.0 (88)	4.9 (24)	8.4 (34)	6.0 (71)	1.3 (13)	5.3 (70)	4.4 (44)	3.7 (14)	4.0 (587)	71.5
<i>Thr abb</i>	†	4.3 (33)	3.8 (11)	3.2 (5)	2.0 (5)	11.9 (10)	†	-	12.1 (19)	10.3 (27)	2.6 (50)	2.2 (73)	7.0 (95)	7.6 (18)	3.4 (9)	4.2 (361)	48.9
<i>Cya mor</i>	6.0 (13)	1.9 (8)	-	10.0 (6)	5.3 (5)	†	†	0.9 (10)	-	†	6.0 (5)	-	4.8 (25)	†	†	4.0 (88)	10.2
<i>Tit sem</i>	†	6.7 (11)	3.8 (8)	3.0 (46)	†	3.3 (14)	†	1.5 (16)	6.8 (13)	3.3 (11)	7.0 (22)	1.4 (10)	6.0 (11)	3.7 (6)	3.7 (5)	3.0 (179)	16.9
<i>Pit sul</i>	2.0 (7)	3.5 (16)	-	†	1.3 (6)	-	-	0.6 (10)	†	5.6 (8)	2.7 (8)	†	2.8 (18)	4.7 (5)	3.8 (4)	2.7 (86)	8.6
<i>Psa mor</i>	†	-	-	4.6 (5)	†	†	†	†	-	†	-	2.0 (91)	3.6 (120)	1.6 (17)	†	3.0 (247)	22.0
<i>Div div</i>	-	2.0 (23)	-	6.0 (5)	-	11.8 (38)	7.9 (18)	2.2 (76)	†	6.7 (9)	†	†	8.3 (25)	-	2.8 (41)	3.0 (232)	25.7
<i>Myi sim</i>	-	-	6.0 (18)	5.2 (12)	†	4.2 (16)	3.9 (9)	-	5.2 (5)	-	2.4 (10)	-	†	3.7 (15)	-	3.7 (89)	10.3
<i>Meg pit</i>	-	†	†	-	†	†	-	†	-	†	-	1.2 (25)	3.0 (45)	4.5 (21)	-	2.6 (104)	7.8
<i>Tit inq</i>	-	2.4 (37)	-	2.9 (12)	3.4 (6)	-	9.4 (5)	-	4.0 (8)	-	†	-	13.7 (5)	-	-	2.8 (76)	6.0
<i>Eup hir</i>	-	2.8 (9)	-	-	†	†	-	1.2 (10)	18.0 (10)	49.6 (19)	-	2.6 (28)	9.7 (86)	†	†	7.9 (167)	49.9
<i>Tur gra</i>	-	†	†	†	-	†	-	1.0 (8)	-	2.9 (5)	†	0.8 (11)	6.8 (72)	†	†	4.2 (113)	14.9
<i>Ama aut</i>	-	†	-	†	†	-	†	-	-	-	-	7.5 (7)	5.0 (42)	†	†	4.5 (63)	9.3
<i>Ram sul</i>	-	†	-	†	†	†	3.6 (11)	†	-	†	†	1.3 (8)	9.4 (25)	3.4 (9)	†	4.4 (74)	9.8
<i>Pte tor</i>	1.8 (19)	-	†	-	1.5 (13)	-	-	-	-	-	-	-	12.7 (87)	2.8 (7)	8.2 (5)	8.8 (133)	26.4
<i>Ict gal</i>	†	-	-	-	†	-	1.2 (40)	-	†	4.4 (10)	-	-	8.0 (32)	-	†	2.8 (91)	12.0
<i>Pir rub</i>	†	-	-	-	-	-	-	-	8.1 (5)	12.0 (7)	-	-	†	-	-	6.0 (17)	3.5
Otras spp. (visitas/# spp.)	5.3 (11/6)	3.5 (7/2)	4.3 (8/3)	3.1 (13/3)	1.7 (19/6)	4.0 (34/7)	7.1 (56/7)	2.0 (23/5)	8.0 (7/5)	2.1 (12/4)	1.4 (103/5)	7.9 (111/3)	4.6 (52/12)	6.3 (11/3)	2.0 (9/3)	4.0 (443/29)	55.8
Todas Combinadas	6.0 (98)	3.5 (243)	3.9 (63)	3.0 (132)	2.0 (94)	5.6 (156)	3.6 (165)	1.0 (242)	7.0 (99)	8.3 (153)	2.8 (274)	2.6 (377)	6.3 (813)	4.3 (164)	3.7 (101)	4.0 (5174)	409.5

¹ Mediana de la duración del total de visitas de cada especie de ave combinando todos los muestreos (en minutos).

² Permanencia acumulada sobre los árboles durante todos los muestreos (en horas-pájaro).

registraron suficientes datos. Tres especies de ictéridos y cinco de tyranidos realizaron visitas relativamente cortas ya que sus medianas (2.6 - 3.7 min/visita) fueron inferiores a la mediana global. Las nueve especies restantes tuvieron medianas iguales o superiores a la global (4.0 - 8.8 min/visita). Destacaron por hacer visitas comparativamente largas: el tucán *P. torquatus* (8.8 min/visita) y los tráupidos *E. hirundinacea* (7.9) y *P. rubra* (6.0).

Al tomar en cuenta las distintas épocas (muestreos) en que visitaron los árboles, muchas especies mostraron una variación estacional en la duración de sus visitas que fue igual o mayor a la variación registrada entre las distintas especies de aves (2.6 - 8.8 min/visita). Entre las especies que realizaron visitas 'cortas' tenemos a los ictéridos *I. galbula*, *D. dives* y al tiránido *T. semifasciata*, cuya variación en las medianas por muestreo fue de 1.2 a 8.0, 2.0 a 11.8 y de 1.4 a 7.0 min/visita, respectivamente. Mientras que entre las especies con visitas 'largas', tenemos que para *P. torquatus* la variación por muestreo fue de 1.8 a 12.7 min/visita, para *T. abbas* de 2.0 a 12.1 y para *E. hirundinacea* de 1.2 a 49.6.

Las medianas por muestreo (combinando las visitas de todas las aves frugívoras) variaron entre 1.0 y 8.3 min/visita. Dicha variación correspondió a la detectada en uno solo de los árboles estudiados (**Fa-3**) y fue mayor a la detectada en los tres árboles restantes (2.0 - 6.3 min/visita). No hubo relación entre la duración de las visitas en la copa con la oferta de siconos maduros en el árbol, por ejemplo: en el árbol **Fa-4**, las aves realizaron visitas relativamente largas (6.3 min/visita) cuando la copa estaba cargada de siconos maduros (marzo 1989), pero también visitas cortas (2.6 min/visita, julio 1988). Mientras que en **Fa-3** durante una fructificación pobre (febrero 1989), las visitas fueron muy largas (8.3 min/visita) y en otros dos muestreos con fructificaciones más intensas (mayo 1988 y agosto 1989) las visitas fueron muy cortas (1.0 y 2.8 min/visita, respectivamente). Cuando los árboles **Fa-3** y **Fa-4** no tuvieron siconos maduros en la copa, las aves realizaron visitas relativamente cortas (3.7 min/visita, octubre 1989) pero también largas (7.0 min/visita, enero 1989).

Melanerpes aurifrons fue la especie que acumuló mayor cantidad de horas-pájaro (71.5) sobre la copa de los árboles. Le siguen en importancia los traupidos: *T. abbas* y *E. hirundinaceae* con cerca de 50 hrs-pájaro y después el tucán: *P. torquatus* y los ictéridos: *Psarocolius montezuma*, *Dives dives* y *Scaphidura oryzivora*, quienes superaron las 20 hrs-pájaro de permanencia sobre los árboles (la última especie mencionada no se muestra en la Tabla 7; acumuló 21.5 hrs-pájaro en 127 visitas). En el caso de *E. hirundinacea* y *T. abbas*, cabe destacar que la primera especie acumuló un tiempo de permanencia (hrs-pájaro) similar al de la segunda pero con menos de la mitad de las visitas. Situación semejante al comparar al tucán *P. torquatus* con los ictéridos: *P. montezuma* y *D. dives* (Tabla 7).

La suma de la duración de todas las visitas realizadas por aves frugívoras dió un total de 409.5 horas-pájaro de permanencia acumulada sobre los cuatro árboles estudiados, durante 247 horas de observación. Sin embargo, si no consideramos el muestreo de marzo de 1989 en el árbol Fa-4 (por ser un evento extraordinario), la permanencia acumulada fue de 255.3 hrs-pájaro, lo que resulta en una relación de 1.08 hrs-pájaro acumuladas sobre los árboles por hora de observación (Tabla 8).

Tabla 8. Permanencia acumulada por aves frugívoras sobre 4 árboles de *Ficus* aislados en potreros, y su relación con el esfuerzo de muestreo (horas de observación).

	Perm. acum. (hrs-pájaro) (a)	Muestreo (hrs-obs) (b)	(a/b)
Arbol Fy-1	42.3	47.1	0.90
Arbol Fy-2	57.9	68.0	0.85
Arbol Fa-3	92.1	70.4	1.31
Arbol Fa-4	217.2	66.8	3.25
†	63.0	55.6	1.13
TOTAL	409.5	252.3	1.62
†	255.3	241.1	1.0

† Excluyendo el muestreo de marzo 1989 en el Arbol Fa-4.

Direcciones de vuelo de aves frugívoras

Las visitas que realizaron las aves frugívoras a los árboles fueron altamente asimétricas o direccionales, es decir; las visitas son hechas desde ciertas direcciones con mayor frecuencia que desde otras (Figuras 11 y 12). Las frecuencias en las direcciones de llegada al árbol no se distribuyen al azar en ninguno de los cuatro árboles estudiados ($X^2 = 272.9 P \ll 0.001$; $355.5 P \ll 0.001$; $293.9 P \ll 0.001$ y $224.3 P \ll 0.001$; respectivamente para los árboles 1 a 4). Es importante aclarar que cuando algún ave tuvo nido activo localizado en los alrededores del árbol estudiado (a menos de 75m), no se tomaron en cuenta sus visitas al árbol realizadas directamente desde el nido para el conteo de las direcciones de llegada.

En el árbol Fy-1 la mayoría de las visitas se realizaron desde las direcciones S y W (25% y 31% de las llegadas, respectivamente), las cuales coinciden con una cerca viva relativamente alta, mientras que desde las seis direcciones restantes hubo menos visitas (Figura 11a). En Fy-2 la mayoría de las visitas se realizaron desde el W (36%), dirección que corresponde a la distancia más corta a un corredor ripario de vegetación remanente de selva

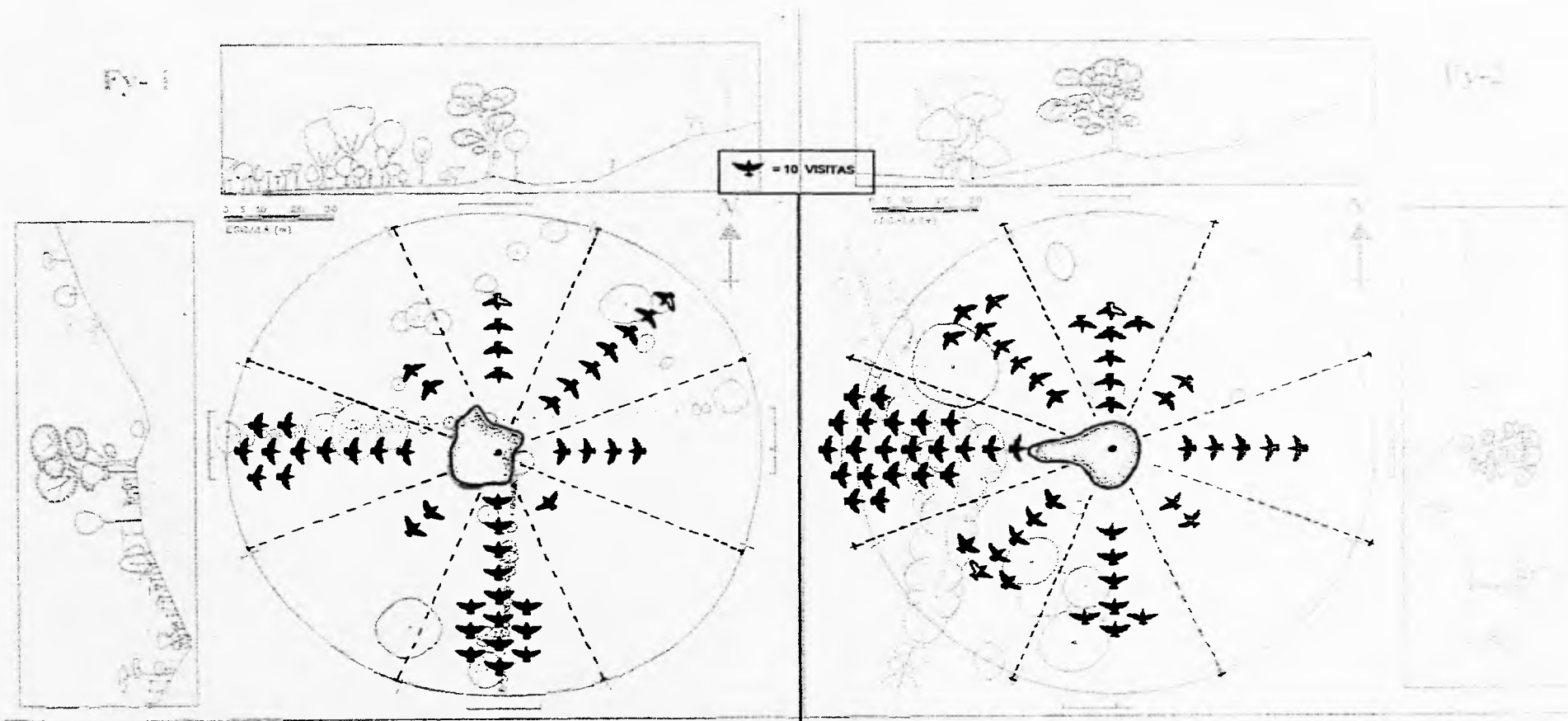


Figura 11.a. Direcciones de llegada de aves frugívoras a la copa de dos árboles de *Ficus voponensis* (Fy-1 y Fy-2) aislados en potreros, indicando el número de visitas en cada una de ocho direcciones posibles (N-S, E-W (horizontal)). En cada perfil se dibuja la pendiente del terreno.

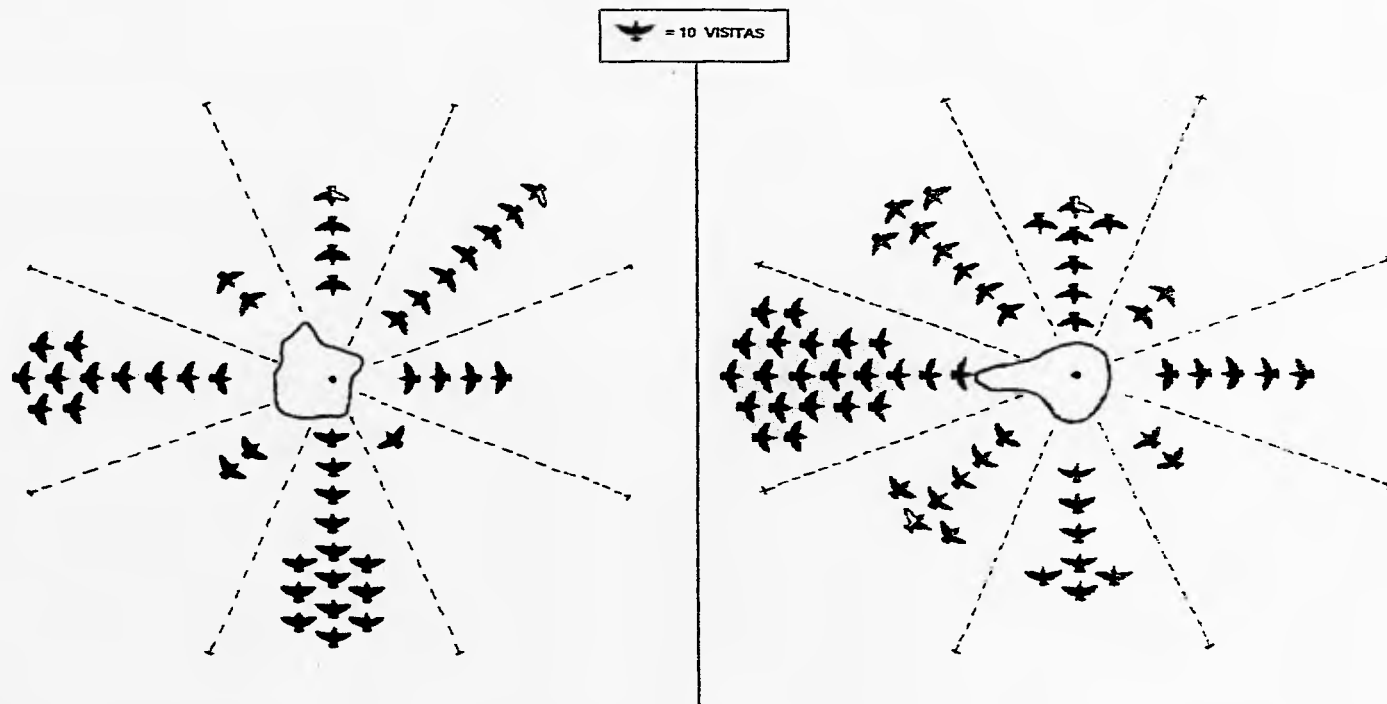
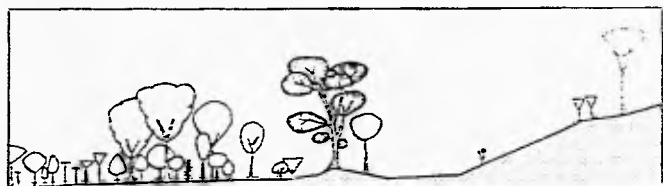
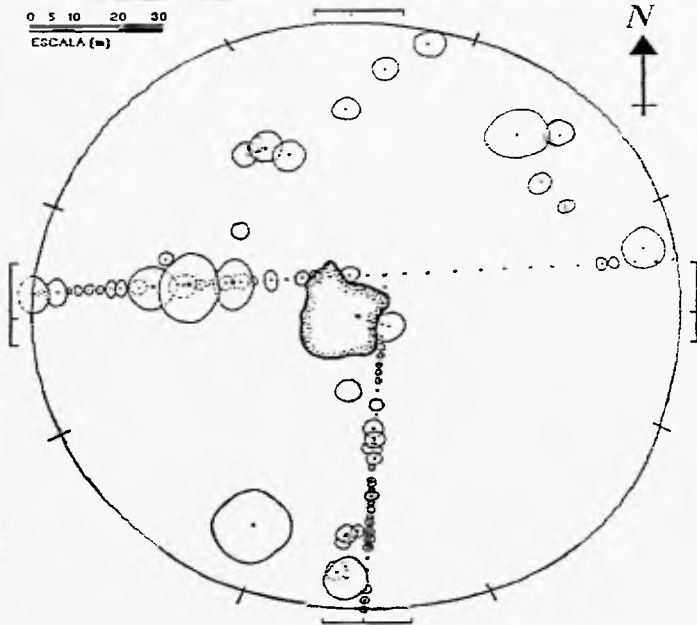


Figura 11.a. Direcciones de llegada de aves frugívoras a la copa de dos árboles de *Ficus yoponensis* (Fy-1 y Fy-2) aislados en potreros, indicando el número de visitas en cada una de ocho direcciones posibles.

Fy-1



0 5 10 20 30
ESCALA (m)



Fy-2



0 5 10 20 30
ESCALA (m)

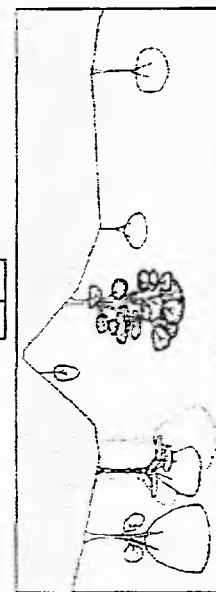
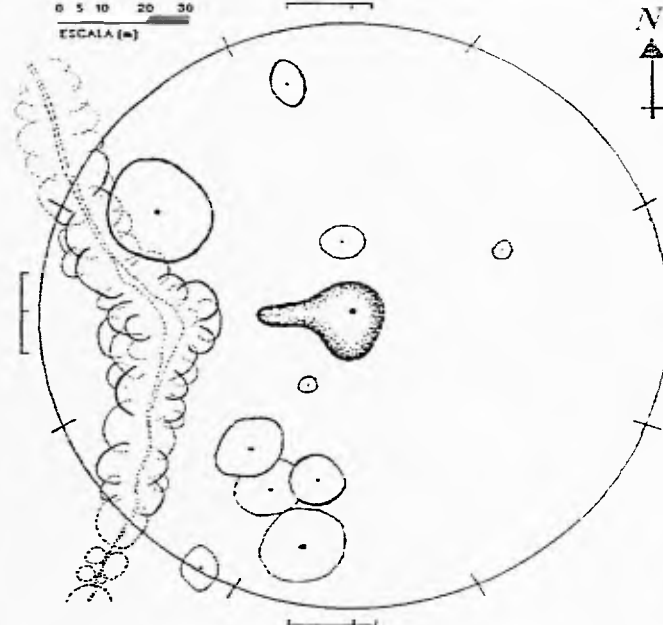


Figura 11.b. Vegetación arbórea alrededor de los dos árboles de *Ficus yoponensis* estudiados (Fy-1 y Fy-2). Vista aérea de todo árbol mayor a 3 m de altura, dentro de una circunferencia de 75 m de radio cuyo centro es el árbol estudiado. Se muestran además dos perfiles de vegetación de 20 m de ancho, uno en dirección N-S (vertical) y otro de E-W (horizontal). En cada perfil se dibujó la pendiente del terreno.

