

00376



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

"EFECTO DE LA TRANSFORMACION DEL HABITAT
EN AVES FRUGIVORAS DE CALAKMUL, MEXICO"

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRIA EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)
P R E S E N T A :
BIOL. ELSA MARGARITA FIGUEROA ESQUIVEL

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



Figure 1

A Rudi y Dady

quienes me han impulsado a seguir creciendo día con día apoyándome en mis decisiones, con mucho cariño padres

a la flaca, la gorda, FEFE y la rana

quienes siempre me han apoyado, aguantado y de quienes me siento muy orgullosa

a mi abue

Cucara macara

quien me ha demostrado que nunca es tarde para empezar lo que a uno le gusta

a la memoria de mis abuelos

Glafi, Juan y Francisco

quienes siempre están conmigo y me enseñaron a echarle ganas hasta conseguir lo que uno se propone

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer profundamente a las personas e instituciones que me apoyaron en la realización de éste trabajo, permitiéndome concluir esta meta.

A mi directora de tesis, la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, por la confianza que siempre me ha depositado, por su apoyo, sus atenciones, por la paciencia que me tuvo y por adentrarme en el maravilloso mundo de las interacciones ecológicas.

A mis sinodales y revisores la Dra. Ma. del Coro Arizmendi, Dr. Adolfo Navarro, Dr. Francisco Ornelas, Dra. Sophie Calme, M. en C. Fernando Villaseñor, Dra. Blanca Hernández y M. en C. Kathleen Babb, por sus oportunos comentarios y observaciones que enriquecieron éste trabajo, y quienes compartieron sus conocimientos conmigo.

De manera muy especial al Dr. Francisco Ornelas, quien siempre con atinadas sugerencias y "jalones de orejas", dio gran cauce a mi descarrilada tesis, haciéndome ver mis errores a tiempo, por su confianza y amistad: gracias. Al Dr. Adolfo Navarro quien siempre ha creído en "el ave migratoria", por su invaluable amistad, por su estímulo y participación que me han forjado como científico, por el apoyo e interés que ha tenido para que continúe mi camino, y por rescatarme dándome la oportunidad de integrarme a su equipo de trabajo.

A la Dra. Sophie Calme por su apoyo incondicional, su paciencia y cautelosa revisión a la redacción de la tesis. Quien desde un principio me brindó su apoyo e ideas constantes permitieron el mejoramiento del trabajo.

A la M. en C. Laura Márquez, al Biól Fernando Puebla y al Dr. Raúl Ortíz que a través de su valiosa amistad, me apoyaron en la revisión de la tesis y aportaron interesantes comentarios y sugerencias. Al Dr. Carlos Díaz por el soporte estadístico que me dio y por su enorme paciencia. A la Biól Margarita López, por su apoyo y orientación en el análisis de los frutos.

A Víctor Cahuich, agradezco infinitamente su enorme e invaluable ayuda en el campo, esperando que pueda continuar aprendiendo mucho de las aves. De manera muy especial a la familia Cahuich Cahuich por todas sus atenciones. A los habitantes de ejido 20 de Noviembre por su hospitalidad.

A la Universidad de Standford, en especial a Michel Evelyn, al Dr. Carlos Galindo y al Dr. Manuel Weber (ECOSUR-Campeche), por interesarme en conocer y aprender sobre el proceso de la fragmentación del hábitat, por permitirme participar en sus proyectos, sentando las bases de mi investigación. Por su apoyo y amistad muchas gracias.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo económico en la realización de mis estudios. Al CONACYT y a la Fundación Figueroa-Esquivel, por el apoyo y financiamiento que recibí para la realización del trabajo de campo.

Al Dr. Lorea, al M. en C. Rodolfo Noriega y Biól. Carlos, por la determinación de los ejemplares botánicos. Por consiguiente a los herbarios del Instituto de Ecología de Jalapa, A.C. (XAL) y Museo de la Biodiversidad Maya, de la

Universidad Autónoma de Campeche, por su apoyo y alojamiento de los ejemplares botánicos. A la Dra. Arizmendi por facilitarme el uso de instalaciones y equipo de la UBIPRO, en la ENEP-Iztacala.

A todos mis amigos y compañeros del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, por su apoyo incondicional y porque siempre estuvieron alentándome para concluir la tesis.

Mi más profundo agradecimiento a las familias Godínez Espinosa y Baldespacher Salas, por hacer mi estancia placentera, por su hospitalidad y contingencia durante los huracanes. Sobre todo por su valiosísima amistad y por el apoyo que siempre me han brindado.

A mis amigos, en especial a Angélica Estrada, con quien he compartido gratos momentos y con quien desde un principio realizamos sobremesas, discusiones y círculos de lectura para entender y conocer la fragmentación del hábitat. A mi amigochis Caro, quien me ha demostrado que cuando uno se lo propone se puede alcanzar las metas, aunque a veces no sea muy fácil el camino.

Sobre todo a mi familia, mis papás: Ruth y Efrén, mis hermanos: Ana, Naye, Efrén y Juan, en especial a Naye quien fungió en varias ocasiones como correctora de estilo. A mis primos, tíos, a mi abuelita, mis adorables sobrinos (Ferchis, Baruch y Lalito), quienes me han aguantado en las buenas y en las malas, siempre me han mostrado su cariño y amor que me impulsan a terminar esta meta. Gracias.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	<i>i</i>
RESUMEN	<i>ii</i>
INTRODUCCIÓN	1
DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA ZONA	
Generalidades	4
Vegetación	5
Ejido 20 de Noviembre	6
MÉTODOS	
Sitios de Muestreo	7
Observaciones focales	10
Morfometría y Calidad Nutricional de Frutos	11
Análisis de Datos	11
RESULTADOS	
Uso del recurso fruto en los diferentes tipos de fragmentos	14
Distribución	14
Abundancia	16
Interacciones Plantas-aves	21
Características de los frutos: morfología y calidad nutricional	26
DISCUSIÓN	28
CONCLUSIÓN	40
APÉNDICES	41
LITERATURA CITADA	50

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación y acceso a las localidades de muestreo	8
Figura 2. Abundancia relativa de las especies frugívoras de la zona de estudio	17
Figura 3. Dendrograma de similitud entre los diferentes fragmentos	19
Figura 4. Tiempo hasta el cual ocurre un evento de consumo en árboles fructificando en los diferentes fragmentos	19
Figura 5. Comparación entre el número de interacciones y especies involucradas en sistemas mutualistas planta-ave	21
Figura 6. Tiempo hasta el cual ocurre un evento de consumo en árboles fructificando en los diferentes fragmentos	23

ÍNDICE DE APÉNDICES

APÉNDICE I. Descripción general de los árboles y frutos estudiados	41
APÉNDICE II. Distribución y abundancia relativa de las aves frugívoras observadas comiendo frutos en los diferentes fragmentos	45
APÉNDICE III. Presencia y consumo mensual de las especies frugívoras de la zona de estudio	47
APÉNDICE IV. Abundancia relativa de las especies frugívoras más comunes en el área de estudio	49

RESUMEN

Hoy en día, las gran mayoría de las selvas tropicales de México se encuentran inmersas en un complejo mosaico del paisaje, rodeadas de bosques secundarios y fragmentos que aparecen dentro del ámbito de terrenos agrícolas. Este estudio abordó, el efecto que trae consigo la fragmentación en la distribución y abundancia de aves frugívoras y su recurso, en el ejido 20 de Noviembre, aledaño a la Reserva de la Biósfera de Calakmul, durante julio de 1998 a abril de 1999.