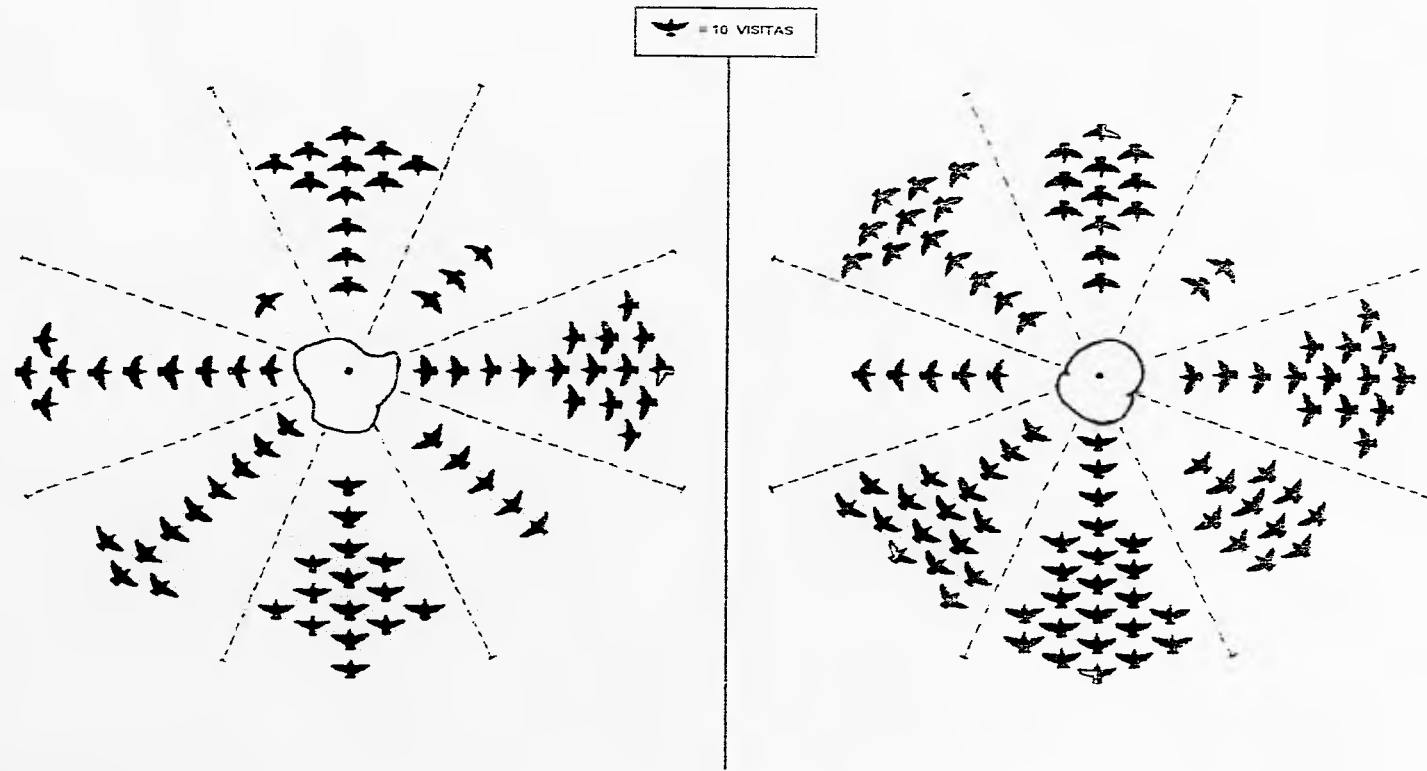
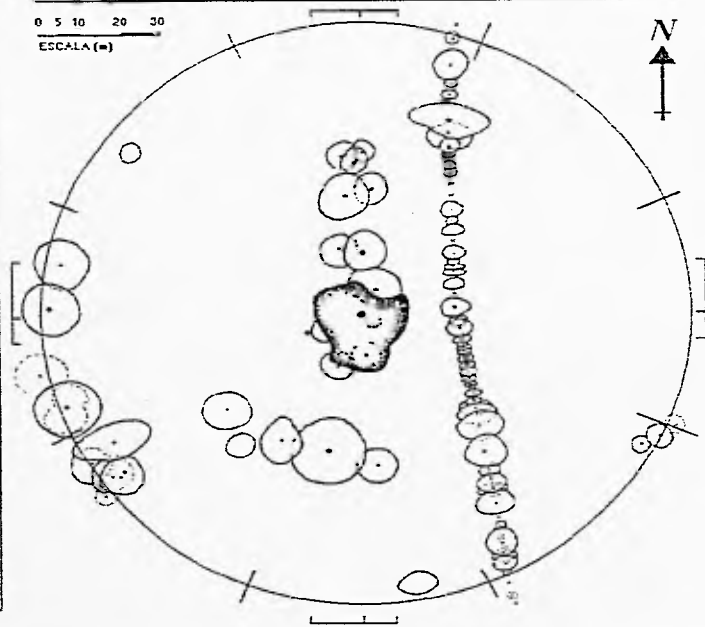
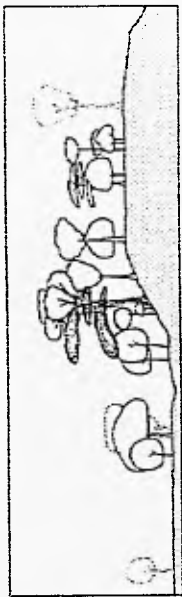


Figura 12.a. Direcciones de llegada de aves frugívoras a la copa de dos árboles de *Ficus aurea* (Fa-3 y Fa-4) aislados en potreros, indicando el número de visitas en cada una de ocho direcciones posibles.

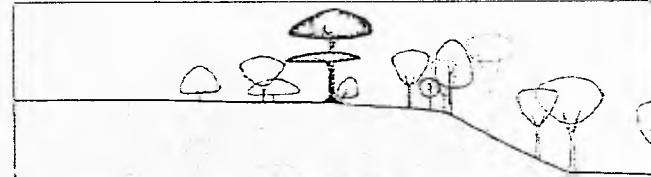
Fa-3



0 5 10 20 30
ESCALA (m)



Fa-4



0 5 10 20 30
ESCALA (m)

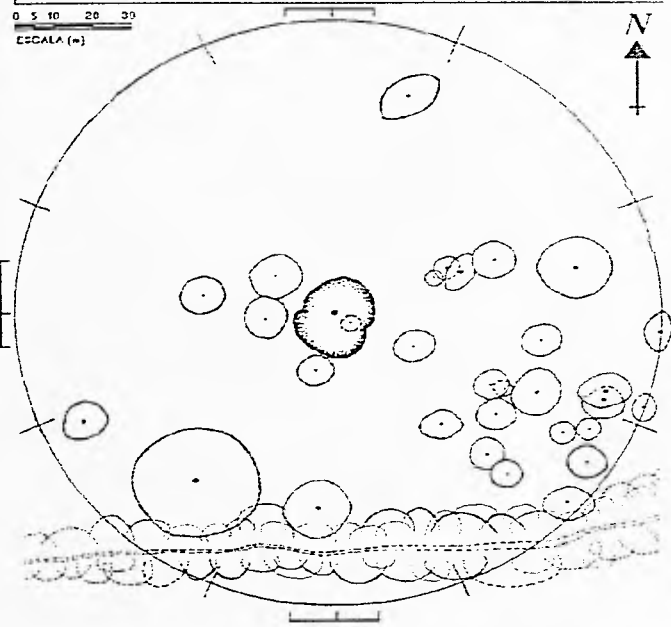
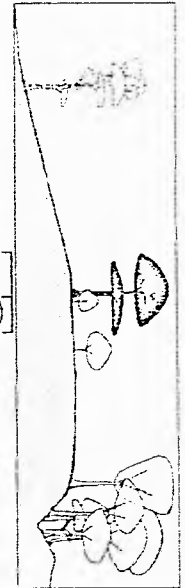


Figura 12.b. Vegetación arbórea alrededor de los dos árboles de *Ficus aurea* estudiados (Fa-3 y Fa-4). Vista aérea de todo árbol mayor a 3 m de altura, dentro de una circunferencia de 75 m de radio cuyo centro es el árbol estudiado. Se muestran además dos perfiles de vegetación de 20 m de ancho, uno en dirección N-S (vertical) y otro de E-W (horizontal). En cada perfil se dibujó la pendiente del terreno.

(Figura 11b). Algo similar ocurrió en **Fa-4** donde el 24% de las visitas se realizaron desde el **S**, correspondiendo también con la distancia más corta a un corredor ripario (Figura 12b). En los cuatro árboles estudiados las direcciones por donde se registró el menor número de llegadas de aves frugívoras, correspondieron con direcciones de muy baja o nula cobertura arbórea.

En dos de los árboles estudiados, la frecuencia de las visitas en una determinada dirección estuvo correlacionada positiva y significativamente (SRC; $r_s=0.756$, $P<0.05$ y $r_s=0.889$ $P<0.01$, árboles **Fy-1** y **Fy-2** respectivamente) con la cobertura arbórea presente en esa dirección y a menos de 75 m del árbol observado (ver Metodología). Sin embargo, en los otros dos árboles esta correlación no fue significativa (SRC; $r_s=-0.119$ y $r_s=0.619$, árboles **Fa-3** y **Fa-4**, respectivamente).

DEPOSICION DE SEMILLAS BAJO LA COPA DE LOS ARBOLES

Durante seis meses de muestreo fueron capturadas 8179 semillas, pertenecientes a 94 especies de 42 familias de plantas, bajo la copa de los cuatro árboles de *Ficus* (Tabla 9). Además de 89 semillas de 13 morfoespecies diferentes para las cuales no se pudo determinar ni siquiera la familia. El número total de especies registradas bajo la copa de cada árbol varió de 57 a 68 especies y el número de semillas de 1368 a 3232 (Tabla 10).

Las semillas de especies arbóreas fueron las más abundantes, constituyendo casi dos terceras partes del total de semillas capturadas (Tabla 10). Bajo la copa de cada árbol la abundancia relativa de semillas de árboles varió de la mitad (**Fa-3**) a tres cuartas partes (**Fa-4**) de la captura registrada. En cuanto al número de especies capturadas, poco más de una cuarta parte fueron árboles y otra cuarta parte fueron hierbas, tanto en la riqueza total como en la riqueza por árbol. La forma de crecimiento menos representada fue la de plantas trepadoras (lianas, bejucos, enredaderas) tanto en riqueza como en abundancia. Entre las especies arbóreas capturadas hay especies primarias (*Cymbopetalum baillonii*, *Saurauia yasicae*, *Dendropanax arboreus*, *Guarea glabra*), secundarias (*Tetrorchidium rotundatum*, *Trema micrantha*, *Bursera simaruba*) y colonizadoras de claros (*Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus* spp.). La relativa escasez de especies herbáceas, podría explicarse tanto por su tipo o modo de dispersión, como por el diseño de las trampas empleadas (de 51 cm de altura, ver metodología), quedando las semillas de estas especies con pocas posibilidades de caer en las trampas (muchas de ellas son plantas de hábito postrado).

Tabla 9. Listado de especies cuyas semillas fueron capturadas bajo la copa de cuatro árboles de *Ficus* (*F. yoponenis* y *F. aurea*), aislados en potreros de Los Tuxtlas, Ver. Del 15 de marzo al 14 de septiembre de 1988.

FAMILIA	Especie	FC	AD	FAMILIA	Especie	FC	AD
ACANTACEAE	<i>Blechnum brownii</i> (L.) Aut. Juss.	H	d	LEGUMINOSAE	<i>Platymichium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	A	V
ACTINIDACEAE	<i>Saurauia yaticae</i> Loes	A	⊙	MALPIGHIACEAE	<i>Marsippospora vacciniifolia</i> Niedz.	T	V
ANNONACEAE	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fries	A	⊙	MALVACEAE	<i>Hampaea intricata</i> Fryx.	A	⊙
	<i>Rollinia junenezii</i> Saff.	A	⊙		<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez-Pompa	A	V
APOCYNACEAE	<i>Stemmadenia</i> sp.	A	⊙	MARCGRAVIACEAE	<i>Souroubea loczyi</i> (V. Richter) Room	Re	⊙
	<i>Forsteronia viridescens</i> Blake	T	V	MELASTOMATACEAE	<i>Conostegia xalapensis</i> (Kunth in H.B.K.) Don ex DC	R	⊙
ARACEAE	<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	He	⊙	MELIACEAE	<i>Cedrela odorata</i> L.	A	V
	<i>Syngonium podophyllum</i> Schott	He	⊙		<i>Guarea glabra</i> Vahl	A	⊙
ARALIACEAE	<i>Dendropanax</i>				<i>Trichilia breviflora</i> Blake & Standley	A	⊙
	<i>arborescens</i> (L.) Decne. & Planchon	A	⊙	MONIMIACEAE	<i>Siparuna andina</i> (Tul.) A. DC.	R	⊙
	<i>Oeropanax</i> sp.	Ae	⊙	MORACEAE	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	A	⊙
ASCLEPIADACEAE	género no identificado (1 especie)	-	V		<i>Caesalpinia purpurata</i> Standley	Ae	⊙
BORAGINACEAE	<i>Cordia spinescens</i> L.	H	⊙		<i>Ficus</i> spp. (subg. <i>Pharmacosycea</i>)	A	⊙
	<i>Cordia stenoclada</i> I.M. Johnston	A	⊙		<i>Ficus</i> spp. (subg. <i>Urostigma</i>)	Ae	⊙
BROMELIACEAE	<i>Aechmea bracteata</i> (Sw.) Griseb	E	⊙	MUSACEAE	<i>Heliconia uyanapensis</i> Gutiérrez	H	⊙
	<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb	E	⊙	MYRSINACEAE	<i>Parathesis lenticellata</i> Lundell	A	⊙
BURSERACEAE	<i>Bursera simarouba</i> (L.) Sarg.	A	⊙	MYRTACEAE	<i>Eugenia capuli</i> (Cham & Schltd.) Berg.	A	⊙
CACTACEAE	<i>Epiphyllum crenatum</i> (Lindley) G. Don	E	⊙	PASSIFLORACEAE	<i>Passiflora helleri</i> Peyr.	T	⊙
	<i>Rhipsalis burleii</i> Clover	E	⊙	PHYTOLACCACEAE	<i>Phytolacca rivinoides</i> Kunth & Bouché	H	⊙
COMPOSITAE	<i>Chaptalia nutans</i> (L.) Polak	H	V	PIPERACEAE	<i>Piper acinale</i> Vahl	R	⊙
	<i>Chibacium arborescens</i> J.D. Smith	R	d		<i>Piper amalago</i> L.	R	⊙
	<i>Eupatorium ovalifolium</i> Less	H	V		<i>Piper aritum</i> Kunth in H.B.K.	R	⊙
	<i>Eupatorium galcottii</i> Robins	A	V		<i>Piper hispidum</i> Sw.	A	⊙
	<i>Eupatorium macrophyllum</i> L.	H	V		<i>Piper sanctum</i> Schltd. ex Miq.	R	⊙
	<i>Eupatorium</i> spp. (4 especies)	-	V	RHAMNACEAE	<i>Gonania lupuloides</i> (L.) Urban	T	V
	<i>Liabum discolor</i>			RUBIACEAE	<i>Borreria</i> spp. (2 especies)	H	d
	(Hook. & Arn.) Benth. & Hook.	H	V		<i>Psychotria chiapensis</i> Standley	A	⊙
	<i>Mikania leiostachya</i> Benth.	H	V	SAPINDACEAE	<i>Cupania glabra</i> Sw.	A	⊙
	<i>Neuraleena</i>			SOLANACEAE	<i>Juamilla mexicana</i> (Schltd.) Miers	Re	⊙
	<i>macrocephala</i> Sch. Bip. ex Hemsl.	R	V		<i>Solanum rugosum</i> Dunal	H	⊙
	<i>Piptocarpha chantalensis</i> (L.) Urban	R	V		<i>Solanum schlechtendalii</i> Walp.	R	⊙
	<i>Verbesina turbacensis</i> Kunth in H.B.K.	H	V		<i>Solanum</i> spp. (2 especies)	H	⊙
	<i>Vernonia patens</i> Kunth in H.B.K.	H	V		género no identificado (3 especies)	-	⊙
	género no identificado (5 especies)	-	V	TILIACEAE	<i>Helicarpus</i> spp. (2 especies)	A	V
CYPERACEAE	<i>Cyperus toluensis</i> Kunth in H.B.K.	H	d	ULMACEAE	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	A	⊙
	<i>Rhynchospora radicans</i> (Schltd. & Cham.)	H	d	URTICACEAE	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm	R	o
	<i>Scleria</i> sp.	H	⊙	VERBENACEAE	<i>Lantana camara</i> L.	H	⊙
EUPHORBIACEAE	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	R	d	VIOLACEAE	<i>Orthion oblongealatum</i> Lundell	A	o
	<i>Euphorbia heterophylla</i> L.	H	⊙	VITACEAE	<i>Cissus microcarpa</i> Vahl	T	⊙
	<i>Phyllanthus compressus</i> Kunth in H.B.K.	H	o				
	<i>Sapiou nitidum</i> (Monach.) Lundell	A	⊙				
	<i>Tenorechidium rotundatum</i> Standley	A	⊙				
	género no identificado (1 especie)	-	⊙				
FLACOURTIACEAE	<i>Casuarina sylvestris</i> Sw.	A	⊙				
GESNERIACEAE	<i>Drymonia strigosa</i> (Oersted) Whieler	T	d				
GUTTIFERAE	<i>Chusia</i> sp.	Ae	⊙				
LABIATAE	<i>Hyptis</i> sp.	H	o				

FORMA DE CRECIMIENTO (FC) : A (árbol); R (arbusto); T (trepadora); H (hierba); E (epífita obligada); ?e (hemiepífita).

AGENTE DISPERSOR (AD) : ⊙ (aves y/o murciélagos frugívoros); V (viento); o (otros); d (desconocido).

Nomenclatura : Ibarra-Mansueto & Sinaea (1987) y Gómez-Pompa & Sosa (1995).

Tabla 10. Formas de crecimiento de las plantas cuyas semillas fueron capturadas bajo la copa de 4 árboles de *Ficus*, aislados en potreros de Los Tuxtlas. En el renglón superior se indica el número de especies y en el inferior el de semillas, así como su porcentaje (entre paréntesis) por árbol-sitio y en total.

Forma de crecimiento	<i>Ficus yoponensis</i>		<i>Ficus aurea</i>		TOTAL
	Fy-1	Fy-2	Fa-3	Fa-4	
Arboles	17(29)	17(26)	18 (27)	14 (25)	28(26)
	1898(59)	1081(60)	744 (55)	1429 (77)	5152(62)
Arbustos	10(17)	11(17)	8 (12)	8 (14)	13(12)
	576(18)	151 (8)	279 (20)	40 (2)	1046(13)
Trepadoras	0	6 (9)	4 (5)	5 (9)	6 (6)
	0	9 (1)	18 (1)	56 (3)	83 (1)
Epífitas y Hemiepífitas	5 (8)	5 (8)	6 (9)	9 (16)	11(10)
	43 (1)	97 (5)	33 (3)	88 (5)	261 (3)
Hierbas	16(27)	16(25)	19 (28)	15 (26)	26(24)
	501(15)	327(18)	84 (6)	53 (3)	965(12)
Desconocida	11(19)	10(15)	13 (19)	6 (10)	23(22)
	214 (7)	143 (8)	210 (15)	194 (10)	761 (9)
TOTAL					
Especies	59 (100)	65 (100)	68 (100)	57 (100)	107 (100)
Semillas	3232 (100)	1808 (100)	1368 (100)	1860 (100)	8268 (100)

El 81% del total de semillas y el 52% de las especies capturadas son zoócoras (dispersadas principalmente por aves y/o murciélagos). En comparación, las especies cuyas semillas son dispersadas por el viento (anemócoras) o por otros medios fueron escasamente capturadas (Figura 13). Bajo la copa de cada árbol la abundancia de semillas de especies zoócoras fue 4 a 5 veces mayor a la de las especies que no son zoócoras. A excepción del árbol Fy-2, la riqueza de especies zoócoras fue superior a la de las especies no zoócoras en cada árbol (Tabla 11).

La lluvia de semillas zoócora bajo la copa de los dos árboles de *F. yoponensis* tuvo una riqueza similar a la registrada bajo los dos árboles de *F. aurea*. En cuanto a la abundancia, destacó el árbol Fy-1, ya que recibió un número de semillas zoócoras (2613) comparativamente mayor al de los otros tres árboles. La densidad acumulada bajo cada árbol sumando los seis meses de captura fue de 887.2, 509.3, 366.3 y 520.8 semillas/m²-trampa para los árboles Fy-1, Fy-2, Fa-3 y Fa-4, respectivamente. Con un promedio de 34 (±3.1) especies y 1681 (±562.3) semillas zoócoras capturadas por árbol durante 6 meses, que resulta en una densidad promedio por árbol de 570.5 (±190.9) semillas/m²-trampa.

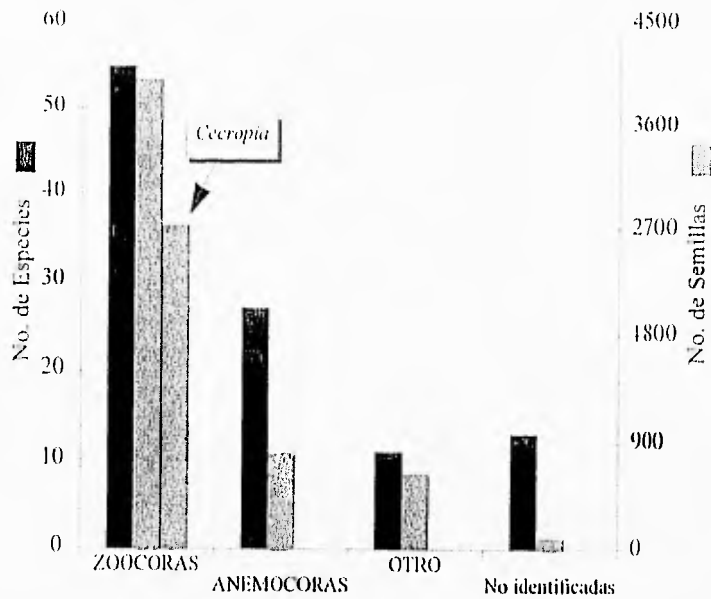


Figura 13. Número de especies de plantas y de sus semillas capturadas bajo la copa de cuatro árboles de *Ficus* aislados en potreros de Los Tuxtlas, desde el 15 de marzo al 14 de septiembre de 1988. Las especies se separan por su mecanismo de dispersión.

Tabla 11. Número de semillas zoócoras y no-zoócoras capturadas bajo la copa de dos árboles de *Ficus yoponensis* (Fy-1 y Fy-2) y dos de *F. aurea* (Fa-3 y Fa-4), aislados en potreros de Los Tuxtlas. Del 15 de marzo al 14 de septiembre de 1988.

	Fy-1	Fy-2	Fa-3	Fa-4	TOTAL
PLANTAS ZOOCORAS					
Especies	35	30	38	32	56
Semillas	2613	1500	1079	1534	6726
PLANTAS NO-ZOOCORAS					
Especies	24	35	30	25	51
Semillas	619	308	289	326	1542
TOTAL					
Especies	59	65	68	57	107
Semillas	3232	1808	1368	1860	8268

Entre todas las especies destaca *Cecropia obtusifolia* por el alto número de semillas capturadas, su densidad acumulada durante seis meses bajo cada árbol fue de 170, 238, 169 y 350 semillas/m²-trampa para los árboles 1 a 4, respectivamente. Las distancias mínimas de dispersión o a la fuente de propágulos más cercana de esta especie (*Cecropia* ♀, reproductiva) fueron de 220, 48, 185 y 64 metros, respectivamente. Después de *Cecropia* las especies más abundantes y que también se capturaron en los 4 árboles fueron *Conostegia xalapensis*, *Cordia spinescens*, *Oreopanax* sp., *Piper auritum* y *P. hispidum*. Los frutos de estas plantas son

consumidos por varias de las aves frugívoras registradas en la copa de los cuatro árboles (Apéndice 2).

El 56% de las especies y el 85% de las semillas zoócoras capturadas son menores a los 3 mm de diámetro (a lo ancho), comparativamente las semillas de tamaño grande fueron muy pocas (Figura 14). Las semillas de mayor tamaño capturadas en las trampas, fueron de las especies *Cymbopetalum baillonii* (9 mm de ancho por 16 mm de largo) y *Guarea glabra* (10 por 18 mm), ambas especies son árboles de selva cuyas semillas son dispersadas por aves. La distribución de tamaños de semillas, para las especies capturadas bajo los árboles aislados, tiene una mediana significativamente menor a la reportada para las especies de selva, que comúnmente maduran sus frutos durante los meses del muestreo (Figura 15).

Al comparar la composición florística de la lluvia de semillas registrada en cada árbol (Tabla 12), encontramos que no existe una mayor similitud entre los árboles de una misma especie de *Ficus* (comparaciones: 1-2 y 3-4), que entre árboles de especies diferentes (resto de las comparaciones). Tanto al comparar el total de especies capturadas, como al hacer las comparaciones exclusivamente con especies zoócoras o exclusivamente arbóreas.

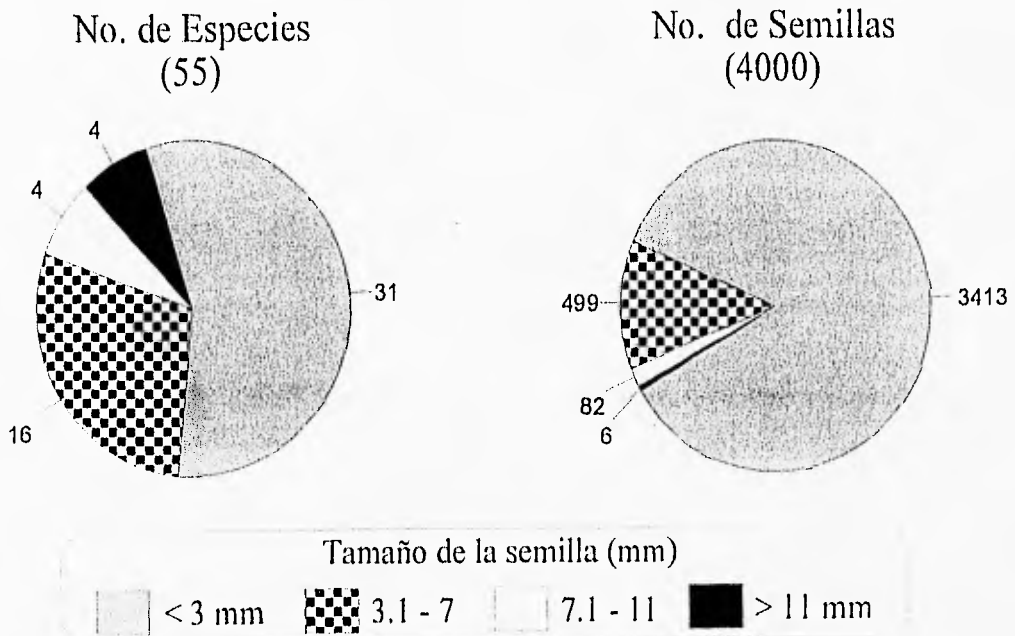


Figura 14. Proporción del número de especies zoócoras y de sus semillas capturadas bajo la copa de cuatro árboles de *Ficus* aislados en potreros de Los Tuxtlas, separando a las especies de plantas en categorías del tamaño de sus semillas (ver texto).

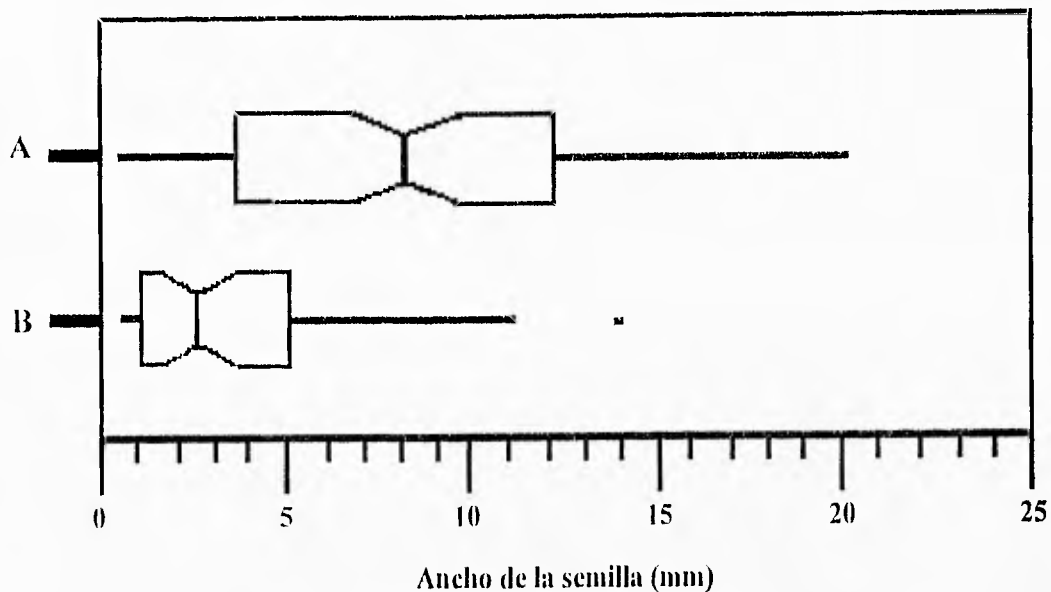


Figura 15. Comparación de la distribución de tamaños de semillas zoócoras, entre: A) especies de selva cuyos frutos maduran comúnmente entre los meses de marzo y septiembre ($n=73$ especies, *sensu* Ibarra, 1985) y B) especies capturadas bajo la copa de cuatro árboles de *Ficus* aislados en potreros, entre el 15 de marzo y el 14 de septiembre de 1988 ($n=38$ especies, este estudio).

Tabla 12. Índices de similitud de Sorensen (%) de la composición florística en la deposición de semillas, entre los cuatro árboles estudiados (*F. yoponensis* #s 1 y 2, *F. aurea* #s 3 y 4).

	Comparaciones entre árboles					
	1-2	1-3	1-4	2-3	2-4	3-4
Todas las especies	70.2	67.7	65.4	73.2	65.5	63.9
Únicamente especies:						
zoócoras	73.8	68.5	59.7	73.5	61.3	62.9
arbóreas	70.6	57.1	64.5	74.3	58.1	68.8

DISCUSION

DISPONIBILIDAD DE FRUTOS DE *FICUS* EN LOS POTREROS

En conjunto, los árboles de las especies de *Ficus* presentes en los potreros estudiados y sus alrededores ofrecen recurso alimentario abundante y continuo para las aves frugívoras. La disponibilidad de siconos maduros varió espacial y temporalmente en cuanto a la cantidad producida y al tipo o calidad del recurso ofrecido a los frugívoros (diferentes especies de *Ficus*). Las diferencias en el número de árboles registrados de cada especie, corresponden con su abundancia en los potreros estudiados y por lo tanto los datos reportados en este trabajo (Figura 3), reflejan el panorama temporal de fructificación de *Ficus* spp. encontrado por los frugívoros en la zona de estudio.

En los potreros estudiados, encontramos a otras especies de *Ficus* que también produjeron siconos maduros, pero que no fueron incluidas en el registro fenológico por el reducido número de individuos presentes; 2 árboles de *F. maxima*, 2 de *F. insipida*, 3 de *F. petenensis* (las tres especies del subgénero *Pharmacosycea*) y 2 de *F. pertusa* (subgénero *Urostigma*). Otros árboles de estas especies así como de las cuatro incluidas en el registro fenológico no fueron considerados por no estar en los potreros estudiados, sin embargo, estaban al alcance de las aves frugívoras en potreros vecinos.

Las especies de *Ficus* tienen una fructificación asincrónica a nivel poblacional, de tal manera que la producción de siconos por especie es continua durante el año. Aunque la especie *F. colubrinae*, parecería ser la excepción por su aparente producción estacional discreta, aumentando el número de sus individuos en el registro fenológico es seguro que se encontrarían árboles con siconos en cualquier época del año. Lo anterior está relacionado con el mutualismo obligado de los *Ficus* con sus avispas (hymenoptera: agaonidae) polinizadoras, quienes tienen un ciclo de vida muy corto y necesitan encontrar siconos de manera continua para reproducirse (Ramírez 1970 en: Janzen 1979).

Un determinado árbol de *Ficus* puede producir cosechas masivas en cualquier época del año, lo cual se cumple tanto para árboles del interior de la selva (Morrison 1978, Janzen 1979, Milton *et al.* 1982, Windsor *et al.* 1989, Milton 1991) como para árboles aislados en potreros. A pesar de la asincronía intra-poblacional existen épocas del año en las cuales un mayor número de árboles, de una determinada especie, fructifican (Milton *et al.* 1982, Windsor *et al.* 1989, Milton 1991). En este estudio, estos 'picos' de fructificación coinciden con el final de las secas e inicio de las lluvias y a unos cuantos meses de iniciada la época de lluvias (Figura 3).

En numerosos estudios sobre la fructificación de árboles de *Ficus* spp. se reporta una notable sincronización en la producción de siconos en la copa, sin embargo, los árboles ubicados en potreros mostraron comúnmente fructificaciones asincrónicas, ya sea porque en las diferentes ramas de un individuo había algunas con siconos y otras sin ellos (caso de *F. yoponensis*), o porque antes de terminar de madurar todos los siconos de un evento, se iniciaba una nueva producción, llegándose a mezclar siconos producidos en distintos momentos (las cuatro especies registradas). Los árboles más grandes de *F. aurea* y de *F. yoponensis* mostraron una notable asincronía en sus copas y en éstos casos el ofrecimiento de siconos maduros en el árbol fue notablemente más largo (durante tres o más meses consecutivos), en comparación con eventos reproductivos sincrónicos (\approx un mes).

La asincronía intra-copa se ha reportado como un evento ocasional en árboles de *Ficus* dentro de la selva (Janzen 1979, Milton *et al.* 1982, Windsor *et al.* 1989, Bronstein 1989, Milton 1991), en árboles aislados en potreros éste comportamiento al parecer se acentúa ya que se manifiesta frecuentemente. Los árboles de los potreros crecieron como parte del dosel de la selva y posteriormente se 'tumbaron' o quitaron los árboles que los rodeaban, lo cual trae un notorio cambio en la forma de la copa, dado por el crecimiento de nuevas ramas sobre el tronco ahora expuesto a la luz y la caída de las ramas superiores más grandes (obs. pers.).

Esta modificación arquitectónica puede traducirse en trastornos o alteraciones fisiológicas que provoquen la asincronía intra-copa registrada en los árboles aislados. Sin embargo, es posible que dicha asincronía ocurra por igual en árboles al interior de la selva, pero simplemente es registrada con menor frecuencia debido a la dificultad de observación de los siconos entre las múltiples copas del dosel.

***Ficus* spp. como recurso alimentario para aves**

La asincronía a nivel poblacional de las especies de *Ficus*, favorece a las aves frugívoras al permitirles encontrar alimento en cualquier época del año. Sin embargo, existen épocas en las que tan solo unos cuantos árboles tienen siconos maduros y entonces las aves frugívoras tienen que dedicar más tiempo a su búsqueda y volar mayores distancias. Por otro lado, la asincronía intra-copa provoca que el ofrecimiento de siconos maduros en un mismo sitio (árbol) se prolongue por más tiempo, facilitando su localización para las aves. Las aves que monitorean los árboles de *Ficus* de manera frecuente y constante durante el año, serán recompensadas a menudo con alimento. Particularmente, durante épocas de escasez de frutos las aves podrían evitar infructuosas búsquedas en árboles de otras especies, si 'recuerdan' la ubicación de los árboles de *Ficus*. Es posible que los árboles de *Ficus* más grandes, sean los más buscados y visitados por las aves frugívoras al escasear el alimento, debido a que fructifican con mayor frecuencia

(Milton *et al.* 1982) y en los potreros ofrecen siconos maduros durante más tiempo que los árboles pequeños.

Entre las especies estudiadas destaca *Ficus aurea*, por su producción abundante y continua en los potreros, así como por su tipo de sicono, que fue consumido por la mayoría de aves frugívoras registradas en este estudio (31 de 47 especies). Los siconos de *F. colubrinae* son muy parecidos a los de *F. aurea* en coloración (rojos al madurar) y tamaño (8 mm de diámetro), y son consumidos también por numerosas especies de aves (Van Dorp 1985 y obs. pers., ver Apéndice 2). En conjunto los árboles de estas dos especies de 'matapalos', producen recurso alimentario durante todo el año y en un área relativamente pequeña o al menos dentro de los rangos de vuelo de las aves que visitan los potreros. Los siconos de *F. perforata* son muy pequeños (4-5 mm) y es posible que solamente sean consumidos por aves de reducido tamaño (obs. pers.), pero además su producción en los potreros fue muy pobre en comparación con las otras tres especies registradas (Figura 3).

F. yoponensis es importante por la cantidad de árboles reproductivos en los potreros del área de estudio y por su disponibilidad temporal, constituyendo un recurso superabundante y constante para aquellas aves que lo consumen (13 especies en este estudio). En general, los siconos de las especies del subgénero *Pharmacosycea* son consumidos por un número menor de especies de aves, en comparación con los del subgénero *Urostigma* (matapalos). Lo anterior coincide con el síndrome de dispersión de sus siconos, que en el caso del primer subgénero son mastozoócoros y para el segundo ornitócoros (al menos para las especies de Los Tuxtlas). Sin embargo, cabe resaltar que los siconos de *F. yoponensis* no son exclusivos de los mamíferos, ya que varias aves los consumieron.

Las especies de *Ficus* se han considerado como especies 'clave' (**keystone species**) en las selvas o bosques donde crecen, debido a su continua disponibilidad de siconos maduros y al gran número de especies de vertebrados frugívoros que se alimentan de ellos (Terborgh 1986, McKey 1989). La presencia de árboles de *Ficus* en los potreros y sus alrededores, ya sea como árboles aislados para sombra, como parte de cercas vivas, a lo largo de los corredores riparios y al interior de pequeños fragmentos de selva, puede ser extremadamente importante en el mantenimiento a largo plazo de la avifauna frugívora en paisajes fragmentados, lo cual también favorece a las plantas que necesitan a dichos frugívoros para la dispersión de sus semillas (Bronstein 1989, McKey 1989).

Los árboles de *Ficus* que quedan en los potreros y campos agrícolas funcionan como atractores de aves dispersoras de semillas hacia las áreas abiertas. Es por ello que las prácticas de manejo de los potreros deben de favorecer la presencia de árboles de *Ficus* spp. en ellos,

especial atención deberá tenerse en cuanto al reclutamiento de nuevos individuos, particularmente en Los Tuxtlas de las especies *F. aurea* y *F. colubrinae*, debido a la gran cantidad de especies de aves que se alimentan de sus siconos.

El presente trabajo está centrado en el estudio de aves frugívoras en los potreros, sin embargo, es necesario tomar en cuenta que las especies de *Ficus* del subgénero *Pharmacosycea*, producen siconos que constituyen un importante recurso alimentario para murciélagos frugívoros (Morrison 1978, Fleming & Heithaus 1981, Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes 1982, Orozco-Segovia *et al.* 1985, Estrada *et al.* 1984b) y estos mamíferos pueden ser importantes dispersores de semillas hacia los potreros (Janzen *et al.* 1976). Por lo que lo dicho hasta aquí en cuanto a la importancia de los árboles de *F. aurea* y *F. colubrinae* para las aves, también debe aplicarse a los árboles de *F. yoponensis* y los murciélagos frugívoros.

AVIFAUNA FRUGÍVORA EN POTREROS

Para la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas y zonas adyacentes se reportan 145 especies de aves frugívoras (56 preferentemente frugívoras y 89 facultativas) sin tomar en cuenta a las especies asociadas con hábitats acuáticos (Coates-Estrada y Estrada 1985). Las 47 especies de aves frugívoras registradas en este estudio, constituyen casi una tercera parte de esta cantidad y considerando que las observaciones se realizaron únicamente en cuatro árboles aislados, representan una proporción relativamente alta de la avifauna frugívora de la región.

Las especies de aves residentes: *Habia fuscicauda*, *H. rubica*, *Henicorhina leucosticta* y las migratorias: *Hylocichla mustelina*, *Wilsonia citrina* y *Oporornis formosus* son las más abundantes del sotobosque en la selva de los terrenos de la EBT-Los Tuxtlas (Coates-Estrada y Estrada 1985). Sin embargo, dos de estas especies no fueron registradas en los árboles estudiados, ni observadas en los alrededores de los potreros, y ninguna de las otras tres especies que sí percharon en los árboles del estudio, realizó más de cinco visitas.

Lo anterior coincide con lo reportado en la literatura por diversos autores, en cuanto a que la tala y fragmentación de la selva afecta severamente a las especies de aves del sotobosque. Estas aves evitan al máximo cruzar las zonas abiertas cubiertas por vegetación herbácea, quedando confinadas en remanentes de selva relativamente extensos en donde encuentran su hábitat umbrófilo y estructuralmente complejo (Karr 1971, Willis 1974, Lovejoy *et al.* 1986). En cambio, las aves del dosel parecen tener mayores posibilidades de subsistir en paisajes forestales fragmentados (Howe R.W. 1984), ya que estas aves vuelan hacia y cruzan las zonas abiertas más fácilmente (Greenberg 1981, Opdam *et al.* 1985, Lovejoy *et al.* 1986).

Por otro lado, las especies residentes: *Sporophila torqueola* y *Volatinia jacarina* así como una migratoria: *Passerina cyanea*, son muy abundantes en los potreros y campos de cultivo de Los Tuxtlas (Coates-Estrada y Estrada 1985), particularmente en los del ejido Balzapote (Aguirre 1976, Juárez y Escalante, no publicado). Dichas especies están asociadas preferentemente con hábitats antropógenos; particularmente con la vegetación herbácea o arbustiva que crece densamente en las orillas de campos de cultivo, pastizales y caminos (Peterson y Chalif 1973, National Geographic 1988). Sin embargo, ignoran los árboles de selva aislados en potreros pues nunca percharon sobre su copa, a pesar de que fueron frecuentemente observadas en los potreros durante el presente estudio.

La tala y fragmentación de la selva, también tiene un impacto diferencial sobre los distintos gremios alimentarios (**feeding guilds**) de aves. Las aves que dependen de recursos alimentarios producidos por plantas leñosas altas (árboles, arbustos) de manera directa (frutos, néctar, semillas) o indirecta (insectos asociados al follaje de árboles) son las más severamente afectadas por la eliminación de la vegetación leñosa (Saab y Petit 1992). Sin embargo, los efectos negativos de la deforestación sobre las poblaciones de aves nativas de estos gremios, pueden aminorarse con la presencia de plantas leñosas del hábitat original en las zonas taladas (Karr 1971, Saab y Petit 1992). Las aves frugívoras facultativas así como las de dieta preferentemente frugívora son las que mayor número de visitas realizaron a los árboles de *Ficus* estudiados (Tabla 5), siendo ampliamente favorecidas por la presencia de árboles remanentes de selva en los potreros.

La gran mayoría de las 47 especies de aves frugívoras registradas en los árboles de *Ficus*, evitan al máximo descender en el pasto o vegetación herbácea de los potreros, particularmente lo evitan las especies de aves que comúnmente se observan en la selva. Los tiránidos *P. sulphuratus*, *M. similis* y *T. tyrannus* así como las especies *S. atriceps*, *M. aurifrons*, y *C. morio* se posaron ocasionalmente sobre la vegetación herbácea (para alimentarse de frutos o para cazar insectos), pero siempre lo hicieron en la cercanía de algún árbol. Los ictéridos *D. dives* y *S. magna* fueron las únicas especies que además de alimentarse y moverse en la vegetación arbórea, constantemente visitaron la vegetación herbácea del potrero, al parecer cazando insectos. Con la excepción de las últimas dos especies, las aves frugívoras registradas en los árboles aislados no son capaces de completar su ciclo de vida con los recursos que encuentran exclusivamente en la vegetación herbácea de los potreros, para ello requieren de elementos arbóreos o forestales.

Anidación en potreros

Trece especies de aves frugívoras registradas en este estudio son capaces de anidar en los potreros, y algunas de ellas son aves típicas de selva o que comúnmente la visitan; mismas que al construir sus nidos en el potrero lo hacen siempre sobre árboles altos remanentes de selva (Apéndice 3). Estas aves parecen anidar exitosamente en los potreros, puesto que en la mayoría de los nidos detectados se registró a juveniles 'volantes' dejando el nido (ver Anexo). Considerando que los potreros estudiados tenían más de diez años de uso como tales (comun. pers. ejidatarios), es muy dudoso que las aves que anidaron en ellos hayan retenido estos territorios desde antes de la tala, es más factible que hayan seleccionado éstos sitios para anidar posteriormente a la tala.