El 28.6% del total de la avifauna observada consumió frutos dentro de su dieta a lo largo del año. En observaciones focales a árboles fructificando en siete tipos de fragmentos: selva mediana subperennifolia, selva baja inundable, fragmentos de selva aislados, corredores y acahuales o vegetación secundaria en dos etapas sucesionales (7 y 20 años). Se observaron 1,280 individuos, de 60 especies de aves frugívoras, que consumieron aproximadamente 4,000 frutos de cuatro especies de plantas, típicamente adaptados al consumo de aves.

Se encontraron diferencias en el uso del hábitat y del recurso. En los fragmentos de selva aislados y corredores se registró el 75% del total de las especies frugívoras y el 56.2% del total de los individuos, en conjunto. A diferencia de las selvas conservadas (selvas medianas y akalchés), donde se observó el 63.3% del total de las especies y apenas el 24% del total de los individuos.

A través del movimiento de las aves frugívoras entre los fragmentos, se dio potencialmente el intercambio de semillas del interior de las selvas hacia sitios transformados y/o fragmentados y viceversa. Las aves emplean para desplazarse, corredores de vegetación y fragmentos de selva aislados, los cuales funcionan como puentes o corredores y permiten la conectividad entre las poblaciones, tanto de aves como de plantas.

Se encontró que la detectabilidad y accesibilidad de los frutos, la arquitectura de la planta, la disponibilidad, la abundancia y finalmente el valor nutricional, fueron el resultado de las diferencias en la magnitud y composición de los conjuntos alimentarios, entre *Nectandra salicifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Bursera simaruba* y *Trema micrantha* y las aves frugívoras de Calakmul. El número de especies que consumió algún fruto varió de 19 a 46 especies, siendo el conjunto alimentario de *Bursera simaruba* el más complejo.

El tamaño de los frutos y la calidad nutricional de los mismos, varía entre fragmentos. Los resultados sugieren que no obstante, esto no influye negativamente en la selección de las aves por los frutos.

Las respuestas a la heterogeneidad espacial dependen de las especies, pues si bien es cierto que son sensibles a éstos cambios, las aves son altamente móviles y pueden desplazarse para evitar los disturbios, excepto aves especialistas quienes corren peligro de una extinción local.

INTRODUCCIÓN

Actualmente, gran parte de los bosques de México están siendo transformados a un ritmo alarmante, debido a las actividades humanas para satisfacer necesidades de alimentación y vivienda. A pesar del esfuerzo que se realiza para su conservación, hoy en día los bosques mejor conservados están restringidos a zonas protegidas (e.g. ANP's, reservas ejidales), o bien, inmersos en un complejo mosaico del paisaje de bosques secundarios y fragmentos que aparecen dentro del ámbito de terrenos agrícolas (Myers 1991, Schelhas 1993).

La fragmentación del hábitat, definida como el proceso por el cual un área grande y continua de hábitat original se ve reducida o dividida en pequeños fragmentos, los cuales se encuentran rodeados de una matriz de tierras con distintos tipos de usos del suelo (Saunders *et al.* 1991, Primack 1993, Schelhas y Greenberg 1996), trae como consecuencia una reducción en el área total del hábitat y un aumento en el aislamiento del mismo. Los fragmentos creados difieren del hábitat original en tamaño, forma y posición, teniendo mayor superficie de borde y un centro más cercano al borde (Harris 1984, Faaborg *et al.* 1992). A largo plazo hay una disminución de la biodiversidad original y deterioro genético, por lo tanto, cambios en la dinámica de las poblaciones y en la estructura y composición de las comunidades.

Los niveles de organización, enfoques y escalas en los que se ha estudiado la fragmentación varían tanto como los efectos y cambios mismos que trae como resultado. Según Kattan y Álvarez-López (1996) las consecuencias de la fragmentación pueden ocurrir en tres niveles: el primero, afecta a factores físicos medioambientales, cambian los microclimas, se modifican el flujo del agua y de nutrientes, la exposición a vientos, aumentan la incidencia de luz, la temperatura y la desecación (e.g. Saunders *et al.* 1991). El segundo nivel afecta directamente a factores biológicos como la distribución y abundancia de la flora y fauna original (e.g. extinción local de aves, migración altitudinal de frugívoros; Loiselle y Blake 1992), a veces como consecuencia de los anteriores. Por último, y quizá el efecto más complejo de la fragmentación es, el que afecta indirectamente a procesos biológicos como las interacciones entre especies, como por ejemplo, aumento en la depredación de nidos y parasitismo (Cox *et al.* 1991) o una disminución en la calidad y cantidad del polen recibido (Aizen y Feisinger 1994 a, b, Murcia 1996).

Los organismos interactúan con otros organismos y con su medio a través de sus ciclos de vida, bajo diversos aspectos como: la polinización de las flores, la dispersión de semillas o la herbivoría, por lo que están involucrados en una compleja red de acciones. Estos procesos regulan la estructura de las comunidades naturales, afectando tanto la diversidad como la complejidad estructural de éstas a lo largo del tiempo (Meffe y Ronald 1997) y es así que a través de esta compleja red de interacciones, la fragmentación se extiende y afecta directa o indirectamente a una comunidad (Murcia 1996, Kattan y Álvarez-López 1996).

Las respuestas que trae consigo la fragmentación son muy diversas. Mientras que algunas poblaciones declinan o se extinguen localmente, otras se dispersan y recolonizan estos sitios, incrementando temporalmente su densidad en los fragmentos (Harris y Silva-López 1992, Primack 1993, Wiens 1994, Schelhas y Greenberg 1996, Meffe y Ronald 1997). En las aves frugívoras la respuesta a los nuevos hábitats creados varía. Algunas especies son más hábiles o flexibles, por lo que llegan a desplazarse entre los distintos fragmentos y entre el bosque continuo y los fragmentos, lo que amortigua los efectos a mediano y largo plazo, manteniendo el intercambio genético entre las poblaciones (e.g. Loiselle y Blake 1992, Guevara y Laborde 1993, Estrada *et al.* 1993, Gorchoy *et al.* 1993). Sin embargo, otras especies son más vulnerables a la pérdida de hábitat ya que sólo permanecen en el interior del bosque (e.g. *Catharus minimus*), esto es, son más especializadas o asociadas al bosque maduro, resultando en

pérdidas irreversibles que las conduce a la extinción local (Estrada *et al.* 1993, Guevara y Laborde 1993).

La composición de la comunidad de aves juega un papel importante en la dispersión de semillas. Diversos estudios demuestran que el tamaño del fragmento y la distancia a un bosque maduro determinan la riqueza, abundancia, distribución y reemplazamiento de los frugívoros entre los diferentes fragmentos (e.g. Howe 1984, Estrada *et al.* 1993, Guindon 1996), donde la vegetación ribereña y las cercas vivas fungen como puentes o corredores por donde se desplazan las aves, permitiendo así mismo, el intercambio de semillas.

Al respecto, se ha demostrado la importancia de bordes agrícolas o cercas vivas, como áreas intermedias entre los bosques y campos agrícolas, o bien los corredores ribereños, es decir, la vegetación que se encuentra a las orillas de los arroyos, o las fajas de árboles o arbustos altos que crecen a lo largo de los arroyos, acogen una alta diversidad y abundancia de aves, siendo aves migratorias las que con frecuencia se ven más favorecidas (Villaseñor y Hutto 1995, Warkentin *et al.* 1995).

Al ser reemplazada la vegetación original por zonas de agricultura (cafetales, cacaoales, cítricos o cultivos mixtos) y ganadería, la composición florística y faunística cambia, ya que están íntimamente relacionadas. Estrada *et al.* (1993) y Greenberg (1993) muestran que las zonas agrícolas manejadas son refugios faunísticos importantes. En el caso donde se conservan elementos "originales" de vegetación, es decir, la complejidad vertical y horizontal de la vegetación, proporcionan sitios alternativos para algunas especies, compensando parcialmente la fragmentación y permiten la persistencia en tiempo y espacio de animales nativos o inclusive migratorios.

Por otro lado, la variación temporal de frutos determina la abundancia temporal de los frugívoros, ya que si los recursos escasean las especies migran siguiendo el comportamiento fenológico de sus recursos, para lo cual en ocasiones responden con migraciones altitudinales (Wheelwright 1983, Levey y Stiles 1992, Ornelas y Arizmendi 1995, Kattan y Alvarez-López 1996). Si por el contrario los frutos son muy abundantes, otras especies oportunistas recurren a esta alternativa temporalmente y son éstas últimas (frugívoras facultativas) las mayores dispersoras de plantas colonizadoras, con lo que juegan un importante papel en la regeneración de los bosques (Howe y Estabrook 1977). Un ejemplo de esto es que los frugívoros son significativamente más abundantes en vegetación secundaria que en un bosque intacto y más comunes entre octubre y enero, donde se aprecia un pico más alto tanto de recursos como de especies migratorias así como de migratorias altitudinales (Levey 1988, Loiselle y Blake 1992).

Con respecto al efecto de la fragmentación y transformación del hábitat a nivel de interacciones, son escasos los trabajos que hablan de ello. Aizen y Feinsinger (1994 a,b) observaron que los niveles de polinización, producción de frutos y semillas, decrecen con respecto al tamaño de los fragmentos, aunque no en la misma magnitud, ya que la proporción en que decrece la producción de semillas y la polinización no es igual. Por ejemplo, estos autores muestran que la formación de tubos polínicos en *Caesalpinia gilliesi* declinó significativamente en fragmentos pequeños, pero no la producción de frutos en comparación con lo encontrado en un bosque continuo. Esto sugiere que quizá la fragmentación está incidiendo cambios posteriores a la polinización, y por otro lado, puede afectar "relativamente" al banco de semillas.

Una interacción planta-animal que presenta un alto grado de especialización y coevolución, cuando se ve sometida a un proceso de fragmentación, es más susceptible o vulnerable a la extinción. No obstante, aquí se aprecian dos caminos: en cuanto a la planta, ésta puede extinguirse, por un lado al verse afectada por la pérdida de su polinizador (Aizen y Feinsinger 1994 b, Murcia 1996) o bien, en el caso de especies dióicas, si la fragmentación separa a ambos morfos es imposible que se de el

entrecruzamiento (Murcia 1996), por lo que es fundamental la distribución espacial de individuos sexualmente compatibles en el mismo fragmento. Por otro lado, las plantas decrecen en la producción de tubos polínicos, como consecuencia de un cambio en su polinizador (Aizen y Feinsinger 1994 b) a diferencia de aquellas plantas que mantienen al mismo.

Con referencia al polinizador, éste puede extinguirse al extinguirse la planta, o emigrar como consecuencia de la presencia de especies que se dispersan o colonizan los nuevos fragmentos, aumentando la competencia por recursos y/o depredación. De ésta manera el polinizador se ve afectado en su abundancia y diversidad (Aizen y Feinsinger 1994 b, Murcia 1996).

Éste trabajo, inmerso en una selva tropical en Calakmul, examina la distribución y abundancia de las aves frugívoras en siete diferentes tipos de fragmentos. Se espera que, en las selvas primarias se alimenten la mayor diversidad y número de individuos de aves frugívoras, a diferencia de sitios perturbados. También se compara el uso de cuatro diferentes frutos, y se establecen los factores que determinan las interacciones mutualistas entre las plantas y las aves. Se estima que los frutos que estén disponibles por un mayor tiempo en los fragmentos, que sean fáciles de detectar y encontrar, serán preferidos por las aves. Finalmente, se examina si el tamaño de los frutos y la calidad nutricional cambian entre hábitats. Se prevé que en los hábitats primarios los frutos alcanzarán sus máximas dimensiones y el contenido de lípidos, proteínas y carbohidratos será mayor en los mismos, por lo que las aves los preferirán con mayor frecuencia que a los frutos los fragmentos transformados que son de menor tamaño y calidad.

DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA ZONA

El área de estudio se ubica en el ejido 20 de Noviembre, Municipio de Calakmul, aledaño a la zona centro-este de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, en el sureste del estado de Campeche, entre las coordenadas 18°25.690'-18°29.059' de latitud Norte y 89°16.754'- 89°19.199' de longitud Oeste. Biogeográficamente se ubica en la región Neotropical, dentro de la provincia Biótica del Petén (Escalante *et al.* 1998) (Fig. 1). El clima que prevalece es Aw, es decir, cálido subhúmedo, con lluvias en verano de junio a octubre; pero también se presentan "nortes" y huracanes hasta noviembre y a veces en diciembre, los cuales aumentan la precipitación de forma irregular. Normalmente, la precipitación media anual varía de 1,100 a 1,400 mm. El mes más húmedo es típicamente septiembre, con un promedio de 182.2 mm y el mes más seco es generalmente marzo, con un promedio de 21.8 mm. La temperatura media anual es de 26° C, con una máxima de 42° C y una mínima de 12° C.

La región en general presenta características fisiográficas muy particulares, que es importante mencionar, para interpretar adecuadamente ciertos aspectos de la distribución de los diversos tipos de fragmentos. Formada por una gran extensión llana, sensiblemente plana y en partes ligeramente ondulada, presenta una ligera inclinación de sur a norte, con geoformas que van de 0 a 350 msnm. Constituye la zona más elevada del sur de Campeche, sin ser propiamente una sierra, pues tanto en sus porciones laterales como en su porción interior más alta, la superficie del suelo es relativamente plana (Miranda 1958 a).

Esta zona se caracteriza por la presencia de "bajos", que son terrenos casi planos, extensos y delimitados por otros más altos. Presentan suelos con escasa permeabilidad, por lo que el agua de lluvia y las aguas superficiales provenientes de los terrenos más altos que desembocan en ellos se acumulan como una lámina generalmente poco profunda, inclusive por diversos periodos y en ocasiones por largas temporadas. Los bajos suelen formarse como resultado de relleno de cuencas de sedimentación producidas por ligeras ondulaciones preexistentes de las calizas, que en algunas ocasiones pueden ser debidas a pequeños plegamientos (Miranda 1958 a).