Unas cuantas especies también de selva anidan en corredores riparios o minúsculos fragmentos (menores a 1 ha, obs. pers.), sin embargo, la mayoría de las aves de selva registradas no anidan en los potreros, por lo que su presencia en ellos se debe en gran medida a la existencia de fragmentos de selva mayores en los alrededores (p. ej. más de 500 ha de selva en los terrenos de la EBT-Los Tuxtla). De todas maneras, si los potreros no tuvieran árboles remanentes de selva en su interior, la actividad de aves frugívoras en ellos sería mínima o quizás nula y la abundancia de las especies capaces de anidar en dichos árboles se reduciría.

Desplazamiento de aves frugívoras en potreros

Las visitas registradas en los árboles estudiados fueron altamente direccionales o asimétricas, es decir, se hicieron con mayor frecuencia desde alguna dirección particular. Dicha asimetría está dada por la ubicación del árbol con respecto a otros elementos arbóreos del paisaje, es decir, la vegetación arbórea en los alrededores de un cierto árbol determina las direcciones empleadas por las aves para llegar a él (Figuras 11 y 12).

En ciertas direcciones con escasa cobertura arbórea, el número de visitas fue relativamente alto y esto se debe a que el muestreo de vegetación realizado fue insuficiente, ya que elementos arbóreos localizados a más de 75 m del árbol estudiado (utilizados por las aves al visitarlo), quedaron fuera de dichos muestreos (ver Metodología). Las aves frugívoras visitantes son capaces de volar distancias mayores a los 75 m cruzando el potrero abierto sin problema cuando no hay otra opción. Por ejemplo en el árbol **Fa-4**, las aves frugívoras realizaron un alto número de visitas desde el **NW**, siendo una de las direcciones con menor cobertura arbórea (Figura 12a), sin embargo, aproximadamente a 150 m del árbol en esa dirección hay un corredor ripario, desde el cual llegaban las aves al árbol (ver Figura 2).

Aves susceptibles a la depredación por aves de presa, se mueven constantemente hacia sitios donde estén menos expuestas (Howe 1979). Las aves frugívoras, sobre todo las especies nativas de selva, pueden estar expuestas a un mayor riesgo de depredación en zonas taladas o abiertas, sobre todo si no hay árboles en donde ocultarse de los depredadores. Lo anterior podría impedir totalmente o al menos disminuir el movimiento de aves frugívoras a través de los potreros. Aunque la depredación por aves de presa sobre individuos 'volantes' (juveniles o adultos), fue poco importante en los potreros estudiados (ver Anexo), el costo por la depredación es muy alto y se requiere de investigación más profunda para poder entender y evaluar los posibles efectos que la depredación de 'volantes' o su riesgo, tiene sobre las aves frugívoras en los potreros.

En cuanto al desplazamiento de aves frugívoras a través de los potreros, la agresividad de las aves que anidan en ellos y defienden sus territorios durante la época de reproducción, podría ser tanto o más importante que la depredación por aves de presa (ver Anexo). El riesgo a estas agresiones puede obligar a las aves a utilizar o buscar perchas de relevo al cruzar los potreros, y de no existir sitios para protegerse de dichas agresiones podrían desanimarse a cruzar el área abierta. Incluso los individuos de aquellas especies que anidan en los potreros, al volar en las cercanías de un territorio ajeno, se beneficiarán si encuentran perchas o elementos arbóreos cercanos, en donde puedan refugiarse de la agresión de conespecíficos.

Al moverse en los potreros de Los Tuxtlas las aves frugívoras no hacen vuelos largos en línea recta, más bien lo hacen mediante series concatenadas de varios vuelos cortos moviéndose de un árbol a otro. Para ello, utilizan los elementos arbóreos presentes en los potreros; al desplazarse grandes distancias las aves utilizan como vías o rutas de vuelo a los corredores de vegetación riparia y cercas vivas altas y frondosas, mientras que al cruzar los potreros para dirigirse hacia algún sitio determinado, utilizan a los árboles aislados como perchas de relevo (obs. pers.). Lo anterior concuerda con lo reportado por Wegner & Merriam (1979), en granjas de climas templados, en donde los elementos forestales que quedan al interior o en los alrededores de los campos, determinan las rutas de vuelo empleadas por las aves nativas del bosque original al moverse en el paisaje agrícola.

Los potreros de la zona de estudio son particularmente complejos en estructura y ricos en composición florística, debido principalmente al profuso arbolado que encontramos en ellos, el cual está integrado en su mayor parte por árboles remanentes de la selva original (Guevara *et al.* 1986, 1992). Este arbolado de los potreros en conjunto con los fragmentos de selva vecinos a los potreros, constituyen las principales áreas de forrajeo (tanto para el consumo de frutos como para cazar insectos) de las aves frugívoras registradas en este estudio y son utilizados por algunas de ellas para realizar sus actividades reproductivas (cortejo, apareamiento y construcción

de nidos). Además, el arbolado de los potreros provee de sitios de refugio (para escapar de depredadores así como de aves agresivas que anidan en potreros) y sitios de percha o descanso temporal a las aves frugívoras que se mueven a través de ellos. Por lo tanto, se puede concluir que la estructura de la vegetación en los potreros, en particular los elementos arbóreos presentes en su interior, influyen directamente en la presencia de aves frugívoras en los potreros y determinan los movimientos de la avifauna frugívora en ellos.

ARBOLES DE SELVA AISLADOS EN POTREROS

Bajo condiciones meteorológicas favorables para la actividad de las aves (días sin lluvia ni fuertes vientos, ver Metodología), los árboles aislados en los potreros son visitados continuamente por aves frugívoras, procedentes de distintos tipos de vegetación que forman parte del mosaico derivado de la fragmentación de la selva. Para que en un sitio determinado sean depositadas semillas ornitócoras, es claro que en primer lugar este sitio tiene que ser visitado por aves frugívoras. A mayor tasa o frecuencia de visitas de estas aves, la probabilidad de deposición de semillas ornitócoras en el sitio aumenta (Herrera & Jordano 1981). En los potreros de Los Tuxtlas la tasa de visitas de aves frugívoras a los árboles aislados superó las cuatro visitas por hora de observación en los quince muestreos realizados, registrándose un total de 3374 visitas durante 252 horas de observación. Esto sugiere una alta movilidad de propágulos en los potreros; sugerencia que es apoyada por el alto número de semillas zoócoras (6726) depositadas durante seis meses bajo la copa de los árboles aislados estudiados.

A continuación se analizará el papel que desempeñan los árboles aislados en potreros, como atractivos de aves frugívoras y como sitios de concentración y deposición de semillas ornitócoras, describiendo en particular aquellos factores que determinan la 'atractividad' de dichos árboles.

Atracción de aves y semillas

Las tasas de visita de aves frugívoras a los árboles estudiados variaron considerablemente entre los distintos muestreos de un mismo árbol y entre los diferentes árboles (Tabla 6). Dicha variación podría estar relacionada con la variación en el ofrecimiento de recurso alimentario (frutos) por el árbol, ya que varios autores han reportado que la frecuencia de visitas de aves frugívoras a un sitio o parche de vegetación aumenta con la oferta o disponibilidad de frutos maduros en el sitio (Herrera & Jordano 1981, VanDorp 1985, Jordano 1987, Hoppes 1987). Hoppes (1987) captura una mayor cantidad y variedad (especies) de semillas ornitócoras en sitios con una alta disponibilidad de frutos carnosos, en comparación con sitios en donde la disponibilidad era baja.

ATRACCIÓN POR EL RECURSO FRUTO

En el caso de los árboles de *Ficus aurea* (**Fa-3** y **Fa-4**) la atracción de aves frugívoras fue mayor cuando sus copas tenían gran cantidad de siconos maduros, registrándose más de 16 visitas por hora, mientras que cuando dichos árboles no tenían siconos maduros o su producción era escasa, las tasas de visita fueron significativamente menores. En el caso de *F. yoponensis* la producción de siconos maduros por sus árboles no tuvo efecto sobre la atracción de aves frugívoras. Las tasas de visita registradas en los árboles **Fy-1** y **Fy-2** no superaron las 13 visitas/hr, y esto podría explicarse porque los siconos de esta especie son menos atractivos para las aves que los de *F. aurea*.

La presencia de frutos maduros en el árbol, la intensidad de producción (tamaño de la cosecha) y el tipo de fruto producido (que tan apetecible es para las aves), influyen en la atracción de aves frugívoras. Sin embargo, dicha atracción no depende únicamente de la oferta de recurso por el árbol, también depende de la demanda de las aves por ese recurso y esto último está determinado tanto por las preferencias alimentarias de las aves, como por la disponibilidad de otros frutos en los alrededores (Herrera 1986). Entonces, la máxima atracción del árbol ocurrirá cuando éste fructifique intensamente, en un momento en el cual la oferta de otros frutos, igualmente o más apetecidos por las aves, sea muy baja en los alrededores.

La tasa de 80 visitas/hr registrada en marzo de 1989 en el árbol **Fa-4** de *F. aurea*, fue excepcionalmente mayor a las tasas registradas en el resto de los catorce muestreos, mismas que no superaron las 20 visitas/hr (Tabla 6). Y esto se explica porque durante todo el estudio no hubo otra ocasión en que coincidiera una producción tan alta de siconos maduros en el árbol observado, con una disponibilidad de siconos tan baja en los alrededores (Figura 4).

Aunque los siconos de *F. aurea* son más atractivos para las aves y como consecuencia fueron consumidos por un mayor número de especies que los de *F. yoponensis* (Tabla 4), los 'conjuntos de visita' registrados en los árboles de la segunda especie (**Fy-1** y **Fy-2**) no fueron más pobres en especies de aves que los registrados en los árboles de la primera especie (**Fa-3** y **Fa-4**), y tampoco estuvieron integrados por conjuntos de especies de aves distintos, a pesar de las claras diferencias en el tipo de recurso (sicono) ofrecido a las aves.

Las diferencias entre las dos especies de *Ficus* están dadas por las tasas de visita de las aves y no por la identidad de los visitantes, ni por la riqueza de los conjuntos de visita. Por lo tanto, cabría esperar una lluvia de semillas zoócoras más abundante bajo la copa de los árboles de *F. aurea*, en comparación con la de *F. yoponensis*. Sin embargo, al comparar la deposición de semillas entre los cuatro árboles, no se encontraron diferencias entre las especies de *Ficus*,

ni en composición (Tabla 12), ni en riqueza, ni en la cantidad de semillas zoócoras capturadas (Tabla 10).

Las especies de aves frugívoras registradas tienen dietas muy amplias y poco especializadas, con un alto grado de solapamiento en los tipos de frutos ingeridos por ellas (ver Apéndice 2), y muchas de ellas visitaron ambas especies de *Ficus*. De hecho, la identidad de las aves frugívoras que visitan un determinado árbol aislado, así como la riqueza de los conjuntos de visita, parecen depender más de otros factores que del tipo de recurso alimentario ofrecido por el árbol, como por ejemplo la construcción de nidos en los alrededores (ver más adelante). Lo anterior, podría explicar el porqué la deposición de semillas zoócoras, bajo los dos árboles de *F. aurea* no tuvo una mayor similitud en composición ni fue más rica en especies, comparada con la deposición bajo los dos árboles de *F. yoponensis*. Sin embargo, faltaría explicar el porqué no hubo diferencias en la abundancia de semillas zoócoras bajo la copa de las dos especies de *Ficus*.

El hecho de que la deposición de semillas zoócoras bajo la copa de los árboles de *F. aurea* no fue más numerosa que bajo los de *F. yoponensis*, podría deberse a cualquiera de las tres situaciones siguientes o a la combinación de algunas de ellas:

- a. Los seis meses que duró el monitoreo de la lluvia de semillas fueron insuficientes para detectar la diferencia. Durante este tiempo los árboles de *F. aurea* únicamente pudieron tener un solo evento de fructificación intenso o ninguno, que atrajera a un mayor número de aves frugívoras. Si aumentáramos el monitoreo, por ejemplo a dos años, dando tiempo a que cada árbol tuviera más fructificaciones masivas, entonces podría manifestarse la diferencia.
- b. Los siconos de *F. yoponensis* son más atractivos para murciélagos frugívoros, quienes visitan estos árboles con mayor frecuencia que los de *F. aurea*. De ser cierto este enunciado, las diferencias en las tasas de visita por aves se compensarían con mayores tasas de visita por murciélagos en la primera especie, compensando también la cantidad de semillas zoócoras capturadas. Varias de las especies zoócoras capturadas bajo los árboles, son dispersadas por murciélagos en la zona de estudio (Vázquez-Yanes *et al.* 1975, Orozco-Segovia & Vázquez-Yanes 1982, Orozco-Segovia *et al.* 1985, Estrada *et al.* 1984a, 1984b).
- c. Una alta tasa de visita en un momento dado no siempre resulta en una mayor deposición de semillas, en comparación con tasas menores durante otras épocas.

Con respecto al último punto es necesario tomar en cuenta que las aves visitantes deben llegar al árbol 'cargadas' con semillas para que las depositen bajo su copa. La probabilidad de que esto ocurra varía estacionalmente, dependiendo de la disponibilidad de frutos maduros en el momento y de que las aves visitantes los estén consumiendo en esa época. La extraordinariamente alta tasa de 80 visitas por hora registrada en marzo de 1989, podría resultar

engañoso ya que no implica necesariamente una mayor probabilidad de deposición de semillas ornitócoras, debido a que durante dicho muestreo había una notable escasez de frutos carnosos en los alrededores (obs. pers.), por lo que un alto porcentaje de las visitas registradas durante dicho muestreo pudieron haber sido hechas por aves frugívoras que llegaron vacías (sin semillas) al árbol. Es por ello que el aumento momentáneo de la frecuencia de visitas de aves frugívoras en un árbol no se traduce necesariamente en una lluvia de semillas más numerosa.

La probabilidad de que bajo la copa de un determinado árbol sean depositadas semillas ornitócoras, depende de la 'atractividad' que éste tenga para las aves frugívoras, pero dicha atracción no es función únicamente de la producción de frutos por el árbol. Aunque en el caso de *Ficus aurea* el ofrecimiento de recurso alimentario (siconos) por el árbol atrajo a las aves frugívoras, la variación espacio-temporal en las tasas de visita así como en la identidad y número de especies visitantes no puede atribuirse exclusivamente a la variación en la producción de siconos. Las aves frugívoras visitaron los árboles de ambas especies de *Ficus* aunque no tuvieran siconos maduros, por lo que si bien es cierto que muchas aves visitan estos árboles para alimentarse de sus siconos, existen otras razones por las que estas aves visitan los árboles de los potreros.

ATRACCIÓN POR OTRAS RAZONES

Las aves frugívoras capaces de anidar sobre árboles aislados en los potreros, constituyeron una parte importante y fiel tanto de los conjuntos alimentarios, como de los conjuntos de visita registrados en los árboles estudiados (Tabla 4). Además, este subconjunto de especies de aves frugívoras contribuyó en gran medida a la variación espacio-temporal de las tasas de visita (Tabla 6).

La época de construcción y ocupación de los nidos así como su localización explican en parte la variación en la identidad de los visitantes (especies de aves) y la variación en la frecuencia de sus visitas (Tabla 6 y ver Bronstein y Hoffman 1987). Debido a la reducida disponibilidad de sitios de percha en los potreros, las aves frugívoras que anidan en ellos visitan frecuentemente los árboles aislados que quedan dentro de sus territorios, particularmente durante la época de reproducción (e.g. caso de las Oropéndolas en el árbol **Fa-4**, ver Anexo). Estas visitas están relacionadas con el comportamiento reproductivo (cortejo, apareamiento) y con los 'deberes del nido' de los adultos, ya que desde el momento del cortejo hasta que las crías abandonan el nido, la pareja (o colonia) reproductora aumenta considerablemente sus actividades en los alrededores del sitio elegido para construir el nido. Por lo que la deposición de semillas ornitócoras bajo la copa de un determinado árbol aislado puede ser abundante, aún cuando el

árbol en cuestión no ofrezca recurso alimentario (fruto) a las aves, si en los alrededores del árbol alguna ave frugívora construyó su nido.

Los resultados del presente estudio no concuerdan con lo señalado por Leck (1972) y Martin (1985) en cuanto a que las especies migratorias de Norte América podrían ser tanto o más importantes que las residentes en la dispersión de semillas en áreas del trópico perturbadas por el hombre. Aunque durante la época en que las aves migratorias están presentes en la zona de estudio, hubo un incremento en la riqueza de los conjuntos de visita registrados por muestreo (3 días consecutivos), éste fue tan solo de dos especies adicionales por muestreo y el número de visitas realizadas por estas aves fue considerablemente inferior al de las especies residentes. A pesar de lo anterior, las aves migratorias pueden ocasionar incrementos momentáneos en la tasa de visitas a los árboles aislados. En el trópico, las aves migratorias tienden a moverse en conjunto al alimentarse, formando grupos numerosos compuestos por diferentes especies (Greenberg 1981). Si alguna de éstas móviles parvadas mixtas pasa por el potrero alimentándose de frutos, entonces los árboles aislados pueden ser visitados por un numeroso contingente de aves migratorias (árbol **Fy-2**, septiembre 1989), que podrían provocar una intensa lluvia de semillas bajo su copa.

Otro factor que no puede dejarse de lado son las dimensiones de los árboles estudiados. Los cuatro árboles de *Ficus* son comparativamente grandes (más de 20 m de altura y más de 300 m² de cobertura) en relación a la vegetación arbórea que los rodea (ver perfiles de vegetación en Figuras 11b y 12b), debido a que son remanentes del dosel de la selva. Esto pudo influir en la atracción de las aves, puesto que constituyen sitios conspicuos y dominantes en sus alrededores. En campos o predios abandonados, McDonnell (1986) reporta que perchas artificiales más altas, reciben un mayor número de semillas ornitócoras que perchas más bajas, y McClanahan y Wolfe (1987) reportan que la cantidad de semillas ornitócoras dispersadas hacia troncos muertos (colocados por ellos), está correlacionada positivamente con el número de ramas en el tronco; es decir que las estructuras con mayor disponibilidad de sitios de percha reciben más semillas. Por lo tanto, es posible que muchas de las semillas capturadas en el presente estudio, hayan sido depositadas por aves frugívoras que visitaron los árboles de *Ficus*, simplemente porque sus altas y voluminosas copas proveen de atractivos y numerosos sitios de percha en el potrero.

Duración de las visitas sobre la copa

Al hacer un estudio de las visitas que aves frugívoras realizan a un punto fijo, como es el caso de la presente tesis, es muy difícil obtener una estimación precisa de la probabilidad de deposición de semillas basándose en esas visitas. En particular por la dificultad de determinar

si el ave visitante estuvo comiendo frutos antes de llegar al sitio y cuanto tiempo antes lo hizo. En el presente estudio se consideró que si un ave llega al árbol 'cargada' con semillas que ingirió previamente, la probabilidad de que deposite o descargue dichas semillas durante su visita, será mayor si permanece más tiempo sobre la copa del árbol. Algunos autores han reportado que las especies de aves difieren en la duración de sus visitas sobre los árboles en donde se alimentan (Howe 1979, Pratt & Stiles 1983), por tanto podría esperarse que ciertas especies depositen más semillas que otras durante sus visitas.

Howe (1979), predice que aves más grandes y crípticas; fuera del riesgo de depredación, deben hacer visitas más largas en plantas con frutos carnosos, que aves pequeñas y conspicuas; susceptibles de ser depredadas por aves de presa. Sin embargo, los datos de este estudio no parecen apoyar dicho enunciado (ver también Wheelwright 1991); aves muy vistosas y de talla modesta como *E. hirundinacea* (coloración amarilla con negro) y *P. rubra* (rojo brillante), realizan visitas tanto o más largas que aves mayores y crípticas como *A. autumnalis* (verde follaje). Tal parece, que las aves frugívoras susceptibles a la depredación acortan sus visitas a un árbol con frutos, únicamente cuando se presenta un ave depredadora en la cercanía, y ello ocurre ocasionalmente (ver Anexo). Por otro lado, tenemos que las especies de aves capaces de anidar en los potreros y que defienden agresivamente sus nidos, tales como *M. aurifrons* y *P. sulphuratus*, sí acortan las visitas de otras aves frugívoras en árboles que quedan dentro de sus territorios (árbol Fa-3 en mayo de 1988, ver Anexo). Sin embargo, esto solamente sucede durante la época de reproducción y afecta a cualquier especie de ave frugívora, incluso a individuos conspécíficos que invaden el territorio de las agresoras.

Aunque podría pensarse que los resultados del presente estudio sostienen lo dicho por Pratt & Stiles (1983), en cuanto a que las aves frugívoras facultativas (*e.g.* tiránidos e icteridos), hacen visitas más cortas que aquellas especies que son preferentemente frugívoras (*e.g.* tucanes y traupidos), hay que considerar que dicha situación no fue consistente en todos los muestreos realizados y además algunas aves facultativas como *C. morio* y *M. aurifrons*, realizaron visitas tan largas como otras aves más frugívoras (Tabla 7). Las aves complementan su dieta diaria con diferentes tipos de frutos o con otros tipos de alimento (néctar, insectos, etc.), por lo que durante el transcurso del día, alternan las visitas al árbol del cual comen sus frutos, con la búsqueda y consumo de los otros recursos (Morton 1973), lo cual es aplicable tanto a las especies frugívoras facultativas como a las preferentemente frugívoras.

En general, las aves frugívoras permanecen sobre la copa de los árboles que visitan durante menos de 10 minutos (ver también Murray 1988) y solamente en unas cuantas visitas permanecen durante más tiempo. De hecho, la mitad de las visitas registradas en los árboles de *Ficus* (n= 3174) duraron menos de cuatro minutos. La duración de las visitas de aves frugívoras

en plantas leñosas con frutos carnosos, tiene una distribución de 'J' invertida (Pratt & Stiles 1983, Wheelwright 1991), misma distribución que se encontró en los árboles de *Ficus* aislados en potreros de Los Tuxtlas (Figura 10). La mayoría de los estudios publicados reportan el promedio de la duración de las visitas de aves frugívoras, sin embargo, esta medida de tendencia central no es adecuada para el tipo de distribución que presenta esta variable. Para este tipo de distribución, la mediana es una medida de tendencia central más adecuada que el promedio (Zar 1974), y solamente un estudio publicado la reporta, por lo que únicamente se comparan los datos de la presente tesis con dicho estudio.