Debido a la constitución calcárea de los suelos, el drenaje y la superficie casi plana del terreno, el régimen hidrológico es controlado por la cantidad y distribución de la precipitación pluvial, evapotranspiración de la vegetación y de las masas de agua, de modo que se ha denotado una escasez o ausencia de escurrimientos superficiales en forma de ríos (Miranda 1958 a). Existen escurrimientos superficiales de agua de lluvia, creando arroyos temporales que desembocan en cuencas de sedimentación más o menos cerradas, formando así lagunas temporales o aguadas que se inundan periódicamente. La mayor parte del agua de lluvia se infiltra por las calizas o bien a través de grietas o fracturas, constituyendo así corrientes subterráneas muy comunes en esta región, dándose el caso de formación de grandes mantos freáticos.

Procedentes del Mioceno y Pleistoceno, las rocas calcáreas constituyen la geología de esta región, formando una planicie de origen marino. Estas rocas constituidas por estratos de caliza compacta, subcristalina en ocasiones, forman espesos mantos de un material calizo granuloso y mal cementado, de color blanquecino, conocido con el nombre maya de "sahkab" (Miranda 1958 a).

La zona de estudio queda comprendida dentro de la formación Icaiché, constituida por calizas blancas con intercalaciones de margas y yeso. Son rocas de origen lacustre, a menudo con dolomitas anhidricas y silicificadas, que se distinguen de las rocas eocénico-paleocénicas por la presencia de yeso (Miranda 1958 a, Flores y Espejel 1994).

Los suelos, en su mayoría calcáreos, son delgados y pobres por la fuerte lixiviación que sufren por las lluvias y las altas temperaturas. Las unidades de suelo más comunes son las rendizinas líticas y otras rendizinas que se relacionan con las series Tzek'el y Pustlu'um denominados así en la terminología maya. Estas unidades se localizan con más frecuencia en las partes altas, presentando una coloración oscura que varía de café a negro y rojizo, con alto contenido de arcillas y materia orgánica, abundante pedregosidad caliza y buen drenaje. Son suelos ricos en calcio y magnesio. En general son suelos someros y su espesor varía de 10 a 30 cm. Su productividad es baja y generalmente no presentan extensiones continuas (Miranda 1958 a, MSSC 1994, Flores y Espejel 1994).

Vegetación. La Selva Mediana Subperennifolia se extiende en la mayor parte de la zona de estudio; presenta una altura que varía de 15 a 25 m y su composición florística es compleja. Del 25 al 50% de sus componentes pierden sus hojas en el período de secas. Los árboles alcanzan un diámetro a la altura del pecho (DAP) menor que los de la Selva Alta Perennifolia, aún cuando se trata de las mismas especies, esto debido posiblemente al tipo de suelo y su profundidad (Miranda 1958 b, MSSC 1994, Flores y Espejel 1994). Se distinguen tres estratos arbóreos, de 4 a 12 m, de 12 a 22 m y de 22 a 35 m. Formando parte de los estratos (especialmente del bajo y del medio) se encuentran las palmas *Sabal yucatanica* (guano yucateco) y *Sabal mexicana* (guano kum) según Flores y Espejel (1994).

Estudios recientes han registrado hasta 138 especies arbóreas donde destacan por su representatividad dentro del estrato de 22 a 35 m: *Manilkara zapota* (chicozapote), *Swietenia macrophylla* (caoba), *Brosimum alicastrum* (ramón), *Bucida buceras* (pucté), *Pimenta dioica* (pimienta), *Talisia olivaeformis* (huaya), *Vitex gaumeri* (ya'axnik), *Lonchocarpus castilloi* (machiche) y *Ceiba pentandra* (ceiba). En el estrato medio dominan: *Bursera simaruba* (chacá rojo), *Metopium brownei* (chechén negro) y *Piscidia piscipula* (jabín). Otras especies importantes son: *Cedrela odorata* (cedro), *Dendropanax arboreus* (chacá blanco), *Platymiscium yucatanum* (granadillo), *Pseudobombax ellipticum* (amapola) y *Swartzia cubensis* (katalox), (Miranda 1958 b, MSSC 1994).

Asimismo, es posible encontrar bejucos trepadores entre los que destacan los géneros *Chamissoa*, *Combretum*, *Dalbergia* y *Desmoncus*, y diversas Bignoniáceas. La composición del sotobosque es muy variada y cambia según influencias climáticas y edáficas. Sin embargo, destacan por su importancia géneros tales como *Anona*, *Ardisia*, *Chamaedorea*, *Cryosophilla*, *Crofton*, *Pimenta* y *Piper*, por mencionar sólo algunos.

Los árboles de la selva baja subperennifolia o ak'alche' varían entre 5 y 15 m de altura y el diámetro del fuste no sobrepasa por lo general 50 cm, el cual con frecuencia es retorcido a corta altura o desde la base del árbol. Del 25 al 50% de las especies que la componen pierden sus hojas en la época de secas. Este tipo de vegetación se encuentra por lo general en terrenos profundos, pero con drenaje deficiente, pudiendo existir en algunos casos árboles típicos de sabanas. Se encuentra generalmente en suelos vertisoles y entre las especies más representativas se tienen a *Bucida buceras* (pucté), *Bursera simaruba* (chacá rojo), *Cameraria latifolia* (chechén blanco), *Cordia dodecandra* (siricote), *Haematoxylum campechianum* (palo de tinto), *Manilkara zapota* (chicozapote), *Metopium brownei* (chechén negro) y *Piscidia piscipula* (jabín) (Miranda 1958 b, MSSC 1994).

En el estrato arbustivo los componentes son escasos, siendo los dominantes: *Bravasia tubiflora*, *Randia aculeata*, *Ouratea luscens*, *Rhacoma gaumeri* y *Myrciaria floribunda*. En el estrato herbáceo dominan: *Rhoeo discolor*, *Lasiacis ivaricata* y *Cladium jamaicensis*, así como una gran diversidad de epífitas, siendo las familias Bromeliaceae y Orchidaceae las más abundantes.

La vegetación secundaria o "acahuales", es decir, la vegetación establecida después de la remoción total o parcial de la

selva, con el objetivo de establecer cultivos agrícolas o pastizales, o bien producto de ciclones, fuegos o plagas, varía en composición según el tipo de suelo, el año en que ocurrió la remoción, el tiempo que tardó en establecerse la nueva vegetación, la causa, la altura y densidad (Miranda 1958 b, MSSC 1994).

Ejido 20 de Noviembre. En la década de los años 40, la mayor parte del sur del estado de Campeche era propiedad nacional y las áreas forestales estaban concesionadas a empresas extranjeras, quienes explotaron maderas preciosas en forma selectiva. Con el objetivo de fomentar la explotación chiclera y maderera, comienza en los 60's la colonización masiva de las selvas mediante la dotación de grandes extensiones de terrenos forestales a grupos campesinos (MSSC 1994).

Uno de los primeros ejidos Mayas que se constituyen en la región, sin olvidar que siglos atrás fue habitada por este grupo étnico, es precisamente el ejido 20 de Noviembre, fundado en 1974. Presenta características muy particulares, ya que sus fundadores y la mayoría de los habitantes son emigrantes del centro del Estado, en particular de la localidad de Dtzibachché. Otros ejidos de la región fueron fundados más recientemente, y el origen de sus habitantes es fuera de la Península, principalmente de los estados de Chiapas, Tabasco, Veracruz, Guerrero y Puebla, lo que lleva implícita una diversidad de tradiciones, costumbres, religiones y formas de uso del suelo (MSSC 1994).