En Costa Rica, Wheelwright (1991) estudia a las aves frugívoras (17 especies) que consumen los frutos de ocho especies de árboles de la familia Lauraceae. La mediana global de todas las visitas registradas en las lauráceas fue de 3.8 min/visita, misma que concuerda notoriamente con la registrada en los árboles de *Ficus* en el presente estudio (4 min). Para cuatro especies de aves (focales del estudio en Costa Rica), la mediana de la duración de sus visitas en las lauráceas fue 2.9, 3.2, 4.0 y 4.7 min/visita, respectivamente para cada especie. En el presente estudio, las medianas variaron entre 2.6 y 8.8 min/visita, considerando a diecisiete especies para las cuales se tuvieron suficientes datos, con la mayoría de ellas (14 especies) entre 2.6 y 4.5 min/visita (Tabla 7).

De acuerdo con Wheelwright (1991) los resultados del presente estudio, parecen indicar que tanto la variación inter- como intra-específica en la duración de las visitas de las aves frugívoras es poco predecible, debido a la multiplicidad de factores que intervienen. Además, las diferencias inter-específicas detectadas son en realidad muy pequeñas (pocos minutos) y menores a la variación estacional intra-específica de la mayoría de las especies, es decir, que al tomar en cuenta las distintas épocas (muestreos) en que visitaron los árboles, muchas especies mostraron una variación estacional en la duración de sus visitas que fue igual o mayor a la variación entre las distintas especies. De tal manera que no es posible afirmar que ciertas especies de aves realizan consistentemente visitas más cortas, en comparación con otras especies que permanecen más tiempo sobre la copa.

La suma de la duración de todas las visitas de aves frugívoras registradas en los cuatro árboles de *Ficus*, da un total de 409.5 'horas-pájaro'. Aún descontando el muestreo de marzo de 1989 del árbol **Fa-4** (por atípico), el tiempo de permanencia acumulado sobre la copa de los árboles fue considerable (255.3 'hrs-pájaro'), y para cada árbol la permanencia acumulada sobre su copa fue de aproximadamente una 'hora-pájaro' por cada hora de observación (Tabla 8). Esto significa una alta probabilidad de deposición de semillas ornitócoras bajo sus copas.

Tamaño de las aves y de las semillas

El tamaño del ave, en particular la amplitud de su garganta (diámetro de apertura), impone restricciones físicas sobre las dimensiones de los frutos y semillas que puede ingerir (Wheelwright 1985, Moermond & Denslow 1985). Existe una correlación positiva entre el tamaño del ave y la amplitud de su garganta (Wheelwright 1985, Snow & Snow 1988), por lo que las aves frugívoras grandes incluyen en sus dietas un mayor rango de tamaños de fruto, y en general suelen ser eficientes dispersoras de semillas de una mayor variedad de especies de plantas, que aves de talla menor (Moermond y Denslow 1985, Wheelwright 1985, Levey 1986, 1987, Snow & Snow 1988). Las semillas ornitócoras de tamaño pequeño pueden ser dispersadas por aves frugívoras de todos los tamaños, mientras que las semillas grandes únicamente son ingeridas y dispersadas por aves relativamente grandes.

Entre las 47 especies de aves frugívoras registradas en este estudio, las dos especies de tucanes (*R. sulfuratus* y *P. torquatus*) tienen el mayor diámetro o amplitud de garganta. En Los Tuxtlas, el tucán *R. sulfuratus* tiene una dieta de frutos muy amplia y diversa (Apéndice 2), misma que no se conoce en su totalidad. De la dieta que se le conoce a esta ave (Van Dorp 1985) las semillas más pequeñas que ingiere son de ≈ 1 mm (*Ficus* spp.) y las más grandes de 20 a 35 mm (*Abuta panamensis*). Las semillas de la mayoría de las especies leñosas que producen frutos carnosos en Los Tuxtlas quedan dentro de este rango de tamaños (Ibarra-Manríquez 1985, y ver Figura 15a) y por lo tanto es posible que este tucán sea eficiente dispersor de ellas (Van Dorp 1985).

En el caso de semillas grandes (*e.g.* > 7 mm) las aves ingieren pocas semillas por cada fruto o diáspora consumida y una vez dentro del tracto digestivo, el ave tiene que esperar a desechar la(s) semilla(s) antes de iniciar una nueva tanda de forrajeo (Levey 1986, 1987). Mientras que en el caso de semillas pequeñas (*e.g.* < 3 mm) las aves son capaces de ingerir gran cantidad de ellas simultáneamente (Moermond y Denslow 1985, Levey 1986, 1987). Murray (1988) reporta que numerosas semillas pequeñas (< 3 mm) ingeridas simultáneamente no son desechadas al mismo tiempo, la mayoría son defecadas entre los 10 y 30 minutos de haber sido ingeridas, pero encuentra diferencias mayores a una hora entre la primera y última semilla defecada.

Al visitar los árboles aislados en los potreros, aves frugívoras de todos los tamaños podrán llegar cargadas con numerosas semillas pequeñas (< 3 mm). Durante una misma visita el ave puede hacer varias descargas (deyecciones) que contengan tales semillas, inclusive una misma deyección puede contener semillas pequeñas de diferentes especies de plantas (Stiles & White 1986, Loiselle 1990). Por otro lado, solamente las aves de talla mayor podrán traer semillas

grandes (>7 mm) a los árboles, pero además vendrán cargadas con unas cuantas (1 a 3) de estas semillas, es decir; que solamente una o muy pocas semillas grandes pueden ser depositadas bajo la copa del árbol por cada visita y solamente por aves grandes. Por lo tanto, la probabilidad de que semillas pequeñas (<3 mm) sean capturadas por alguna de las 15 trampas colocadas bajo la copa de cada árbol, es mucho mayor incluso por órdenes de magnitud, a la probabilidad de captura de semillas grandes (>7 mm).

Aquellas semillas que son tragadas por el ave, al estar dentro del tracto digestivo pueden ser expulsadas por regurgitación (de regreso por la garganta) o defecadas (por la cloaca), lo cual también depende del tamaño de la semilla en relación al ave. Las semillas relativamente grandes tienden a ser regurgitadas, en cuyo caso son desechadas rápidamente, mientras que las semillas pequeñas son retenidas significativamente durante más tiempo por el frugívoro y posteriormente defecadas, lo cual puede resultar en una mayor distancia de dispersión (Herrera 1984, Levey 1987, Snow & Snow 1988).

Las semillas pequeñas (< 3 mm) capturadas bajo los árboles aislados pueden provenir de fuentes de propágulos muy lejanas (e.g. más de 200 m para *Cecropia obtusifolia*) mientras que las semillas más grandes (> 7 mm) viajan distancias más cortas y sus fuentes de propágulos deberán estar más cerca del sitio en cuestión (de las especies arbóreas zoócoras con semillas mayores a 7 mm capturadas en las trampas, se registró al menos a un individuo adulto reproductivo a menos de 75 m del sitio de captura). La composición florística en la vecindad próxima, determina la identidad de las especies con semillas grandes que pueden ser depositadas bajo la copa de un determinado árbol aislado, mientras que en el caso de las especies zoócoras con semillas pequeñas la distancia a la fuente de propágulos es menos crítica.

En potreros degradados y abandonados de Paragominas en Brasil, las únicas especies arbóreas que llegan al potrero son especies secundarias zoócoras y con semillas pequeñas (Nepstad *et al.* 1990). Debido a ello los autores concluyen que los potreros constituyen una barrera impenetrable para las especies zoócoras de selva (primarias), quienes normalmente tienen semillas más grandes que las especies secundarias. Aunque los mencionados autores muestrearon la lluvia de semillas bajo la copa de árboles aislados de la especie *Solanum crinitum*, éstos eran individuos muy pequeños que no eran remanentes de selva.

Bajo la copa de árboles remanentes de selva aislados en potreros de Los Tuxtlas, la lluvia de semillas estuvo dominada numéricamente por especies secundarias zoócoras con semillas pequeñas (< 3 mm), tales como: *Cecropia*, *Conostegia*, *Piper* spp. y solanáceas, en comparación la captura de semillas más grandes resultó insignificante (Figura 14). Sin embargo, este hecho no significa que los potreros constituyen un filtro para especies zoócoras de selva con semillas

grandes, mismo que solamente es traspasado por especies secundarias con semillas pequeñas, ya que la exagerada representación de semillas pequeñas en comparación con semillas más grandes. también sucede al interior de la selva intacta (Jackson 1981, Foster 1982), lo cual se debe a diferencias en la cantidad de semillas producidas y en su capacidad de dispersión.

Aunque en número muy reducido, las semillas grandes (>7 mm, e incluso >11 mm) de especies zoócoras de selva fueron dispersadas exitosamente a través de los potreros estudiados. Al menos 12 especies arbóreas que crecen en la selva madura (primarias), fueron capturadas bajo los cuatro árboles estudiados. Durante seis meses de captura, el conjunto de estas 12 especies acumuló una densidad de 5.8 semillas/m²-trampa, cifra que no es del todo despreciable, y hay que considerar que la superficie de trampa bajo cada árbol no supera el 0.8% de la cobertura de su copa (ver Metodología).

Establecimiento bajo la copa de árboles aislados

Guevara *et al.* (1986, 1992), han demostrado que los árboles aislados representan 'sitios-seguros' (*sensu* Harper 1977) para la germinación y establecimiento de especies leñosas primarias y secundarias tardías al interior de los potreros. En potreros de Los Tuxtlas, los autores mencionados realizaron un muestreo de vegetación bajo la copa de cincuenta árboles aislados de tres especies remanentes de selva (20 de *Nectandra ambigens* y 30 de *Ficus* spp.). En la tabla 13 se compara, para algunas especies zoócoras, la deposición de sus semillas bajo la copa de 4 árboles (presente estudio) vs. el número de sus individuos establecidos bajo 50 árboles aislados y el número de dichos árboles en los que fueron registradas (Guevara *et al.* 1992). Se muestran únicamente algunas especies con semillas menores a los 3 mm y otras con semillas mayores a 7 mm.

Las especies secundarias o pioneras (fases sucesionales tempranas) con semillas pequeñas, tales como; *Cecropia obtusifolia*, *Trema micrantha*, *Piper auritum*, *P. hispidum* o *Conostegia xalapensis* además de haber sido capturadas en los cuatro árboles estudiados, tuvieron una deposición de semillas muy superior (en órdenes de magnitud) a las especies con semillas grandes. Sin embargo, a pesar de su abundante deposición de semillas se registraron pocos (con la excepción de *Piper hispidum*) o ninguno de sus individuos establecidos bajo los árboles estudiados por Guevara *et al.* (1992). Por otro lado, bajo los árboles aislados se registró un número tanto o más alto de individuos establecidos (principalmente plántulas y juveniles), de especies de selva (*Stemmadenia donnell-smithii*, *Cymbopetalum bailloni*, *Psychotria chiapensis*) o secundarias tardías (*Rollinia jimenezii*, *Cupania glabra*) con semillas mayores a 7 mm.

Tabla 13. Comparación entre la lluvia de semillas y el establecimiento de plántulas y juveniles bajo la copa de árboles aislados en potreros. Únicamente especies zoócoras leñosas, contrastando algunas especies con semillas pequeñas (<3mm) vs. otras con semillas grandes (>7mm).

Tamaño semillas	Especies	Luvia de semillas	Establecimiento bajo 50 árbs. ‡	
		bajo 4 árboles† (semillas/m ²)	No.árbs.-sitio (n/50)	No.inds. (n/400m ²)
semillas pequeñas <3mm				
	<i>Cecropia obtusifolia</i>	231.4	3	3
	<i>Piper hispidum</i>	79.1	25	35
	<i>Piper auritum</i>	31.4	-	-
	<i>Conostegia xalapensis</i>	42.6	7	8
	<i>Trema micrantha</i>	3.1	-	-
semillas grandes >7mm				
	<i>Cupania glabra</i>	0.5	13	14
	<i>Rollinia jimenezii</i>	0.3	8	9
	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	0.7	16	17
	<i>Cymbopetalum baillonii</i>	0.2	5	6
	<i>Psychotria chiapensis</i>	0.2	5	5
	<i>Dussia mexicana</i>	-	2	2
	<i>Pseudalmedia oxyphyllaria</i>	-	2	2

† Datos del presente estudio. Densidad de semillas acumuladas durante seis meses, en 60 trampas (11.8 m² de superficie de muestreo) colocadas bajo cuatro árboles (15 trampas por árbol) aislados en potreros de dos especies de *Ficus*.

‡ Datos de Guevara *et al.* (1992). Individuos registrados (plántulas y juveniles ppalmente.) bajo la copa de 50 árboles aislados en potreros (30 de *Ficus spp.* y 20 de *Nectandra ambigens*). En cada árbol se colocó un cuadro de 2 x 2m cerca del tronco y otro bajo el perímetro de la copa. Dando un total de 100 cuadros y una superficie de 400 m² de muestreo.

Lo anterior sugiere que a pesar del reducido número de semillas, las especies de selva con semillas relativamente grandes, son dispersadas eficientemente a través de los potreros por aves frugívoras, quienes las depositan bajo la copa de árboles aislados en donde germinan y se establecen exitosamente. La exagerada dominancia numérica de especies con semillas pequeñas en la deposición de semillas, no resulta necesariamente en una dominancia de dichas especies en la vegetación establecida.

En el caso de las especies zoócoras con semillas pequeñas, la causa del reducido número o ausencia de individuos establecidos bajo la copa de árboles aislados en los potreros, deberá investigarse. Podrían mencionarse tres factores dignos de estudio: **1)** condiciones micro ambientales desfavorables; posiblemente la sombra bajo la copa de los árboles no permite su germinación (especies fotoblásticas) o su establecimiento (especies heliófilas). **2)** depredación; la abundante deposición de tales semillas las podría convertir en un recurso atractivo y fácilmente detectable bajo los árboles aislados, para organismos depredadores abundantes en los potreros y especialistas en estos tamaños de semilla, tales como hormigas. **3)** competencia con otras

plantas; estas semillas tienen endospermos muy reducidos con escasas reservas, lo cual no les permite competir durante las primeras fases de su establecimiento, con especies previamente establecidas bajo la copa de los árboles aislados, tales como; gramíneas y especies ruderales subfrutescerentes (e.g. *Mimosa pudica*, *Pavonia schiedeana*, *Sida rhombifolia*).

Las especies con semillas grandes, debido al tamaño de sus semillas podrían ser inaccesibles para depredadores de talla pequeña (i.e. hormigas) y por su escasa deposición bajo los árboles, podrían pasar inadvertidas (no detectadas) por roedores u otros depredadores de semillas grandes. Por el tamaño de sus endospermos estas semillas podrían contener suficientes reservas para desarrollar tempranamente raíces profundas (por debajo de sistemas radiculares densos y superficiales), y poder colocar sus primeras hojas por encima de plantas de hábito postrado, escapando así de la competencia con gramíneas y plantas subfrutescerentes previamente establecidas bajo los árboles.

DISPERSION DE SEMILLAS EN PAISAJES FRAGMENTADOS

Aves dispersoras en el mosaico 'selva-potrero'

Algunas especies de aves frugívoras registradas en este estudio no son comúnmente observadas en la selva y se les asocia primordialmente con las zonas abiertas o taladas para actividades agropecuarias. Estas especies de aves (indicadas en la Tabla 2, con Z en la columna de Hábitat) son importantes dispersoras de semillas de las plantas que fructifican en los potreros y campos agrícolas, principalmente de especies ruderales y secundarias abundantes en ellos, pero también de algunas plantas remanentes de selva. Es decir, estas aves mueven o dispersan los propágulos disponibles al interior de los potreros. Entre ellas destacan *Thraupis abbas*, *Dives dives* y tres miembros de la subfamilia Tyranninae: *Pitangus*, *Myiozetetes* y *Myiodynastes*, debido a sus frecuentes visitas en los cuatro árboles estudiados y a que consumen los frutos de varias de las especies cuyas semillas fueron capturadas en las trampas (Apéndice 2).

Las aves que anidan sobre árboles aislados en el potrero y que comúnmente visitan la selva, son importantes en la dispersión de semillas de selva desde los fragmentos remanentes hacia el potrero, en particular hacia los sitios de percha en los alrededores de su territorio. Entre estas especies destacan *Melanerpes aurifrons* (carpintero) que fue por mucho la especie más importante en cuanto al número de visitas realizadas a los árboles y es una especie que consume gran variedad de frutos (Apéndice 2). *Cyanocorax morio* (pepe) y *Psarocolius montezuma* (oropéndola), también destacaron por el alto número de visitas realizadas y estas aves son de tamaño grande (mayores a 36 cm de longitud del cuerpo) por lo que son capaces de dispersar

semillas de tamaño relativamente grande. Por último las dos especies de *Tityra* son muy frugívoras y reconocidas en la literatura como eficientes dispersores de especies arbóreas de selva (Howe 1983, ver también Apéndice 2).

Las especies residentes que no anidan en los potreros y que fueron registradas en los árboles estudiados, son aves nativas de selva, las cuales se mueven constantemente entre fragmentos de selva rodeados por potreros, utilizando los diferentes elementos arbóreos de los potreros como perchas de relevo ('stepping stones') al cruzarlos. Aunque estas especies también pueden traer semillas de selva a los árboles aislados en los potreros, lo hacen en menor grado por su menor número de visitas (Figura 8), sin embargo, podrían ser las principales responsables del intercambio de propágulos de selva entre fragmentos remanentes separados, al moverse frecuentemente entre ellos. Entre estas especies destacan ambos tucanes (*Ramphastos sulfuratus* y *Pteroglossus torquatus*), debido a que son aves que dependen del consumo de frutos durante todo el año, y a que son eficientes dispersores de varias plantas de la selva que difícilmente son dispersadas por otras aves. *Turdus grayi* es otra ave preferentemente frugívora con amplia reputación como dispersora de semillas y es común encontrarla visitando el sotobosque de la selva. *Euphonia hirundinacea* aunque es un frugívoro de talla muy modesta, realizó un considerable número de visitas a los árboles y posiblemente también sea muy importante en la dispersión de semillas de tamaño reducido.

Entre las especies migratorias destacan *Icterus galbula* y *Piranga rubra* como aves frugívoras que podrían ser importantes dispersores de semillas en los potreros, debido a sus relativamente altos números de visitas (Tabla 6) y de plantas que consumen (Apéndice 2).

Flujo de semillas de selva al potrero

El movimiento o flujo de propágulos entre selva y potrero influye tanto en la dinámica interna de los remanentes de selva como en la sucesión secundaria en el potrero. La invasión de los fragmentos de selva por especies heliófilas de rápido crecimiento que abundan en los potreros, ha sido uno de los temas más abordados en la literatura (Janzen 1983b, Williams-Linera 1989), mientras que generalmente se pasa por alto la posibilidad de la dispersión de semillas desde los remanentes de selva hacia y a través de los potreros.

Debido al tipo de manejo que se dá a los potreros, las fuentes de regeneración *in situ* de la vegetación forestal (banco de semillas en el suelo y el rebrote de restos de troncos, tallos o raíces), son eliminadas (Uhl 1987, Uhl *et al.* 1982, 1988), dejando exclusivamente la inmigración de semillas desde remanentes forestales vecinos (Kellman 1980, Guevara *et al.* 1986, 1992, Uhl 1987, Purata 1986). Si por alguna razón ésta no ocurre o se detiene, la regeneración forestal

podría interrumpirse y las especies ruderales permanecerían (ver Purata 1986), dando lugar a una sucesión secundaria 'arrestada'.

La dispersión de semillas es uno de los 'cuellos de botella', tanto en las posibilidades de regeneración de la selva en potreros, así como en la persistencia de las poblaciones de especies de selva en paisajes antropógenos (Gómez-Pompa *et al.* 1972, Uhl 1987, Uhl *et al.* 1988, Janzen 1988, Nepstad *et al.* 1990, Guevara *et al.* 1992). La dispersión de semillas zoócoras desde fragmentos forestales hacia zonas taladas desprovistas de árboles es muy escasa y florísticamente depauperada o incluso nula (Kellman 1980, McClanahan & Wolfe 1987, McDonnell 1988, Nepstad *et al.* 1990), debido a que este tipo de hábitat es inhóspito e inclusive repelente para los frugívoros (Lovejoy *et al.* 1986, Uhl *et al.* 1988, Nepstad *et al.* 1990).

Debido a lo anterior se ha sugerido que aún pequeñas distancias restringirán la dispersión de semillas forestales hacia sitios con vegetación sucesional temprana (dominada por herbáceas). Sin embargo, en paisajes fragmentados por el hombre la posibilidad de que semillas zoócoras forestales lleguen a un sitio determinado está relacionada no únicamente con la distancia a la fuente de propágulos, sino también con la atracción o repulsión que tiene el sitio para los agentes dispersores (McDonnell & Stiles 1983, McDonnell 1986, 1988, McClanahan & Wolfe 1987). En el caso particular de aves frugívoras, un elemento del paisaje será atractivo si las provee de alimento (frutos), de sitios de percha, nidación o refugio contra depredadores y agresores. Para la inmigración de semillas ornitócoras al interior de campos agrícolas o ganaderos la presencia de sitios de percha para aves resulta un factor tanto o más importante que la distancia a la fuente de propágulos.

Los árboles remanentes de selva aislados en potreros representan una especie de oasis en medio de un hábitat desfavorable para las aves frugívoras de selva y constituyen la única ruta o puerta de entrada para semillas zoócoras de especies de selva, al interior de los potreros. Estos árboles operan como núcleos de regeneración durante la sucesión secundaria, al incrementar la inmigración y deposición de semillas, así como 'facilitar' (*sensu* Connell & Slatyer 1977) el establecimiento de especies leñosas zoócoras bajo su copa. Además, al permitir el temprano establecimiento de especies típicas de las fases sucesionales tardías aceleran la regeneración forestal (Guevara *et al.* 1986, 1992, Janzen 1988). El flujo de semillas desde los remanentes de selva hacia el árbol aislado, se establece desde el momento en que la tala o tumba del dosel dejan al árbol aislado al interior del predio, y se mantendrá mientras dicho árbol siga en pie y las fuentes de propágulos de especies de selva queden dentro de los rangos de vuelo de las aves o murciélagos frugívoros.

Dinámica del paisaje y zoocoria

La dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas de especies de la selva madura, no ocurre exclusivamente al interior de grandes extensiones de selva no perturbadas por el hombre como normalmente se piensa. En los potreros de Los Tuxtlas dichos procesos ecológicos ocurren aún en elementos del paisaje tan sencillos y pequeños como un solo árbol aislado. Las prácticas pecuarias actuales, tales como; los constantes y frecuentes chapeos (corte con machete) o aspersión de herbicidas en los potreros (incluidas las áreas bajo la copa de árboles aislados), así como la acción del ganado (ramoneo y pisoteo), son las responsables de la ausencia de juveniles de especies de la selva, por fuera y lejos de los fragmentos. Estas prácticas mantienen el carácter herbáceo de los potreros y la dominancia de gramíneas, sin embargo, no impiden ni la dispersión de semillas ni el establecimiento de plántulas de especies leñosas de selva bajo la copa de árboles aislados (Guevara *et al.* 1986, 1992), simplemente evitan su reclutamiento a las fases posteriores del desarrollo.