El ejido 20 de Noviembre cuenta con una población total de 343 habitantes (184 hombres y 159 mujeres), integrados en 68 familias, donde la mayoría, además del español, habla el maya yucateco (INEGI 1996). Llevan a cabo como principales actividades: la agricultura manual, la extracción de madera, la apicultura, la reforestación y la extracción de chicle.

MÉTODOS

Durante julio de 1998 y hasta abril de 1999, se visitó un área aproximada de 24 km², seleccionándose 29 sitios inmersos en un mosaico del paisaje de selvas primarias, secundarias (en distintos estados sucesionales), fragmentos de vegetación, que aparecen dentro del ámbito de terrenos agrícolas y ganaderos (Fig. 1). Siendo los criterios de selección: la continuidad, el grado de alteración y la diversidad de usos; se designaron al menos cinco réplicas (sitios) para cada tipo de fragmento (selva, akalché, fragmento de selva aislado, corredores y potrero), excepto para los "acahuales" de 7 y 20 años, donde se muestreó únicamente un sitio de cada uno, ya que no se encontraron más fragmentos de ellos en la zona de estudio. Los sitios de estudio fueron recorridos por lo menos cuatro veces cada mes.

Sitios de Muestreo. Selva Primaria. La Selva Mediana Subperennifolia es la vegetación que caracteriza a este tipo de hábitat con un alto grado de conservación y conectividad. Se muestrearon cinco sitios que abarcan 42.5 Ha's representadas por:

a) Las Cabañas (18° 25.863' N, 89° 18.258' W) (14 Ha's); 1.8 Km S del poblado. Se encuentra rodeado al este y sur por selva relativamente bien conservada, al norte con selva con una franja de acahual de 4 años y al oeste por un acahual.

b) La Mensura (18° 26.283' N, 89° 16.754' W) (20 Ha's); 3.2 Km SE del poblado. Esta selva primaria representa una de las zonas continuas más extensas y bien conservadas del ejido. Se encuentra rodeado en todas direcciones por Selva Mediana Subperennifolia.

c) Reforestación (18° 27.550' N, 89° 18.166' W) (2.5 Ha's); 1 Km NE del poblado, recibe esta denominación porque la selva se encuentra pasando un sitio donde se llevó a cabo un programa de reforestación, hace algunos años. A pesar de que se encuentra muy cerca del ejido representa una zona de selva primaria continua.

d) Camino a Pucté (18° 28.39' N, 89° 18.803' W) (6 Ha's); 2.2 Km N del poblado, representa un fragmento de Selva Mediana Subperennifolia relativamente bien conservado, rodeado al norte y oeste por el bajo de Okol Uitz, y al este y sur por un acahual de tres años. Un quinto sitio de selva fue incluido dentro de este último y denominado "Después del apiario".

Selva Baja (Ak'alche'). La Selva Baja Subperennifolia es la vegetación que caracteriza a este tipo de hábitat con un alto grado de conservación y conectividad. Comprendidos en 57.6 Ha's, cinco sitios fueron muestreados:

e) Reforestación (18° 27.726' N, 89° 18.145' W) (7 Ha's); 1.8 Km NE del poblado. El bajo que se encuentra en este sitio es importante captador de agua anualmente, inmerso en un mosaico de selvas primarias y acahuales de 25 a 30 años. No son frecuentes grandes extensiones de los mismos en el ejido. Uno de sus extremos delimitado por una milpa fue considerado aparte como un quinto sitio de selva baja.

f) Rumbo a Dos Banderas (18° 25.690' N, 89° 17.222' W) (0.6 Ha's); 3.1 Km SE del poblado, un pequeño fragmento de Selva Baja caracteriza a este punto. Al norte se encuentra limitado por una corriente permanente y un mosaico de Akalché y Selva Mediana Subperennifolia; al sur y este por akalché que a su vez está limitado por un acahual de 3 años; y al oeste por un acahual de 4 años.

g) Okol Uitz (18° 28.518' N, 89° 18.891' W) (20 Ha's); 2.8 Km al NW del poblado, este bajo representa una de las

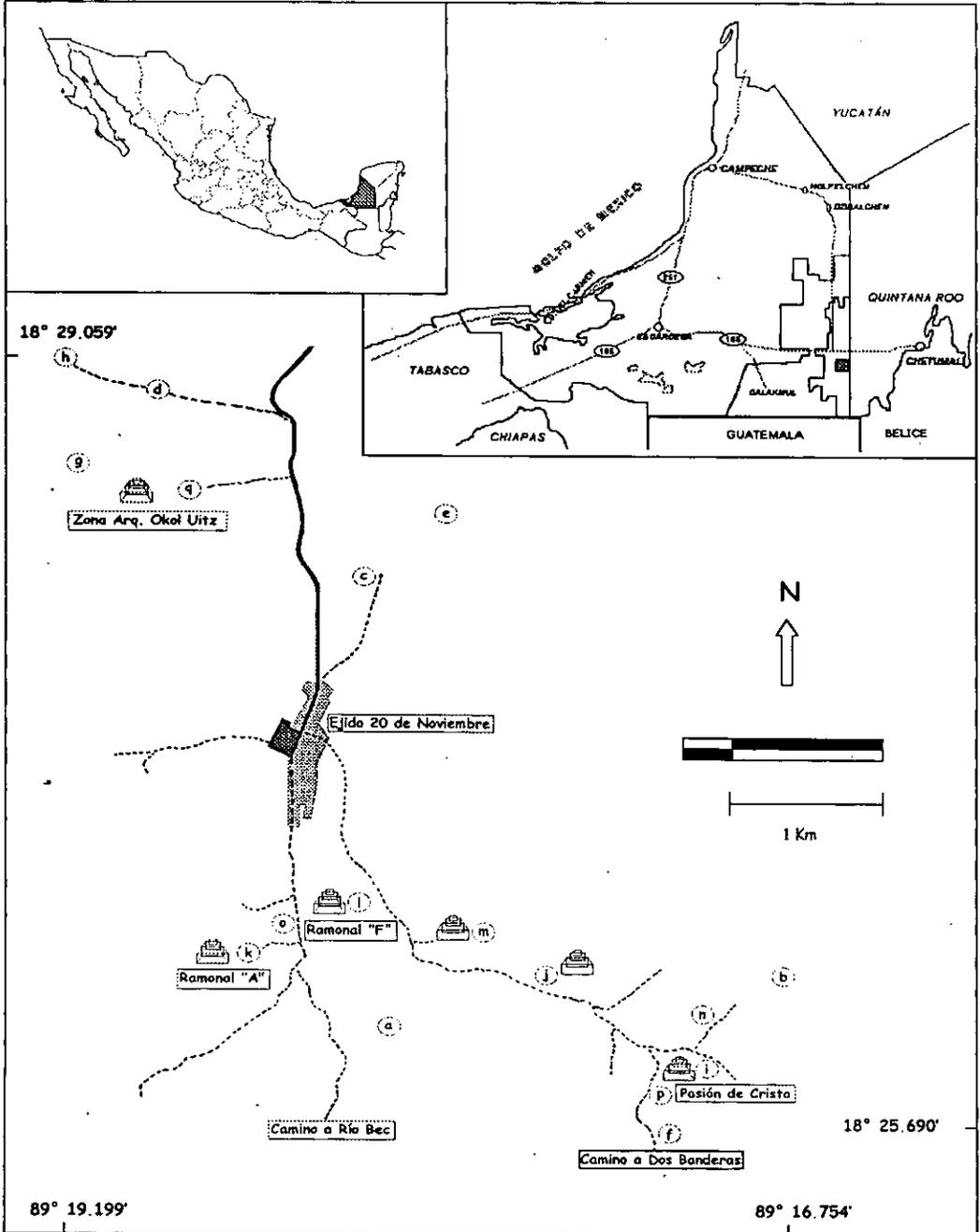


Figura 1. Ubicación y acceso a las localidades de muestreo.

zonas continuas más extensas y bien conservadas del ejido. Se encuentra rodeado en todas direcciones por Selva Baja.

h) **Apiario** (18° 29.059' N, 89° 19.076' W y 18° 28.849' N, 89° 19.199') (30 Ha's); 3.2 Km NW del poblado; representa la continuación del bajo de Okol Uitz.

Fragmento de Selva Aislado. Como la denominación lo explica, cinco sitios están constituidos por elementos de selva primaria, sin embargo, se caracterizan por estar aislados y rodeados en general de potreros. Un área total de 1.9 Ha's estuvo representada por:

i) **Pasión de Cristo** (18° 25.950' N, 89° 17.105' W) (1.2 Ha's); 3 Km SE del poblado. Este fragmento de selva primaria se enclava sobre las calizas de la Plaza Central, formando la llanura arqueológica del Grupo no. 2 (kakab). Se encuentra aislado de vegetación primaria e inmerso en un mosaico de acahuales en distintos estados sucesionales de reciente formación. Al norte colinda con un acahual de 3 años, al este por uno de 4 años, al sur por uno de 5 años y al oeste con una milpa trabajada desde hace dos años.

j) **Don Gonzalo** (18° 26.260' N, 89° 17.347' W) (0.36 Ha's); 2.1 Km SE del poblado; este fragmento de selva se encuentra situado cerca de un pequeño juego de pelota que aún no ha recibido nombre. Está rodeado al sur y este por un acahual de 5 años, y al norte y oeste por una milpa.

k) **Ramonal "A"** (18° 26.203' N, 89° 18.450' W) (0.16 Ha's); 1.3 Km SW del poblado, situado en el edificio "A" del grupo de estructuras Ramonal, presenta el estrato arbóreo dominado por *Brosimum allicastrum*, cuyo nombre común "ramón" la da nombre a este conjunto. Aislado de vegetación primaria, se encuentra rodeado por potreros.

l) **Ramonal "F"** (18° 26.500' N, 89° 18.254' W) (0.12 Ha's); 1 Km S del poblado, situado en el edificio "F" del grupo de estructuras Ramonal, presenta el estrato arbóreo dominado por *Brosimum allicastrum*, cuyo nombre común "ramón" la da nombre a este conjunto, así como *Bursera simaruba*. Aislado de vegetación primaria, se encuentra rodeado por potreros.

m) **José Caamal** (18° 26.202' N, 89° 17.925') (0.06 Ha's); 1.7 Km SW del poblado, aislado de vegetación primaria este pequeño fragmento se encuentra rodeado en todos sus puntos por acahuales de diferentes edades, al norte y oeste por uno de 8 años, al sur de dos años y al este por uno de 23 años.

Acahual de 7 años.

n) **El Corral** (18° 26.111' N, 89° 17.076' W) (1 Ha); 3 Km SE del poblado. Constituido en realidad por una franja de acahual de 7 años que corre paralelo al camino, es considerado como un sitio de descanso o reposo de distintas especies de aves que se mueven, ya sea por el borde a los pastizales o bien a la selva y fragmentos de la misma. Aislado de vegetación primaria, colinda al sur con un chilar recientemente abierto, al este y oeste con un pastizal y acahual de 2 años, al norte con un acahual de 12 años. El estrato arbóreo alcanza escasamente los 6 u 8 metros de altura.

Corredor de Vegetación. A lo largo de caminos se ubican corredores de vegetación con árboles entre 20 y 25 metros, que interconectan sitios primarios. Se muestrearon seis sitios, tres de ellos ubicados rumbo a Río Bec son similares en su estructura al corredor de Don Fausto y otro más, es similar al acahual de 7 años. Estos cuatro últimos sitios, en conjunto

quedan comprendidos en un área de 1.7 Ha's.

o) Don Fausto (18° 26.504' N, 89° 18.472' W) (0.4 Ha's); situado a 1.1 Km S del poblado. Este corredor se extiende a lo largo del camino y se encuentra rodeado por potreros y acahuales de 4 a 5 años.

p) Rumbo a Dos Banderas (18° 25.879' N, 89° 17.227' W) (0.3 Ha's); 2.8 Km SE del poblado. Este corredor representa un punto importante de descanso para algunas aves, ya que se encuentra rodeado de pastizal al este, oeste y sur. Al norte colinda con un acahual de 12 años.

Acahual 20 años.

q) Okol Uitz (18° 27.990' N, 89° 18.769' W) (6 Ha's); 1.3 Km NW del poblado, situado en la Zona Arqueológica que lleva su nombre. El estrato arbóreo está constituido principalmente por un denso bosque de *Nectandra salicifolia*, de entre 5 y 10 m de altura, donde llegan a posarse grandes parvadas de loros y pericos. Colinda al norte, este y oeste con un bajo de grandes dimensiones y al sur y suroeste con un acahual de 20 a 22 años con una pequeña zona de quemadal, donde predomina la presencia de *Pteridium sp.* El borde oeste, que se eleva a unos 0 msnm, colinda con una franja de Selva Mediana Subperennifolia bien conservada, que se ve interrumpida por el bajo antes mencionado. La zona actualmente está siendo mantenida por el INAH (Instituto Nacional de Antropología e Historia), por lo que no existen los estratos arbustivo y herbáceo, excepto en bordes y quemadal.

Potreros. Seis sitios fueron muestreados a lo largo del año. Rodeados de acahuales jóvenes, en general presentan la misma matriz circundante, aunque algunos se ubicaron cerca de o limitando sitios ya descritos anteriormente. Dos sitios se ubican cerca del corredor de Don Fausto; uno más, cerca del fragmento de Don Gonzalo. Un cuarto potrero se localizó camino a Ramonal "A", un quinto sitio cerca del poblado y un último sitio se localizó en la entrada de la zona arqueológica de Okol Uitz.

A lo largo del estudio se observó que en los fragmentos se presentaron tres especies de plantas fructificando. Sus frutos fueron atractivos para las aves, por sus características de coloración, tamaño y forma, por lo que fueron consideradas ornitorcas, es decir, que son consumidas por aves. Por lo anterior, se realizaron observaciones focales a árboles de *Nectandra salicifolia*, *Dendropanax arboreus* y *Bursera simaruba*, en distintos meses dependiendo de la fructificación de cada especie. Una cuarta especie (*Trema micrantha*) representó una opción estacional, característica de márgenes de potreros (ver Apéndice I).