Desde la perspectiva de la avifauna frugívora y de la flora ornitócora los fragmentos de selva del sitio de estudio difícilmente pueden considerarse como 'islas-hábitat', no sólo por el contacto físico que aún hay entre algunos de los fragmentos (Figura 2), sino sobre todo porque dichos organismos se mueven (o son movidos) regularmente hacia y a través de los potreros que rodean a los fragmentos. En un paisaje fragmentado las interacciones o conexiones entre los remanentes pueden ser al menos tan significativas como el tamaño (área) del(los) fragmento(s), en la persistencia de las poblaciones nativas y el mantenimiento de la diversidad local (Forman & Godron 1981, 1986, McDonnell 1988).

Los elementos forestales que quedan en los potreros operan como artefactos conectores incrementando el intercambio de semillas zoócoras entre remanentes de selva separados, al facilitar o animar el movimiento de vertebrados frugívoros voladores (aves y murciélagos) a través de los potreros. Además, los frugívoros que consumen frutos de los árboles de selva que quedan en los potreros, pueden reintroducir sus semillas al interior de los fragmentos. De esta forma la dispersión de semillas por frugívoros a través de los potreros contrarresta los efectos detrimentales demográficos y genéticos ocasionados por la fragmentación (*sensu* Carter *et al.* 1981, Wilcove *et al.* 1986), al permitir el contacto y por tanto el intercambio genético entre los descendientes de individuos cuyas semillas son producidas en elementos del paisaje separados por los potreros. La movilidad en el paisaje de los frugívoros y semillas que dispersan, determina en que medida sus sub-poblaciones sobrevivientes a la fragmentación están interconectadas en una unidad demográfica funcional (McDonnell 1988, Turner 1989).

En cuanto a la dinámica de la vegetación remanente de selva en los paisajes agropecuarios fragmentados, parece existir una compleja relación de retroalimentación entre: 1) el arreglo o configuración espacial de los fragmentos de selva en el 'mosaico' perturbado, 2) las características estructurales y florísticas de la matriz (campos agrícolas y ganaderos) que los rodean y 3) la estructura, composición florística y dinámica de los fragmentos remanentes. Todo ello mediado por la dispersión de semillas en el sistema (*sensu* Carter *et al.* 1981).

El estudio de la zoocoria en paisajes fragmentados, puede ser el punto de partida para el diseño de paisajes y sistemas de producción agropecuaria en los que se optimice el flujo de frugívoros y las semillas que dispersan, desde los fragmentos hacia el potrero y entre los dispersos remanentes de selva. Aumentando con ello, las posibilidades de persistencia de las poblaciones de numerosas especies de la selva, tanto de la fauna frugívora como de la flora zoócora, en paisajes transformados y utilizados por el hombre, con el consecuente incremento en la resiliencia del sistema (Howe, H.F. 1984, Howe, R.W. 1984).

De continuar expandiéndose la ganadería extensiva y las técnicas pecuarias actuales; en donde, toda planta que no sea de las pocas especies forrajeras conocidas es eliminada y la única especie arbórea nativa apreciada es *Bursera simaruba* por su uso en las cercas vivas, entonces la gran mayoría de los paisajes del trópico húmedo serán dominados por gramíneas y especies ruderales de amplia distribución geográfica (pantropicales), en donde ninguna otra especie nativa de selva (tanto de plantas como de animales) podrá subsistir.

Los resultados del presente estudio así como los de Guevara y colaboradores (1986, 1992) indican que en paisajes del trópico húmedo similares al de Los Tuxtlas, la explotación pecuaria y conservación *in situ* de especies de selva pueden combinarse exitosamente, siempre y cuando las prácticas agropecuarias permitan el reclutamiento a la fase adulta reproductiva, de las numerosas especies nativas zoócoras que son dispersadas, germinan y se establecen aún al interior de potreros activamente pastoreados.

CONSIDERACIONES FINALES

Al tratar de extrapolar los resultados obtenidos en el presente estudio, para árboles aislados de otras especies, debe considerarse con cuidado que las especies seleccionadas en este estudio (*Ficus aurea* y *F. yoponensis*) pueden ser especialmente atractivas para aves o murciélagos dispersores de semillas, principalmente por: 1) la calidad del recurso que ofrecen (tipo de fruto), y la frecuencia de fructificación de cada individuo (menor a un año), por lo que árboles de otras especies que no produzcan frutos carnosos (*e.g.* *Ceiba pentandra*) o cuyos frutos

no sean tan atractivos, podrían recibir considerablemente menos visitas de vertebrados dispersores de semillas; 2) los individuos estudiados podrían ser especialmente atractivos para aves; ya que los cuatro árboles seleccionados destacan por su altura y cobertura al compararlos con los árboles de sus alrededores (Figuras 11b y 12b, ver perfiles de vegetación) y son muy notorios o conspicuos para aves que cruzan zonas abiertas, por lo que árboles más modestos o ubicados cerca de otros comparativamente más grandes pueden ser menos visitados por aves frugívoras.

Sin embargo, hay que resaltar que solamente se registró a las aves frugívoras que percharon directamente sobre la copa de los cuatro árboles seleccionados, por lo que aquellas aves que volaron por la zona sin detenerse en dichos árboles o que percharon en árboles vecinos, no fueron cuantificadas. Por lo tanto, si bien es cierto que otros árboles aislados podrían recibir menos visitas de aves frugívoras que los seleccionados para este estudio, debe tenerse en cuenta que el movimiento o actividad real de aves frugívoras en los potreros estudiados es mayor al detectado. En el mismo sentido, debe de considerarse que la actividad de aves detectada en éste estudio se restringe a días sin lluvia ni vientos fuertes y al horario establecido para realizar las observaciones.

Tampoco sería válido extrapolar los resultados del presente estudio a otros paisajes severamente deforestados en los que no existan remanentes de selva. Sin embargo, el paisaje del sitio de estudio, es muy similar al encontrado en casi toda la vertiente NE (la del Golfo) de la Sierra de Los Tuxtlas y de hecho refleja la situación que encontramos en aquellas zonas del trópico húmedo del país que hace relativamente poco (\approx desde los años 50's) se han talado para su uso agropecuario. Es necesario resaltar que dichas áreas corresponden a los alrededores o límites de los fragmentos o extensiones de selva que todavía estamos en posibilidades de conservar como tales, por lo que el conocimiento y entendimiento de la dinámica ecológica de estos paisajes es fundamental, tanto para el manejo y explotación adecuados del trópico húmedo, como en el establecimiento y conservación a futuro de reservas y áreas protegidas de selva.

ANEXO

APUNTES PARA LA HISTORIA NATURAL DE LAS AVES FRUGIVORAS EN LOS POTREROS

Anotaciones por árbol

ARBOL FY-1 (F. YOPONENSIS)

En este árbol *Melanerpes aurifrons* (carpintero) fué claramente la especie mas importante, realizando cerca del 35% del total de visitas registradas y le sigue *Thraupis abbas* con menos del 12%. Otras aves importantes en este árbol por ser eficientes dispersoras de semillas fueron *Pteroglossus torquatus* y ambas especies de *Tityra*, aunque realizaron menor número de visitas que las anteriores.

En total se registraron 31 interacciones entre aves sobre la copa del árbol. La mayoría de estas (64%) se registraron en mayo de 1989, cuando tres especies distintas tenían nido activo localizado en los alrededores del árbol. Estas especies se dedicaron a actividades reproductivas y de defensa de sus territorios en los alrededores del árbol; una pareja de *Tityra inquisitor* intercalaba la construcción de su nido con apareamiento, la pareja de *M. aurifrons* en repetidas ocasiones se apareó y *Pitangus sulphuratus* estaba en cortejo (múltiples despliegues del macho), cada una de estas especies tenía un nido a menos de 75 m del árbol **Fy-1**. En 14 de las 20 interacciones registradas sobre la copa del árbol durante este mes, *M. aurifrons* fue el agresor. En octubre de 1988 se registró un nido de *Cyanocorax morio* sobre la copa de este árbol, que era visitado de vez en cuando por juveniles (volantes) que acababan de abandonarlo y es por ello que el número de sus visitas durante este muestreo no fue muy alto (Tabla 6) a pesar de tener el nido sobre el árbol.

ARBOL FY-2 (F. YOPONENSIS)

Las especies que mas visitas realizaron a este árbol fueron *M. aurifrons* (17% del total de visitas registradas) y *Tityra semifasciata* (13%), para ambas especies se registró al menos un nido en los alrededores del árbol. La segunda especie mencionada construyó su nido en agosto de 1988 directamente sobre el árbol observado y por ello lo visitó tan frecuentemente durante ese muestreo (Tabla 6).

El nido de *M. aurifrons* (carpintero) estaba ubicado sobre un árbol de *Platymicium pinnatum* localizado a 62 m al norte del árbol **Fy-2**. En abril de 1989, tres individuos de *P. torquatus* (tucanes) atacaron este nido y después de repetidos intentos, uno de ellos logró sacar un huevo que inmediatamente se comió. Al día siguiente, únicamente regresaron dos de los tucanes (presumiblemente los que no comieron el huevo), que al no poder con la pareja defensora del nido, desistieron de sus intentos y no se les volvió a ver por la zona. Durante este evento de depredación tanto la especie agresora como la agredida realizaron frecuentes visitas al árbol **Fy-2** para alimentarse de sus siconos, por ser el recurso alimentario mas cercano en los alrededores de la escena y por lo tanto, las visitas de ambas especies durante este muestreo no pueden atribuirse exclusivamente a la atracción de los frutos del árbol. De hecho, en ninguno de

los otros muestreos de este árbol se registró al tucán, aunque tuviera siconos maduros (agosto de 1988).

Otras especies que anidaron en los alrededores del árbol **Fy-2** fueron *Myiozetetes similis* y *Myiodynastes luteiventris*, esta última es una especie residente de verano y solamente visita la zona de los Tuxtlas durante su época de reproducción. En 1988 ambas especies construyeron sus nidos respectivos, sobre un mismo árbol de *Senna multijuga* ubicado a 12 m al norte del árbol **Fy-2**, y lo volvieron a hacer en 1989.

En septiembre de 1989, una parvada mixta de aves migratorias conformada por numerosos individuos de *Tyrannus tyrannus* (≈ 30) e *Icterus galbula* (≈ 10), se alimentó de insectos y frutos en los alrededores del árbol. Esta fue la única ocasión durante todo el estudio, en que la tasa de visitas de aves migratorias fue equivalente a la de las especies residentes y se debió en gran medida a éstas dos especies. A unos 20 m al noreste del árbol **Fy-2**, crecía un manchón denso y mas o menos extenso de *Cordia spinescens* (arbusto subfrutesciente de ≈ 1 m de altura), que durante este mes fructificó intensamente. Las especies *Dives dives*, *M. similis*, *M. aurifrons*, *C. morio*, *Saltator atriceps* y *T. tyrannus* consumieron los frutos de esta planta. Durante este muestreo de septiembre 1989, ninguna ave tenía nido activo en los alrededores del árbol **Fy-2**, el cual tampoco tenía siconos, por lo que las visitas de aves frugívoras durante este muestreo estuvieron estrechamente relacionadas tanto con la fructificación de *Cordia spinescens*, como con la presencia de la mencionada parvada de aves migratorias.

ARBOL FA-3 (*F. AUREA*)

La especie *M. aurifrons* (carpintero) realizó el mayor número de visitas en total (29%) y durante cada uno de los cuatro muestreos. El alto número de visitas (233) a este árbol por parte del carpintero se explica porque además de que su nido estaba muy cerca del árbol (a menos de 10 m), esta especie no lo abandona, utilizándolo para dormir aunque no esté en época de crianza. Esta especie es muy agresiva, defendiendo constantemente su territorio durante todo el año y especialmente durante la época de puesta y crianza de la nidada. De un total de 58 interacciones entre aves registradas en este árbol, el carpintero fue el agresor en 30 ocasiones, contra individuos de su misma especie y de otras especies de tamaño similar o menores.

En mayo de 1988, *D. dives*, *T. semifasciata*, *P. sulphuratus* y el carpintero tenían nido en los alrededores del árbol (a menos de 75 m) y estaban en época de reproducción (se registraron varios apareamientos para cada especie). Estas especies se mostraron particularmente agresivas durante este muestreo, tanto contra individuos conespecíficos como contra cualquier otra ave que pasara por la zona. Lo anterior podría explicar el porqué durante este muestreo se registraron las visitas mas cortas de todo el estudio (Tabla 7). La paloma *Columba flavirostris*, construyó su nido directamente sobre la copa del árbol en agosto de 1989, lo que explica su alta frecuencia de visitas (Tabla 6), sin embargo, durante los otros muestreos la paloma estuvo prácticamente ausente.

Las visitas relativamente largas registradas durante enero y febrero de 1989 (Tabla 7), se deben principalmente a tres especies de traupidos (*Euphonia hirundinacea*, *T. abbas* y *Piranga rubra*), quienes pasaron mucho tiempo consumiendo siconos inmaduros (enero) y buscando los

escazos maduros (febrero) que tenía este árbol, alternando varias tandas de forrajeo de frutos con prolongados periodos de descanso sin abandonar la copa del árbol. En febrero de 1989, *E. hirundinacea* realizó las visitas mas largas registradas durante todo el estudio, de hecho durante este mes ninguna de sus 22 visitas duró menos de 30 minutos. *E. hirundinacea* y *T. abbas* no construyeron nido en los alrededores de este árbol, sin embargo, fueron de las especies que visitaron este árbol con mayor frecuencia. De las especies migratorias *P. rubra* e *I. galbula* (calandria norteña) destacaron por la frecuencia de sus visitas y por consumir gran cantidad de siconos maduros del árbol. La última especie, en repetidas ocasiones, alternó tandas de forrajeo de siconos en el árbol **Fa-3**, con visitas a varios árboles de *Erythrina* sp. localizados en una cerca viva vecina, en donde chupaba el néctar de sus flores.

ARBOL FA-4 (*F. AUREA*)

Una colonia de oropéndolas (*Psarocolius montezuma*) colgó sus nidos en forma de 'bolsa', sobre un árbol de *Bursera simaruba* localizado a 30 m de distancia del árbol **Fa-4**. Esta especie utilizó el mismo árbol durante 3 años consecutivos y el número de nidos de la colonia, construidos y ocupados, fue en aumento: 17 nidos en 1987, 28 en 1988 y 53 en 1989. Es por ello que la oropéndola fue la especie que mayor número de visitas (16%) realizó en este árbol y apareció en todos los muestreos porque no abandona sus nidos aunque no esté en época de reproducción. Sin embargo, posteriormente al paso del huracán "Hugo" (septiembre 1989), solamente quedaron en buen estado cuatro nidos, el resto estaban desgarrados o en el piso. Debido a lo anterior, la frecuencia de sus visitas al árbol **Fa-4** disminuyó claramente en octubre de 1989 (Tabla 6).

En julio de 1988 se registraron hasta 20 hembras de *Scaphidura oryzivora*, intentado insistentemente de introducir en alguno de los nidos colgantes de las oropéndolas, para depositar sus huevos (parasitismo de la nidada). Durante este evento varios individuos de *S. oryzivora* realizaron constantes visitas al árbol **Fa-4** para perchar y consumir sus frutos, siendo la especie con mayor número de visitas. En marzo de 1989 *S. oryzivora* volvió a aparecer por la zona, sin embargo, las oropéndolas estaban construyendo sus nidos o iniciando el apareamiento y es por ello que la primera especie estuvo menos activa durante este muestreo. Cuando las oropéndolas no están en reproducción, *S. oryzivora* no se aparece ni siquiera por los alrededores. Por tres años consecutivos (1987-89) *S. oryzivora* apareció durante la época de reproducción en esta colonia de oropéndolas.

De particular interés en este árbol, fue el caso del tucán amarillo *Ramphastos sulfuratus*, que constantemente utilizó este árbol como percha de relevo para cruzar entre dos corredores riparios (que van paralelos y a los lados de éste árbol, ver Figura 2). Una pareja de este tucán seguía mas o menos una ruta fija, cruzando el potrero de sur a norte en las mañanas y regresando por las tardes de norte a sur.

En el muestreo de marzo de 1989 en este árbol, se registró el mayor número de visitas, así como de especies de aves frugívoras de todo el estudio (Tabla 6). Lo anterior se debió a la intensa fructificación de este árbol en un momento de escasez o baja disponibilidad de otros frutos. Las especies *P. torquatus*, *E. hirundinacea*, *T. abbas*, *P. montezuma* y *Turdus grayi* destacaron durante este muestreo por la frecuencia y duración de sus visitas, estas aves

alternaron varias tandas de forrajeo de frutos con periodos de descanso durante una misma visita. Durante este muestreo la copa del árbol, estuvo continuamente ocupada por aves frugívoras y en ocasiones hasta 20 o mas individuos de varias especies estaban alimentándose simultáneamente de sus frutos. La intensa actividad de frugívoros atrajo a una pareja de *Buteo nitidus* (halcón o gavilán gris), que en dos ocasiones se lanzó sorpresivamente a la copa del árbol **Fa-4** sin conseguir la captura de ningún ave. A excepción de varios individuos de *Amazona autumnalis* (cotorras), a quienes no pareció importarles la presencia del depredador, el resto de las aves se refugiaron en los alrededores, especialmente en un corredor ripario vecino y no se movieron ni visitaron el árbol **Fa-4**, hasta que la pareja de halcones se retiró de la zona.

Anidación en árboles de los potreros

Once de las especies de aves frugívoras registradas en este estudio son capaces de construir sus nidos sobre árboles aislados en potreros, además de otra que parasita los nidos de una de éstas especies (*S. oryzivora* a los nidos de las oropéndolas) y otra especie que los construye en la base de árboles en donde se acumulan ramas secas (*D. dives*). Después de *D. dives* las especies que construyeron sus nidos mas cerca del suelo fueron los tiránidos *M. similis* y *P. sulphuratus*. Ambos tiránidos construyen comúnmente sus nidos sobre árboles de poca altura de *Bursera simaruba*, que forman parte de cercas vivas y ocasionalmente sobre frutales (cítricos) y sobre *Acacia cornigera* (ver Apéndice 3). Tanto *D. dives* como ambos tiránidos habitan las zonas abiertas o de vegetación secundaria y en pocas ocasiones visitan el interior de la selva. Las otras especies construyeron sus nidos a mas de 8 m del suelo y entre ellas *P. montezuma*, *T. semifasciata*, *T. inquisitor*, *M. aurifrons* y *C. morio* son especies que comúnmente visitan el interior de la selva y cuando anidan en los potreros lo hacen preferentemente sobre árboles altos remanentes de selva.

Si bien la época de reproducción de las especies residentes en los trópicos suele ser variable y extensa, en los potreros y años (88 y 89) del estudio se registró un mayor número de nidos 'activos' entre los meses de mayo y agosto, mismos meses en que se registró una mayor tasa de visitas de aves frugívoras en los árboles estudiados. Durante estos meses las especies involucradas, estuvieron dedicadas a diversas actividades relacionadas con el comportamiento reproductivo (cortejo, apareamiento) y con la consecutiva anidación y deberes del nido de los adultos, que incluyen desde la construcción de éste, puesta e incubación de huevos y la cría de polluelos hasta que abandonan el nido como juveniles (volantes). *M. aurifrons* y *P. montezuma* pueden utilizar sus nidos durante todo el año, de hecho duermen en ellos aunque no estén en época de reproducción. Mientras que las otras especies, cuando sus juveniles (volantes) dejan el nido, los adultos también lo hacen y solamente hasta la próxima época de reproducción pueden o no regresar al mismo sitio para construir sus nidos.

Interacciones entre especies de aves

Sobre la copa de los árboles estudiados se registraron un total de 127 agresiones tanto intraespecíficas como interespecíficas, que consistieron en desplazamientos del sitio de percha o fuera de la copa (cabe señalar que durante el muestreo de marzo de 1989 en el árbol **Fa-4**, no se pudieron cuantificar estas interacciones en la copa debido a la intensa actividad de aves). Los individuos agresores en casi el total de los casos fueron las aves que anidaron sobre árboles

aislados en los potreros y la mayoría de las agresiones se registraron durante la época de reproducción. Estas agresiones sobre la copa del árbol se hacen contra aves del mismo tamaño o mas pequeñas que las agresoras. A pesar de lo anterior, se registró en tres ocasiones a aves de distintas especies que construyeron su nido en un mismo árbol.

Otro tipo de agresión frecuente en los potreros, que no se cuantificó porque no se dá directamente sobre la copa del árbol, fué la siguiente: las especies *M. aurifrons* (carpintero), *P. sulphuratus* y *M. similis* que son voladores muy ágiles, agreden en pleno vuelo a aves mas grandes que ellas al cruzar el potrero en las proximidades de sus territorios, especialmente durante la época de reproducción. Las aves mas comúnmente agredidas en esta forma fueron ambas especies de tucanes (*P. torquatus* y *R. sulfuratus*) y en menor grado *C. morio* y *P. montezuma* (oropéndola). El ave agredida se ve forzada a buscar la percha mas cercana o inclusive a descender al pasto para quitarse a la agresora.

En cuanto a la depredación se registró un evento singular: en un borde de selva varios individuos de *C. morio* corrieron de su percha a un *Buteogallus* sp. ("aguillilla", la especie puede ser *B. anthracinus* o *B. urubitinga*), obligándolo a volar hacia el potrero y únicamente un juvenil de *C. morio* persiguió en vuelo al depredador, el cual se viró en el aire para atraparlo y matarlo. Se registraron además dos intentos fallidos de una pareja de *Buteo nitidus* (halcón o gavián gris) por capturar aves frugívoras al estarse alimentando de los frutos del árbol **Fa-4** en marzo de 1989.

Fuera de éstos eventos no se registró ningún otro intento por parte de aves de presa para capturar aves frugívoras, a pesar de que durante el estudio se observaron frecuentemente volando por encima de la zona e incluso perchando en los alrededores de los árboles estudiados. Además del halcón o gavián gris, las aves de presa que más frecuentemente volaron sobre los potreros estudiados fueron: *Leucopternis albicollis*, *Buteo magnirostris* y *Buteogallus anthracinus*. El único otro evento de depredación registrado fue el del tucán (*P. torquatus*) que ingirió un huevo del nido del carpintero, descrito en el árbol **Fy-2**. Otra interacción entre aves fue la del parasitismo de la nidada por parte de *S. oryzivora* sobre las oropéndolas, descrito en el árbol **Fa-4**.