Observaciones focales. Durante un máximo de media hora se observó un individuo de la especie fructificando, registrándose la presencia de las aves que llegaron a éste. Los árboles fueron observados entre las 6:00 y las 11:00 a.m. En algunos casos se tomaron en cuenta observaciones casuales, esto es, registros fuera de los fragmentos con el objeto de ampliar o completar el estudio. Por cada ave que visitó el árbol se anotó la hora de llegada y de salida; el código de la especie (formado por la primera y segunda letra del género y la especie); si hubo o no interacción con los frutos. Se determinó que una interacción fue positiva cuando el ave tragó el fruto, considerándose como potencial dispersor; por el contrario fue negativa si el ave exprimió, trituró o picó únicamente los frutos, por lo que se consideró un depredador. Se estimó el número de frutos consumidos cuando fue posible y el tiempo de permanencia en el árbol.

Finalmente, se establecieron observaciones generales, como conducta a la hora del avistamiento (e.g. perchando,

cortejo), forrajeo en grupos monoespecíficos o en bandadas mixtas y con cuales especies, o bien si hubo interacciones interespecíficas o intraespecíficas, ya sean de defensa de territorio, agresión o evasión y en el caso en que se desplazara para comer el fruto en otro lugar, la distancia recorrida.

Morfometría y calidad nutricional de los frutos. Se recolectaron tres ejemplares botánicos de cada una de las especies, que fueron determinados por especialistas de los herbarios de: la Universidad Autónoma de Campeche (MBM) y del Instituto de Ecología, A.C. de Jalapa (XAL), instituciones donde fueron depositados.

Por otro lado, se colectaron frutos maduros de un individuo de cada especie de planta en los diferentes tipos de fragmentos. Los frutos fueron recolectados al cortar ramas de árboles no observados y se les tomaron medidas morfométricas de largo y ancho. El largo fue considerado como la distancia desde el punto donde se une el pedúnculo que sostiene el fruto hasta la parte contraria del mismo; el ancho se tomó como la medida horizontal más larga y perpendicular a la línea longitudinal que atraviesa el fruto de un lado a otro (*sensu* Ortiz-Pulido 1994). Se realizó una prueba de ANOVA de una vía y pruebas de "t" de Student, para establecer diferencias en el tamaño de los frutos entre los fragmentos.

Finalmente, para su transporte y posterior análisis químico, los frutos fueron congelados. Una vez en el laboratorio de la Unidad de Biotecnología y Prototipos de la Escuela Nacional de Estudios Profesionales, plantel Iztacala (ENEP-Iztacala) y en el Laboratorio Lloyd Mexicano, se secaron y molieron las muestras. Se realizaron análisis bromatológicos, para establecer el contenido de los nutrientes. La valoración química de las proteínas, que expresa el nitrógeno por ciento, o sea el "nitrógeno protéico total" fue obtenida por el método de micro-Kjeldahl (ver Osborne 1986). El porcentaje de carbohidratos utilizables o aprovechables total se determinó por el método manual de la antrona de Clegg (ver Less 1988). Por último el porcentaje total de lípidos se estableció por el método de lavado en éter de petróleo (*com. pers.* López, 1999).

ANÁLISIS DE DATOS

Uso del recurso fruto en los diferentes tipos de fragmentos. Distribución de frugívoros. Básicamente se realizaron análisis descriptivos para contrastar la distribución de las aves en los diferentes fragmentos. Se tomó la riqueza como el número de especies frugívoras encontradas en cada fragmento.

Se empleó el índice de diversidad de Shannon (H') que se basa en la abundancia proporcional de las especies, para facilitar la comparación con otros estudios. Este índice constituye un índice de heterogeneidad porque combina tanto la equitatividad como la riqueza de las especies (Magurran, 1987). Para comparar los índices encontrados en los distintos fragmentos, Magurran (1987) menciona el método de Hutchesson, que emplea una prueba de "t de Student" definida por la fórmula:

$$t = \frac{H'1 - H'2}{(\text{Var } H'1 + \text{Var } H'2)^{1/2}}$$

donde: H'1 = índice de diversidad del fragmento 1

H'2 = índice de diversidad del fragmento 2

Var H'1= varianza del índice de diversidad del fragmento 1

Var H'2= varianza del índice de diversidad del fragmento 2

a su vez la varianza fue definida por la fórmula:

$$\text{Var } H' = \frac{\sum p_i (\ln p_i)^2 - (\sum p_i \ln p_i)^2}{N} - \frac{S - 1}{2 N^2}$$

Abundancia de especies. Se comparó la abundancia relativa de las especies únicamente entre cinco fragmentos (selva, akalché, fragmento aislado, acahual de 20 años y corredores), debido a que se contó con un esfuerzo de muestreo similar o igual, descartando el acahual de 7 años y los potreros por haber una diferencia en las horas de observación.

Para establecer si hubo diferencias en las frecuencias de las especies de aves entre fragmentos, y entre dispersores y depredadores en los fragmentos, se estableció una tabla de contingencia. Se resolvió por un modelo lineal generalizado, con error Poisson y liga logarítmica, seleccionando el mejor modelo comparando con respecto a la media (Mc Cullagh y Nelder 1989). Se consideró que hubo diferencias significativas si el valor absoluto de "t de Student" obtenido fue mayor de 2. Al graficar, en exponencial, la media obtenida, los límites inferior (LIC) y superior (LSC), se observaron diferencias significativas entre especies si no se sobrelapan sus cuartiles. Los datos fueron analizados en S-PLUS (Student Edition 4.5, Brooks/Cole Publishing Company, 1999).

El coeficiente de similitud se calculó, comparando las abundancias relativas de los siete tipos de fragmentos usando el índice de cuerda o distancia de cuerda (CDR) que considera las proporciones relativas de las especies y le da menor importancia a las cantidades absolutas. Un coeficiente de 0 indica que dos sitios son esencialmente idénticos, por el contrario, un índice de 1.41 indica que los fragmentos son disímiles. Los índices se obtuvieron a través del programa Statistical Ecology de Ludwig y Reynolds (1988). Para apreciar de una manera sencilla las relaciones entre uno u otro hábitat, determinadas por la abundancia de las aves frugívoras, se graficaron mediante un dendrograma de similitud.

Se acumularon una serie de registros del tiempo que les llevó a las aves encontrar los frutos en los diferentes fragmentos. Se tomaron en cuenta registros de todas las aves que arribaron a los árboles (hayán o no comido algún fruto), empleando el "tiempo útil", es decir, el tiempo en el que ocurre un evento de consumo de un fruto. Se compararon las diferencias entre los fragmentos, mediante un análisis de sobrevivencia o análisis del tiempo de fracaso (FTA, por sus siglas en inglés; ver Pyke y Thompson 1986, Muenchow 1986). Donde la sobrevivencia está definida, como la probabilidad de que en una visita de un ave ocurra un evento de consumo de un fruto antes de un tiempo determinado, en este caso antes de 30 minutos. Se usó una prueba de Wilcoxon para establecer si hubo diferencias entre las curvas obtenidas, es decir, si hay diferencias en el tiempo hasta el cual arribando las aves ocurre un evento de consumo entre los fragmentos. Los análisis fueron hechos en JMP (SAS, Institute Inc. 1986-1996).