Consumo de los siconos de *Ficus*

En cuanto al modo de tomar o remover los siconos del árbol, los tiránidos se distinguieron por removerlos al vuelo es decir, arrancan los siconos volando sin percharse sobre las ramas, el carpintero lo hace colgado de las ramas (boca abajo) y el resto de las especies lo hacen perchadas sobre alguna rama y estirándose para alcanzarlos. Algunas especies se distinguieron por arrancar el sicono y llevarlo a una rama relativamente gruesa para procesarlo perchado sobre ella (carpintero, tiránidos, ictéridos), mientras que otras especies generalmente procesan el fruto perchadas en el mismo sitio desde el que lo arrancaron (traupidos, tucanes, cotorras). En repetidas ocasiones, el ave después de ingerir varios siconos en el árbol, tomaba un último sicono y se lo llevaba en el pico, volando fuera de la copa para procesarlo en otro sitio, esto último lo realizaron el carpintero, los traupidos, los ictéridos y por supuesto los tiránidos quienes al tomar los frutos al vuelo, muchas veces ni siquiera perchan sobre el árbol que los produce.

El comportamiento alimentario de algunas especies de aves varió considerablemente entre épocas para un mismo árbol y entre los árboles de la misma especie (Tabla 4). Tal parece que durante ciertos eventos de fructificación algunas aves no son atraídas por el árbol o simplemente no estaban cerca de él. Sin embargo, hay especies que durante ciertos muestreos visitaron al árbol con siconos maduros disponibles pero los ignoraron, a pesar de que se alimentan de ellos. Además, las especies que están alimentándose de los siconos de un árbol en un momento dado, también realizan visitas durante las cuales no los consumen.

Ambas especies de *Tityra* se distinguieron por consumir cuantiosas cantidades de siconos de *Ficus*, sin embargo, hubo ocasiones en que ignoraron los siconos maduros de *F. aurea* y de *F. yoponensis* a pesar de estar perchadas junto a ellos. Lo anterior parece estar relacionado con la época de reproducción y tal vez con la alimentación de los polluelos, puesto que durante los meses en que estas aves disminuían su consumo de frutos o inclusive los ignoraban, se les vió llevando insectos en el pico al interior del nido, presumiblemente para darlos a los polluelos. Muchas aves frugívoras pueden disminuir su consumo de frutos durante ciertas épocas del año alimentándose de otros recursos, las frugívoras facultativas pueden cambiar temporalmente a una dieta totalmente insectívora (Morton 1973).

Las aves que consumieron los siconos de ambas especies de *Ficus* lo hicieron mas frecuentemente y en mayor cantidad de *F. aurea* que de *F. yoponensis*. *Cyanocorax morio* fue la única ave que tuvo una tasa de remoción de siconos por visita, similar o inclusive mayor en *F. yoponensis* que en la primera especie. Sin embargo, la mayoría de los individuos de esta ave que consumieron los siconos de *F. yoponensis* fueron juveniles (fácilmente distinguibles por la coloración del pico).

Las únicas especies de aves que al procesar los siconos de *F. yoponensis* los ingieren enteros, fueron los dos tucanes (*R. sulphuratus* y *P. torquatus*), el resto (11 especies) lo hicieron comiéndolos a pedazos o masticándolos antes de ingerirlos. Las siguientes especies: *M. aurifrons*, *P. montezuma*, *I. galbula* y en ocasiones *C. morio*, hacen una perforación en la pared del sicono con el pico, succionando su interior y desechando el resto (se pudieron recuperar siconos perforados y completamente limpios en su interior, sin semillas). En cuanto a los siconos de *F. aurea*, la mayoría de las especies son capaces de ingerirlos enteros sin embargo, varias especies los rasgan o mastican para luego ingerirlos por partes. Las especies que se distinguieron por hacer lo anterior fueron: *T. abbas*, *T. episcopus*, *E. hirundinacea*, *E. affinis*, *R. sanguinolentus* y *P. rubra* (Traupidos) y ocasionalmente las dos especies del género *Saltator* (Cardinalinane).

Además de las diferencias en coloración y diámetro de los siconos señalados en la metodología, que caracterizan el síndrome de dispersión de las dos especies de *Ficus* estudiadas, debe de tomarse en consideración la consistencia de las paredes del sicono, pues difiere cualitativamente entre ambas especies de *Ficus*. La pared o cubierta de los siconos de *F. aurea* es muy delgada (menos de 0.5 mm) y fácil de romper, mientras que la de *F. yoponensis* es mas gruesa (1-2 mm) y consistente. Lo anterior, podría estar relacionado con el hecho de que algunas aves que ingieren los siconos de *F. aurea*, no ingieran los de *F. yoponensis*.

LITERATURA CITADA

- Aguirre, L. 1976. El papel de algunas aves en la dinámica que se establece entre las zonas abiertas al cultivo y a la ganadería y la selva alta perennifolia en Balzapote, Veracruz. Tesis licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Alvarez-Buylla, M.E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* Bertol (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, México. Tesis licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Alvarez-Buylla, M.E., E. Lazos & J.R. García-Barrios. 1989. Homegardens of a humid tropical region in Southeast Mexico: an example of an agroforestry cropping system in a recent established community. *Agroforestry Systems* 8:133-156.
- American Ornithologists' Union. 1983. *Check-list of North American Birds, 6th edition*. Allen Press, Inc. Lawrence, Kansas, USA.
- Archer, S., Ch. Scifres, C.R. Bassham & R. Maggio. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecol. Monogr.* 58:111-127.
- Arriaga, S.F. y F. Lozano. 1980. El papel de algunas aves en la ecología de las zonas abiertas a la agricultura en Balzapote, Veracruz, México. Tesis licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Augspurger, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40:189-196.
- Barrera-Láez, O. (en prep.). Manejo del arbolado en potreros de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis licenciatura, Facultad de Agronomía, Universidad Veracruzana, Xalapa, Ver.
- Bathschelet, E. 1981. *Circular Statistics in Biology*. Academic Press, London NWT.
- Begon, M.E., J.L. Harper & C.R. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals, Populations, and Communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Belsky, A.J., R.G. Amundson, J.M. Duxbury, S.J. Riha, A.R. Ali & S.M. Mwonga. 1989. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *J. Appl. Ecol.* 26:1005-1024.
- Bongers, F. & J. Popma. 1988. Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest: species differentiation in relation to gap associated environmental heterogeneity. Ph.D. Thesis, Utrecht, The Netherlands.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo & J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74:55-80.
- Bronstein, J.L. 1989. A mutualism at the edge of its range. *Experientia* 45:622-636.
- Bronstein, J.L. & K. Hoffman. 1987. Spatial and temporal variation in frugivory at a neotropical fig, *Ficus pertusa*. *Oikos* 49:261-268.
- Carabias, J. 1979. Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de ésta en una zona cálido-húmeda de México, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Carter, W., D.M. Sharpe, D.L. DeAngelis, D.E. Fields & R.J. Olson. 1981. Modeling seed dispersal and forest island dynamics. In: R.L. Burgess & D.M. Sharpe (eds.) *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*, pp. 215-239. Springer-Verlag, N.Y.
- Chizón, S.E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Los Tuxtlas, Ver.: un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta. Tesis licenciatura, ENEP-Zaragoza, UNAM.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1985. *Lista de las Aves de la Estación de Biología Los Tuxtlas*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Coates-Estrada, R. & A. Estrada. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 2:349-357.
- Coates-Estrada, R., A. Estrada. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 4:157-172.
- Connell, J.H. & R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111:1119-1144.

- Cruz, A. 1974. Feeding assemblages of Jamaican birds. *Condor* 76:103-107.
- Debussche, M., J. Escarré & L. Lepart. 1982. Ornithochory and plant succession in mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio* 48:255-266.
- Debussche, M., L. Lepart & J. Molina. 1985. La dissémination des plantes à fruits charnus par les oiseaux: rôle de la structure de la végétation et impact sur la succession en région méditerranéenne. *Acta Oecologica (Oecol. Gener.)* 6:65-80.
- Dirzo, R. & C. Dominguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 237-249. W. Junk, Dordrecht.
- Dirzo, R. & A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16:240-247.
- Dirzo, R. & C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6:84-90.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, & C. Vázquez-Yanes 1984a. Observations on fruiting and dispersers of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 16:315-318.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, C. Vázquez-Yanes & A. Orozco-Segovia. 1984b. Comparison of frugivory by howler monkeys (*Alouatta palliata*) and bats (*Artibeus jamaicensis*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Am. J. Primat.* 7:3-13.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II.*, pp. 395-400. INIREB-Alhambra, México, D.F.
- Fleming, T.H. & E.R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forest. *Biotropica* 13(Suppl.):45-53.
- Flores, J.S. 1971. Estudio de la vegetación del Cerro del Vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Forman, R.T.T. & M. Godron. 1981. Patches and structural components for a landscape ecology. *BioScience* 31:733-739.
- Forman, R.T.T. & M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons. USA.
- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. In: E.G. Leigh Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor (eds.) *The Ecology of a Neotropical Forest: seasonal rhythms and longer-term changes*, pp. 151-172. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Futuyma, D.J. 1986. *Evolutionary Biology, 2nd. ed.* Sinauer, Ass. Inc. Sunderland, Mass. USA.
- García, E. 1970. Los climas del Estado de Veracruz (según el sistema de clasificación climática de Köppen modificado por la autora). *Anales del Instituto de Biología. UNAM. Ser. Botánica* 41:3-42.
- Gautier-Hion, A., J.M. Duplantier, R. Quris, F. Feer, C. Sourd, J.P. Decoux, G. Dubost, L. Emmons, C. Erard, P. Heeketsweiler, A. Moungazi, C. Roussillon & J.M. Thiollay. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia (Berlin)* 65:324-337.
- Gilpin, M.E. & M.E. Soulé, 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. In: M.E. Soulé (ed.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, pp.19-34. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: a nonrenewable resource. *Science* 177:762-765.
- Greenberg, R. 1981. The abundance and seasonality of forest canopy birds on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 13:241-251.
- Greenberg, R. 1990. *Southern Mexico: Crossroads for Migratory Birds*. Smithsonian Migratory Bird Center, National Zoological Park, Wash. USA.
- Guevara, S. 1986. Plant species availability and regeneration in Mexican tropical rain forest. Ph.D. Thesis Uppsala, Sweden.
- Guevara S., S.E. Purata & E. Van der Maarel. 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66:77-84.

- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno Casasola & J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in Neotropical pastures. *J. Veg. Sci.* 3:655-664.
- Guevara, S. y J. Laborde. 1992. Uso de árboles aislados para el manejo de pastizales tropicales: su contribución al mantenimiento de la diversidad de especies de la selva. En: *Atelier sur l'aménagement et la conservation de l'écosystème forestier tropical humide. Études de Cas.* (Cayenne, Guyane Français 12-16 mars 1990). MAB/UNESCO-MAB/France, IUFRO-FAO.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, J. Laborde y S. Castillo. 1994. Vegetación y flora de potreros en la sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Botánica Mexicana* 28:1-27.
- Hamrick, J.L. & M.D. Loveless. 1986. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. In: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 211-223. W. Junk, Dordrecht, The Netherlands.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Herrera, C.M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63:773-785.
- Herrera, C.M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.* 54:1-23.
- Herrera, C.M. 1985a. Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. In: M.L. Cody (ed.) *Habitat Selection in Birds*, pp. 341-365. Academic Press.
- Herrera, C.M. 1985b. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44:132-141.
- Herrera, C.M. 1986. Vertebrate dispersed plants: why they don't behave the way they should. In: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 5-17. W. Junk, Dordrecht, The Netherlands.
- Herrera, C.M. & P. Jordano. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.* 51:203-218.
- Hoppes, W.G. 1987. Pre- and post-foraging movements of frugivorous birds in an eastern deciduous forest woodland, USA. *Oikos* 49:281-290.
- Howe, H.F. 1979. Fear and frugivory. *Am. Nat.* 114:925-931.
- Howe, H.F. 1983. Annual variation in a neotropical seed-dispersal system. In: S.L. Sutton, T.C. Whitmore & A.C. Chadwick (eds.) *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*, pp. 211-227. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Howe, H.F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation* 30:261-281.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: D.R. Murray (ed.) *Seed Dispersal*, pp. 123-189. Academic Press, N. Y.
- Howe, H.F. & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228.
- Howe, R.W. 1984. Local dynamics of bird assemblages in small forest habitat islands in Australia and North America. *Ecology* 65:1585-1601.
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Tesis licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Ibarra-Manríquez, G. & S. Sinaca. 1987. *Listados Florísticos de México VII, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Jackson, J.F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a tropical forest. *Biotropica* 13:121-130.
- Janzen, D.H. 1977. Animal-plant interaction. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64:700-736.
- Janzen, D.H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.) *Tropical Trees as Living Systems*, pp. 83-128. Cambridge, Univ. Press., Cambridge.
- Janzen, D.H. 1979. How to be a fig?. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:13-51.
- Janzen, D.H. 1983a. Seed dispersal by vertebrate guts. In: D.J. Futuyma & M. Slatkin (eds.) *Coevolution*, pp. 233-263. Sinauer Ass. Inc. Publ.

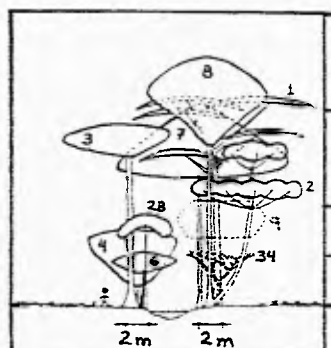
- Janzen, D.H. 1983b. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41:402-410.
- Janzen, D.H. 1986. The future of tropical ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:305-324.
- Janzen, D.H., 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75:105-116.
- Janzen, D.H., G.A. Miller, J. Hackforth-Jones, C.M. Pond, K. Hooper and D.P. Janos. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology* 57:1068-1075.
- Joffre, R. & S. Ramball. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica (Oecol. Plant.)* 9:405-422.
- Jordano, P. 1983. Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* 15:38-41.
- Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size and insect damage. *Ecology* 68:1711-1723.
- Juárez-Lopez, C. y P. Escalante. (no publicado). Las aves de las zonas transformadas para las actividades agrícolas en Balzapote, Ver. Reporte Biología de Campo 1979, Fac. de Ciencias, UNAM.
- Karr, J.R. 1971. Structure of avian communities in selected Panamá and Illinois habitats. *Ecol. Monogr.* 41:207-233.
- Kellman, M. 1979. Soil enrichment by neotropical savanna trees. *J. Ecol.* 67:565-577.
- Kellman, M. 1980. Geographic patterning in tropical weed communities and early secondary successions. *Biotropica (Suppl.: Trop. Succ.)*: 34-39.
- Kellman, M. & K. Miyanishi. 1982. Forest seedling establishment in Neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *J. Biogeography* 9:193-206.
- Leck, C.F. 1972. The impact of some North American migrants at fruiting trees in Panama. *The Auk* 89:842-850.
- Levey, D.J. 1986. Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. In: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 147-158. Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Levey, D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *Am. Nat.* 129:471-485.
- Loiselle, B.A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia (Berlin)* 82:494-500.
- Lovejoy, T.E., B.O. Bierregaard, Jr., A.B. Rylands, J.R. Malcolm, C.E. Quintela, L.H. Harper, K.S. Brown Jr., A.H. Powell, G.V.N. Powell, H.O.R. Schubart & M.B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: M.E. Soulé (ed) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, pp. 257-285. Sinauer Ass., Sunderland, Mass.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press., Princeton, New Jersey.
- Martin, T.E. 1985. Selection of second-growth woodlands by frugivorous migrating birds in Panamá: an effect of fruit size and plant density?. *J. Trop. Ecol.* 1:157-170.
- Martínez, J. 1980. Prácticas tradicionales de establecimiento y uso de los potreros en una región cálida-húmeda (Balzapote, Veracruz). Tesis licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y la regeneración de selvas altas perennifolias. En: A. Gómez-Pompa & S. del Amo (eds.) *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II*, pp. 191-239. INIREB-Alhambra, México.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla, J. Sarukhán & D. Piñero. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *J. Ecology* 76:700-716.
- McClanahan, T.R. & R.W. Wolfe. 1987. Dispersal of ornithochorous seeds from forest edges in central Florida. *Vegetatio* 71:107-112.
- McDonnell, M.J. 1986. Old field vegetation height and the dispersal pattern of bird-disseminated woody plants. *Bull. Torrey Bot. Club* 113:6-11.
- McDonnell, M.J. 1988. Landscapes, birds and plants: dispersal patterns and vegetation change. In: J.F. Downhower (ed) *The Biogeography of the Island Region of Western Lake Erie*, pp. 214-220. Ohio St. Univ. Press., Columbus, Ohio.

- McDonnell, M.J. & E.W. Stiles 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* (Berlin) 56:109-116.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: L.E. Gilbert & P.H. Raven (eds.) *Coevolution of Animals and Plants*, pp. 159-161. Univ. of Texas Press.
- McKey, D. 1989. Population biology of figs: applications for conservation. *Experientia* 45:661-673.
- Middleton, J.D. & G. Merriam. 1983. Distribution of woodland species in farmland. *J. Appl. Ecol.* 20:625-644.
- Milton, K. 1991. Leaf change and fruit production in six neotropical Moraceae species. *J. Ecol.* 79:1-26.
- Milton, K., D.M. Windsor, D.W. Morrison & M.A. Estribi. 1982. Fruiting phenologies of two Neotropical *Ficus* species. *Ecology* 63:752-762.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 29:179
- Mocmond, T.C. & J.S. Denslow. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. In: P.A. Buckley *et al.* (eds.) *Neotropical Ornithology*, pp. 865-897. American Ornithologists' Union.
- Morrison, D.W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59:716-723.
- Morton, E.S. 1973. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit-eating in tropical birds. *Am. Nat.* 107:8-22.
- Murray, K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecol. Monogr.* 58:271-298.
- National Geographic Society. 1988. *Field guide to the Birds of North America. Second Edition*. National Geographic Society, Washington, USA.
- Nepstad, D., C. Uhl & E.A.S. Serrão. 1990. Surmounting barriers to forest regeneration in abandoned, highly degraded pastures: a case study from Paragominas, Pará, Brazil. In: A.B. Anderson (ed.) *Alternatives to Deforestation: Steps toward Sustainable Use of the Amazon Rain Forest*, pp. 215-229. Columbia Univ. Press, N.Y.
- Opdam, P., G. Rijdsdijk & F. Hustings. 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: effects of area and isolation. *Biol. Cons.* 34:333-352.
- Orozco-Segovia, A. & C. Vázquez-Yanes. 1982. Plant and fruit bat interactions in a tropical rain forest area southeastern México. *Brenesia* 19/20:137-149.
- Orozco-Segovia, A., M.A. Armella, N.A. Correa & C. Vázquez-Yanes. 1985. Interacciones entre una población de murciélagos de la especie *Artibeus jamaicensis* y la vegetación del área circundante en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. En: A. Gómez-Pompa & S. del Amo (eds.) *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II*, pp. 365-377. INIREB-Alhambra, México.
- Ovalle, C. & M. Godron. 1989. Influencia del árbol sobre la vegetación herbácea en matorrales de *Acacia caven*. Rol del animal (ovinos) en las interacciones árbol-pasto. *Studia Oecologica* VI:225-243.
- Parsons, J.J. 1976. Forest into pasture: development or destruction?. *Rev. Biol. Trop.* 24 (Supl.1): 121-138.
- Peterson, R.T. & E.L. Chalif. 1973. *A field guide to Mexican Birds*. Houghton Mifflin Co. Boston, USA.
- Pijl, L. van der. 1969. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Popma, J., F. Bongers, M. Martínez-Ramos & E. Veneklaas, 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its consequences. *J. Trop. Ecol.* 4:77-88.
- Pratt, T.K. & 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.
- Puerto, A. & M. Rico. 1988. Influence of tree canopy (*Quercus rotundifolia* Lam. and *Quercus pyrenaica* Willd.) on old field succession in marginal areas of Central-Western Spain. *Acta Oecologica* (Ecol. Plant.) 9:337-358.
- Purata, S.E. 1986. Studies on secondary succession in Mexican tropical rain forest. Ph.D. Thesis. Uppsala, Sweden.

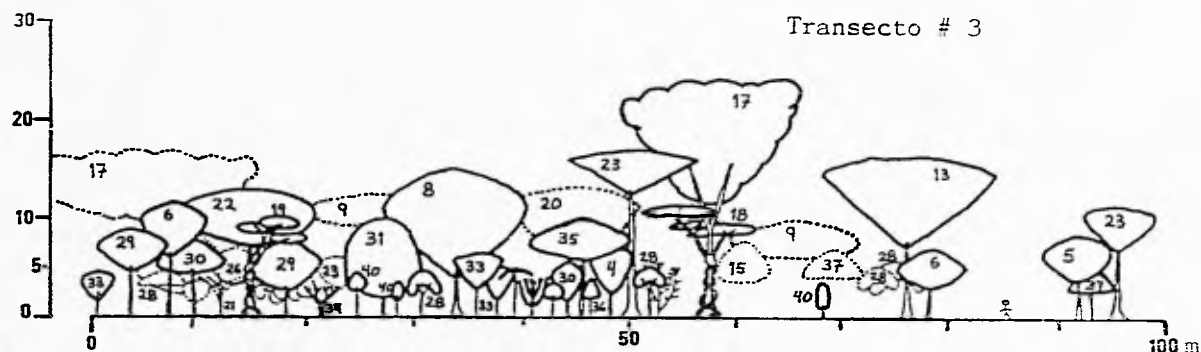
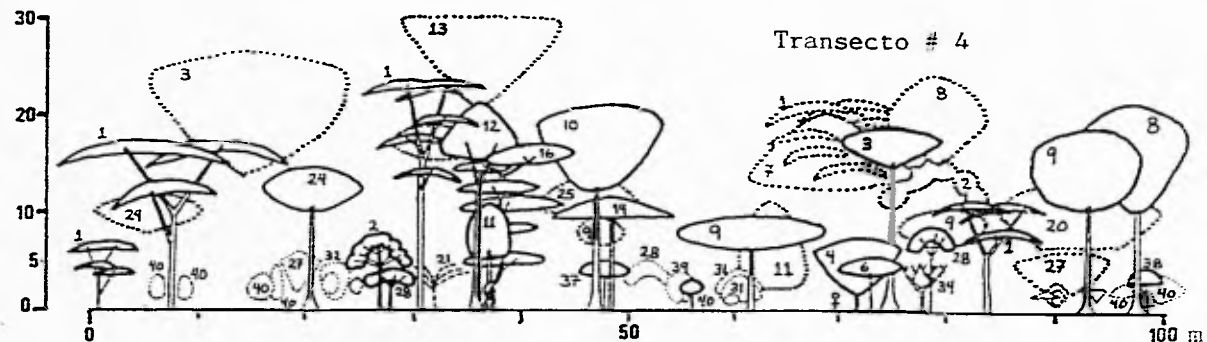
- Radwansky, S.A. & G.E. Wickens. 1967. The ecology of *Acacia albida* on mantle soils in Zalingei, Jebel Marra, Sudan. *J. Appl. Ecol.* 4:569-578.
- RANCES. 1972. Diccionario ilustrado de la lengua española. Editorial Ramón Sopena, S.A. Provenza, Barcelona.
- Rzedowski, J. 1963. El extremo boreal del bosque tropical siempre verde en Norteamérica continental. *Vegetatio* 11:173-198.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México.
- Rzedowski, J. y M. Equihua. 1987. *Atlas Cultural de México: Flora*. SEP-INAH, Planeta, México.
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 1990. Nota sobre el elemento africano en la flora adventicia de México. *Acta Botánica Mexicana* 12:21-24.
- Saab, V.A. y D.R. Petit. 1992. Impact of pasture development on winter bird communities in Belize, Central America. *Condor* 94:66-71.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs & C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Simberloff, D. & L.G. Abele. 1982. Refuge design and island biogeographic theory: effects of fragmentation. *Am. Nat.* 120: 41-50.
- Snow, D. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194-202.
- Snow, D. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13:1-14.
- Snow, B. & D. Snow 1988. *Birds and Berries: a Study of an Ecological Interaction*. T. & A.D. Poyser, Calton, England.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Botánica* 1:121-160.
- Stiles, E.W. & D.W. White. 1986. Seed deposition patterns: influences of season, nutrients, and vegetation structure. In: A. Estrada & T.H. Fleming (eds.) *Frugivores and Seed Dispersal*, pp. 45-54. Dr. W. Junk, Dordrecht.
- Terborgh, J. 1976. Island biogeography and conservation: strategy and limitations. *Science* 193:1029-1030.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant-resources in the tropical forest. In: M.E. Soulé (ed.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, pp. 330-344. Sinauer, Sunderland, Mass.
- Terborgh, J., S.K. Robinson, T.A. Parker III, C.A. Munn & N. Pierpont. 1990. Structure and organization of an amazonian forest bird community. *Ecol. Monogr.* 60:213-238.
- Toledo, V.M. 1992. Bio-economic costs. Pp. 67-94. In: T.E. Downing, S.B. Hecht, H.A. Pearson & C. Garcia-Downing (eds.). *Development or destruction: the conversion of tropical forest to pasture in Latin America*. Westview Press, USA.
- Trejo, L. 1975. Estudio sobre diseminación de semillas por aves en la regeneración de las selvas en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Turner, M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20:171-197.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *J. Ecol.* 75:377-407.
- Uhl, C., H. Clark, K. Clark & P. Maquirino. 1982. Successional patterns associated with slash-and-burn agriculture in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *Biotropica* 14:249-254.
- Uhl, C., R. Buschbacher & E.A.S. Serrão. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia, I. Patterns of plant succession. *J. Ecol.* 76: 663-681.
- Van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.) *Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II.*, pp. 333-363. INIREB-Alhambra, México.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, G. Francois & L. Trejo. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. *Biotropica* 7:73-76.
- Vázquez-Yanes, C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Tropical Ecology* 21:103-112.

- Von Humboldt, A. 1859. *Del Orinoco al Amazonas, Viaje a las Regiones Equinocciales del Nuevo Continente*. GUADARRAMA/Punto Omega, Barcelona, España. Trad. Francisco Payarols 1982.
- Wegner, J.F. & G. Merriam. 1979. Movements by birds and small mammals between a wood and adjoining farmland habitats. *J. Appl. Ecol.* 16:349-358.
- Weltzin, J.F. & M.B. Coughenour. 1990. Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. *J. Veg. Sci.* 1:325-334.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit size, gape width and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808-818.
- Wheelwright, N.T. 1991. How long do fruit-eating birds stay in the plants where they feed?. *Biotropica* 23:29-40.
- Wheelwright, N.T. & 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.G. Murray & C. Guindon. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16:173-192.
- Wilcove, D.S., C.H. McLellan & A.P. Dobson. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. In: M.E. Soulé (ed.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, pp. 273-256. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *J. Ecol.* 78:356-373.
- Willis, E.O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecol. Monogr.* 44:153-169.
- Windsor, D.M., D.W. Morrison, M.A. Estribi & B. de Leon. 1989. Phenology of fruit and leaf production by strangler figs on Barro Colorado Island, Panamá. *Experientia* 45:647-653.
- Wrigley, G. 1962. *Agricultura Tropical*. C.E.C.S.A., México.
- Yarranton, G.A. & R.G. Morrison. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: Nucleation. *J. Ecol.* 62:417-428.
- Zar, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J., U.S.A.

APENDICES



Corte transversal del corredor de vegetación riparia, que corresponde al transecto # 4, entre los metros 70 y 80.



	Cob. (m ²)	A.B. (m ²)	Indiv. en 400 m ²	Altura $\bar{x} \pm d.e.$ (m)	Max. (m)
Tr #4	3628	3.37	57	10.4 \pm 7.7	29.8
Tr #3	2536	8.78	80	5.9 \pm 3.7	24.1

- 1- *Heliocarpus appendiculatus*
- 2- *Cecropia obtusifolia*
- 3- *Nectandra ambigens*
- 4- *Nectandra reticulata*
- 5- *N. globosa*
- 6- *Poulsenia armata*
- 7- *Pseudolmedia oxyphyllaria*
- 8- *Saurauia yasicae*
- 9- *Spondias radlkoferii*
- 10- *Brosimum alicastrum*

- 11- *Cymbopetalum bailloni*
- 12- *Bursera simaruba*
- 13- *Platymiscium pinnatum*
- 14- *Cordia megalantha*
- 15- *C. stellifera*
- 16- *Ficus colubrinae*
- 17- *F. insipida*
- 18- *F. perforata*
- 19- *F. pertusa*
- 20- *Dendropanax arboreus*

- 21- *Astrocaryum mexicanum*
- 22- *Guarea grandifolia*
- 23- *Lonchocarpus cruentus*
- 24- *Tetrorchidium rotundatum*
- 25- *Aegiphyla monstrosa*
- 26- *Posoqueria latifolia*
- 27- *Inga quaternata*
- 28- *Myriocarpa longipes*
- 29- *Adelia barbinervis*
- 30- *Allophylus campostachys*

- 31- *Orthon oblongeolatum*
- 32- *Acalypha diversifolia*
- 33- *Parathesis* sp
- 34- *Erythrina folkersii*
- 35- *Cupania glabra*
- 36- *Psychotria sarapiquensis*
- 37- *Piper sanctum*
- 38- *Piper auritum*
- 39- *Eugenia* sp
- 40- *Siparuna andina*

Especies con individuos menores a 3 metros:

- *Croton schiedeanus*
- *Eupatorium galleoti*
- *Guarea glabra*
- *Ractris tricophylla*
- *Persea* sp
- *Omphalea oleifera*
- *Poulsenia armata*
- *Trophis mexicana*
- *Piper hispidum*
- *Albizia purpusii*
- *Casearia* sp
- *Acacia cornigera*
- *Acacia mayana*
- *Siparuna andina*

APENDICE 1.- Perfiles de vegetación de "corredores riparios" en pastizales. Se muestran dos transectos de 100 m de largo por 4 m de ancho (2 m a cada lado del río); registrándose a todo individuo mayor a 3 m de altura. Estos datos estructurales se utilizaron para extrapolar la cobertura arbórea de los corredores riparios cercanos a los árboles del estudio "Fa-4" y "Fi-2". (Sánchez, G. et al., en prep.).

Apéndice 2. Aves frugívoras (columnas) más comunes en potreros de Los Tuxtlas y plantas (filas) cuyas semillas posiblemente sean dispersadas por ellas. En cada celda las letras indican que la semilla de la planta se ha encontrado en el tracto digestivo del ave (fuentes: A= Aguirre 1975; B= Trejo 1975; C= Arriaga y Lozano 1980; D= Juárez-López y Escalante, no publicado) y los números indican que el ave fue observada ingiriendo los frutos maduros de la planta (fuentes: 1= Estrada *et al.* 1984; 2= Coates-Estrada y Estrada 1986; 3= Coates-Estrada y Estrada 1988; 4= Van Dorp 1985; 5= este estudio).

Especies	4	2	3	19	10	8	5	2	13	23	5	6	12	1	12	13	13	6	13	6	18	19	2	8	12	5	4	16
<i>Abuta panamensis</i>				AB																								
<i>Atlophylus campestschis</i>				A																								
<i>Anthurium</i> sp.				A																								
<i>Baccharis trichophylla</i>				A																								
<i>Bunchosia lindemiana</i>				A																								
<i>Bursera simaruba</i>				A																								
<i>Cappicum annum</i>				A																								
<i>Cecropia obtusifolia</i>				A																								
<i>Chamaedorea tepalcote</i>				A																								
<i>Cissus sicyoides</i>				A																								
<i>Commelina diffusa</i>				5																								
<i>Conostegia xalapensis</i>				5																								
<i>Corolla spinosissima</i>				5																								
<i>Crotalaria</i> sp.				B																								
<i>Cupania glabra</i>				AB35																								
<i>Cymbopetalum baillonif</i>				B5																								
<i>Dendropanax arboreus</i>				5																								
<i>Eugenia capuli</i>				5																								
<i>Euphorbia heterophylla</i>				C																								
<i>Euphorbia</i> sp.				5																								
<i>Ficus aurea</i>				5																								
<i>Ficus colubrinae</i>				5																								
<i>Ficus (aff.) cotinifolia</i>				5																								
<i>Ficus yoponenis</i>				5																								
<i>Ficus</i> spp.				B																								
<i>Guarea glabra</i>				B																								
<i>Guarea grandifolia</i>				B																								
<i>Heliconia</i> sp.				B																								
<i>Icacorea compressa</i>				B																								
<i>Larrea</i> sp.				B																								
<i>Malbighia glabra</i>				B																								
<i>Miconia argentea</i>				AB																								
<i>Mimotoca charantia</i>				A																								
<i>Neea psychotrioides</i>				5																								
<i>Oreopanax obtusifolius</i>				5																								
<i>Panicum</i> sp.				C																								
<i>Parataphis psychotrioides</i>				B																								
<i>Paspalum conjugatum</i>				B																								
<i>Passiflora</i> sp.				B																								
<i>Phytolacca pubescens</i>				AB																								
<i>Phytolacca rivicoides</i>				C																								
<i>Piper auritum</i>				A																								
<i>Piper hispidum</i>				C																								
<i>Poulsenia armata</i>				B																								
<i>Rehmannia mexicana</i>				B																								
<i>Rollinia jimenezii</i>				5																								
<i>Scleria pterota</i>				A																								
<i>Siparuna andina</i>				A																								
<i>Smilax</i> spp.				D																								
<i>Solanum</i> spp.				D																								
<i>Stemmedenia</i> sp.				B																								
<i>Syngonium podophyllum</i>				D																								
<i>Tenorechidium rotundatum</i>				DC																								
<i>Trema micrantha</i>				A																								
<i>Trichilia martinica</i>				B																								
<i>Triporandra serrulata</i>				A																								
<i>Urena caracasana</i>				D																								

Apéndice 3. Características de los nidos de aves frugívoras registrados en árboles aislados en potreros de Los Tuxtlas, desde agosto de 1987 hasta octubre de 1989.

Especie de Ave - "nombre común local"	Arbol-soporte Especie (altura, m)	Altura Nido	FASE-AC TIVIDAD*		
			①	②	③
<i>Columba flavirostris</i> - "paloma morada"					
sobre el árbol #2	<i>Ficus aurca</i> (24)	22	ago-89		
<i>Melanerpes atrifrons</i> - "carpintero"					
14 m al W del árbol #3	tronco seco (11)	10	may-88		
	tronco seco (10)	9	jun-89 ago-89		
40 m al W del árbol #1	<i>Ficus yoponenis</i> (26)	20	sep-88 oct-88		
			may-89		
62 m al N del árbol #2	<i>Platymiscium pinnatum</i> (19)	16	mar-89 abr-89 ago-89		
90 m al NW del árbol #2	<i>F. yoponenis</i> (31)	22	ago-88		
otro potrero	<i>F. yoponenis</i> (27)	21	jun-89		
otro potrero	<i>F. yoponenis</i> (24)	18	ago-88		
<i>Psarocolius montezuma</i> - "oropéndola"					
32 m al SE del árbol #4	<i>Bursera simaruba</i> (27)	15	ago-87		
			abr-88 jul-88 oct-88		
			mar-89 ago-89		
≈ 250 m al SW del árbol #3	<i>B. simaruba</i> (22)	14	jun-89		
apr. 330 m al W del árbol #3	<i>B. simaruba</i> (25)	17	jul-88		
			mar-89 jun-89		
otro potrero	<i>Ceiba pentandra</i> (28)	19	ago-89		
<i>Scaphidura oryzivora</i> †					
32 m al SE del árbol #4	<i>B. simaruba</i> (27)	15	jul-88		
			mar-89		
<i>Cyanocorax morio</i> - "Pepe"					
sobre el árbol #1	<i>F. yoponenis</i> (27)	11	may-88 jul-88 oct-88		
37 m al SW del árbol #3	<i>Poulsenia armata</i> (18)	16	mar-89 abr-jun-89 jul-89		
otro potrero	<i>F. yoponenis</i> (27)	14	oct-88		
<i>Tityra semifasciata</i> - "borrego"					
14 m al W del árbol #3	tronco seco (11)	8	may-88		
	tronco seco (10)	8	mar-89 ago-89		
sobre el árbol #2	<i>F. yoponenis</i> (29)	16	ago-88		
<i>Tityra inquisitor</i>					
10 m al S del árbol #1	<i>B. simaruba</i> (18)	17	may-89 jun-89		
<i>Thraupis abbas</i>					
19 m al E del árbol #4	<i>Zanthoxylum kellermanii</i> (16)	11	jul-88		
<i>Megarynchus pitangua</i> - "pecho amarillo"					
19 m al E del árbol #4	<i>Z. kellermanii</i> (16)	7	jul-88		
<i>Pitangus sulphuratus</i> - "Luis"					
68 m al SW del árbol #3	<i>B. simaruba</i> (21)	13	may-88		
			feb-89 ago-89 oct-89		
50 m al SW del árbol #2	<i>B. simaruba</i> (7)	5	abr-89 may-89		
otro potrero	<i>Acacia cornigera</i> (<3)	<3	jun-89		
<i>Myiozetetes similis</i> - "pecho amarilla chico"					
19 m al N del árbol #2	<i>Senna multijuga</i> (11)	9	ago-88		
		8	ago-89		
80 m al W del árbol #3	<i>B. simaruba</i> (17)	8	jun-89		
48 m al NW del árbol #1	<i>Cedrela odorata</i> (10)	6	ago-89		
otro potrero	<i>Citrus cinensis</i> (3)	<3	may-88		

otro potrero	<i>B. simaruba</i> (4)	3	jun-88
	<i>A. cornigera</i> (<3)	2	jun-88
otro potrero	<i>A. cornigera</i> (3)	<3	abr-89
<i>Myiodynastes luciventris</i> = "chilero"			
19 m al N del árbol #2	<i>S. multijuga</i> (11)	6	ago-88
		7	ago-89
<i>Dives dives</i>			
43 m al SE del árbol #3	<i>Citrus cinensis</i> (<3)	~0.5	may-88

* FASE-ACTIVIDAD:

- ① = nido en construcción ó reconstrucción.
- ② = constantes visitas de los adultos al nido ya terminado; ocasionalmente entran al nido con frutos o insectos en el pico (época de empollamiento o alimentación polluelos).
- ③ = juvenil(es) volante(s) visita(n) el nido con los adultos.

Nota: no se hizo un seguimiento sistemático de cada nido, por lo que la fecha (mes-año) indica únicamente que durante ese muestreo se registró la actividad correspondiente.

† Esta especie (*S. oryzivora*) no construye sus propios nidos, se introduce en los de *P. montezuma* (oropéndola), para depositar sus huevos y sus crías serán atendidas por la 2a. especie (parasitismo de la nidada).

APENDICE 4.- Abreviaturas utilizadas en este estudio para las especies de aves frugívoras. Indicando la FAMILIA (-Subfamilia) a la que pertenecen así como su "nombre común".

<i>Ama aut</i>	= <i>Amazona autumnalis</i> PSITTACIDAE "cotorra"
<i>Car pol</i>	= <i>Caryothraustes poliogaster</i> EMBERIZIDAE-Cardinalinae	
<i>Cel cas</i>	= <i>Celeus castaneus</i> PICIDAE "carpintero de copete"
<i>Coe fla</i>	= <i>Coereba flaveola</i> EMBERIZIDAE-Coerebinae	
<i>Col fla</i>	= <i>Columba flavirostris</i> COLUMBIDAE "paloma morada"
<i>Col inc</i>	= <i>Columbina inca</i> COLUMBIDAE "tortolita"
<i>Cya mor</i>	= <i>Cyanocorax morio</i> CORVIDAE "pepe o cuervo café"
<i>Cya yuc</i>	= <i>Cyanocorax yucas</i> CORVIDAE "queisque verde"
<i>Den pet</i>	= <i>Deudryca petechia</i> EMBERIZIDAE-Parulinae	
<i>Dend sp.</i>	= <i>Deudroica</i> spp. EMBERIZIDAE-Parulinae	
<i>Dio div</i>	= <i>Dives dives</i> EMBERIZIDAE-Icterinae "píjul"
<i>Eup aff</i>	= <i>Euphonia affinis</i> EMBERIZIDAE-Thraupinae	
<i>Eup hir</i>	= <i>Euphonia hirundinacea</i> EMBERIZIDAE-Thraupinae "monjita";
<i>Uubi sp.</i>	= <i>Uubia (rubra o fuscicauda)</i> EMBERIZ.-Thraupinae "tangara";
<i>Ict dom</i>	= <i>Icterus dominicensis</i> EMBERIZIDAE-Icterinae "calandria"
<i>Ict gal</i>	= <i>Icterus galbula</i> EMBERIZIDAE-Icterinae "calandria nortea"
<i>Ict gul</i>	= <i>Icterus gularis</i> EMBERIZIDAE-Icterinae "calandria campera"
<i>Ict spu</i>	= <i>Icterus spurius</i> EMBERIZIDAE-Icterinae "calandria café"
<i>Meg pit</i>	= <i>Megarhynchus pitangua</i> TYRANNIDAE-Tyranninae "pecho amarillo";
<i>Mel aur</i>	= <i>Melanerpes aurifrons</i> PICIDAE "carpintero"
<i>Mel puc</i>	= <i>Melanerpes pucherani</i> PICIDAE "carpintero de selva"
<i>Myi lut</i>	= <i>Myiodynastes luteiventris</i> TYRANNIDAE-Tyranninae "chilero"
<i>Myi sim</i>	= <i>Myiozetetes similis</i> TYRANNIDAE-Tyranninae "chacilla-pecho amarillo"
<i>Ort vet</i>	= <i>Ortalis vetula</i> CRACIDAE "chachalaca"
<i>Pac agl</i>	= <i>Pachyrhamphus aglaiae</i> TYRANNIDAE-Tityrinae "mosquero degollado"
<i>Pir rub</i>	= <i>Piranga rubra</i> EMBERIZIDAE-Thraupinae "cardenal avispero"
<i>Pit sul</i>	= <i>Pitangus sulphuratus</i> TYRANNIDAE-Tyranninae "pecho amarillo"
<i>Psa mon</i>	= <i>Psarocolius montezuma</i> EMBERIZIDAE-Icterinae "oropendola-sanjuanero"
<i>Pte tor</i>	= <i>Pteroglossus torquatus</i> RAMPHASTIDAE "tucán-cafesero"
<i>Ram sud</i>	= <i>Ramphastus sulfuratus</i> RAMPHASTIDAE "tucán-pico de canoa"
<i>Ram san</i>	= <i>Ramphocelus sanguinolentus</i> EMBERIZIDAE-Thraupinae	
<i>Sal atr</i>	= <i>Saltator atriceps</i> EMBERIZIDAE-Cardinalinae "picogordo"
<i>Sal max</i>	= <i>Saltator maximus</i> EMBERIZIDAE-Cardinalinae "picogordo"
<i>Sca ory</i>	= <i>Scaphidura oryzivora</i> EMBERIZIDAE-Icterinae "tordo gigante"
<i>Stu mag</i>	= <i>Sturnella magna</i> EMBERIZIDAE-Icterinae	
<i>Thr abh</i>	= <i>Thraupis abbas</i> EMBERIZIDAE-Thraupinae	
<i>Thr epi</i>	= <i>Thraupis episcopus</i> EMBERIZIDAE-Thraupinae	
<i>Tit inq</i>	= <i>Tityra inquisitor</i> TYRANNIDAE-Tityrinae	
<i>Tit sem</i>	= <i>Tityra semifasciata</i> TYRANNIDAE-Tityrinae "borrego"
<i>Tol sul</i>	= <i>Tolmomyias sulphureus</i> TYRANNIDAE-Eleaniinae	
<i>Tro vio</i>	= <i>Trogon violaceus</i> TROGONIDAE	
<i>Tur ass</i>	= <i>Turdus assimilis</i> MUSCICAPIDAE-Turdinae "mirlo"
<i>Tur gra</i>	= <i>Turdus grayi</i> MUSCICAPIDAE-Turdinae "primavera"
<i>Tyr mel</i>	= <i>Tyrannus melancholicus</i> TYRANNIDAE-Tyranninae	
<i>Tyr tyr</i>	= <i>Tyrannus tyrannus</i> TYRANNIDAE-Tyranninae	
<i>Vir fla</i>	= <i>Vireo flavifrons</i> VIREONIDAE	
<i>Vir sol</i>	= <i>Vireo (all) solitarius</i> VIREONIDAE	