Con respecto al tiempo de permanencia de las aves en los árboles y el número de frutos consumidos, sólo se observaron diferencias para *Nectandra salicifolia* y *Bursera simaruba*, pues para los frutos restantes (*Dendropanax arboreus* y *Trema micrantha*) no se contó con información suficiente para hacer las iteraciones. Se ajustó un modelo lineal generalizado detallado anteriormente.

Interacciones Plantas-Aves. Para establecer la importancia mutua o de dependencia de cada interacción, se construyó una matriz de interacciones (*sensu* Jordano 1984, 1987). Tomando como base la teoría de redes tróficas, donde los conjuntos $m=1, 2, \dots, i$ especies de plantas y $n=1, 2, \dots, j$ especies de aves presentan un máximo de relaciones entre ellas ($m \times n$). De tal forma que $S=m+n$, es el número total de especies en el sistema. Para indicar el grado de relación existente entre ambos conjuntos (m y n) es decir la conectancia, se obtuvo el número de interacciones reales (suma donde se registró una relación interespecífica mutualista) dividida entre el número máximo de interacciones, expresada en porcentaje. Por otro lado, se realizaron análisis descriptivos de las interacciones entre cada una de las plantas y las aves en los fragmentos. Para observar diferencias en el tiempo de arribo de las aves entre fragmentos, se emplearon curvas de sobrevivencia mencionadas anteriormente.

RESULTADOS

Una parte importante de la avifauna de la zona de estudio (28.57% del total de las especies observadas) consumió frutos dentro de su dieta a lo largo del año. Durante 185 días de trabajo de campo, se registraron un total de 60 especies de aves frugívoras, pertenecientes a 15 familias, que recurrieron a árboles fructificando en siete tipos de fragmentos. De éstas, 43 son residentes (tres son cuasiendémicas) correspondiendo así al grupo más abundante; once son migratorias, cuatro transitorias y, constituyendo el grupo menos abundante, se tiene a dos residentes de verano (Apéndice II).

De un total de 1,280 individuos que arribaron a los árboles correspondieron: 1,063 a potenciales dispersores (aves que consumieron o tragaron los frutos) y 217 observaciones restantes pertenecen a aves que destruyeron la semilla durante la ingestión o bien sólo comieron el arilo.

Se incluyeron observaciones de especies frugívoras estrictas (e.g. *Trogon melanocephalus*, *Ramphastus sulfuratus*), así como de especies oportunistas (e.g. *Dendroica magnolia*, *Megarynchus pitangua*) y aves depredadoras (e.g. *Amazona xatholora*, *Pheucticus ludovicianus*). De acuerdo a la manipulación del fruto y/o semilla se consideró que 40 especies (66.7%) son potenciales dispersoras, 15 (25%) depredadoras y cinco (8.3%) actuaron como dispersoras-depredadoras, esto es, se hicieron observaciones ingiriendo el fruto y otras donde depredaron las semillas; tal es el caso de: *Celeus castaneus*, *Cyanerpes cyaneus*, *Cyanocorax morio*, *Icterus dominicensis* e *Icterus gularis* (Apéndice II).

En el área de estudio, que abarcó en total 111.4 Ha's, se realizaron observaciones en 125 árboles con frutos (50 de *Nectandra salicifolia*; 12 de *Dendropanax arboreus*; 46 de *Bursera simaruba* y 17 de *Trema micrantha*) para realizar un total aproximado de 500 horas de observación.

Uso del recurso fruto en los diferentes tipos de fragmentos: distribución y abundancia de frugívoros.

Distribución. De acuerdo a los resultados, la mayoría de las especies de aves se distribuyeron en corredores y fragmentos de selva aislados, representando las alternativas más usuales de los frugívoros, pues juntos albergan el 75% del total de las especies frugívoras (45 especies, compartiendo 31 de ellas). Por el contrario, en sitios más conservados, como las selvas y los akalchés, se distribuyeron en conjunto 38 especies, pero únicamente 12 frugívoros son comunes entre ellos. El número de especies que recurrieron a los diferentes hábitats varió de 12 especies en el acahual de 7 años a 40 especies en los corredores. Estas diferencias observadas se deben en parte al esfuerzo de muestreo (Tabla I).

Tabla I. Riqueza y abundancia de aves frugívoras distribuidas en siete tipos de fragmentos.

	Selva		Akalché		Fragmento		Acahual 20		Corredor		Acahual 7		Potrero	
	Spp	N	Spp	N	Spp	N	Spp	N	Spp	N	Spp	N	Spp	N
Dispersoras	25	206	16	71	32	309	24	67	35	324	10	31	14	67
Depredadoras	5	22	5	6	4	53	7	38	5	33	2	2	5	51
Total	30	228	21	77	36	362	31	106	40	367	12	33	19	118
Aves / hr. obs.		2.1		1.01		3.1		1.7		3.9		-		-
Aves/ Ha		5.4		1.3		190.5		17.7		150.		-		-
										3				

En términos de la distribución de las aves según su estatus de residencia, la mayor riqueza de aves residentes ocurrió en los corredores (27 especies), en contraste en el acahual de 7 años se distribuyó la menor riqueza con un total de 10 especies residentes. Nueve especies, fue la riqueza máxima de migratorias encontrada en los fragmentos, acahual de 20 años y en los corredores, por el contrario únicamente dos especies migratorias prefirieron alimentarse en el acahual de 7 años (Apéndice II).

Vireo flavoviridis y *Myiodynastes luteiventris* no fueron registradas en las selvas, el acahual de 7 años y en los potreros. Ambas fueron observadas en los fragmentos, y una u otra consumió frutos en los akalchés, el acahual de 20 años y los corredores. Por último, las selvas y los corredores son los más ricos en especies transitorias (3 de las 4 especies); seguidos de los fragmentos y el acahual de 20 años con 2 especies transitorias, en contraste ninguna de ellas fue observada en el acahual de 7 años. *Vermivora peregrina* sólo consumió frutos en los potreros.

Respecto a la distribución de las aves según su tipo de interacción con el fruto (dispersor o depredador), fue en los corredores donde se presentó la mayor riqueza de especies dispersoras (35 especies) y en el acahual de 7 años la menor, con tan sólo 10 especies (Tabla I). Con respecto a los depredadores, fue en el acahual de 20 años donde recurrió el mayor número de ellos (7 especies), en contraste en el acahual de 7 años sólo consumieron dos especies de frugívoros depredadores (Tabla I).

A lo largo del año hubo una variación estacional en la presencia mensual de las especies frugívoras (ver Apéndice III). Abril fue el mes en el que el mayor número de especies consumieron algún fruto, un total de 41 especies de aves representaron el 68.3% del total de las especies registradas, seguido muy de cerca por el mes de octubre con 37 especies. En contraste, los meses de julio y diciembre presentaron la menor riqueza, con tan sólo tres y cinco especies detectadas respectivamente. Estas diferencias observadas se deben en parte al esfuerzo de muestreo.

Debido a la residencia de las aves, las especies residentes estuvieron presentes todos los meses, la riqueza de ellas varió 3 a 29, en los meses de julio y abril respectivamente. La mayor riqueza de especies migratorias estuvo presente en el mes de abril, seguido de los meses de octubre y marzo, en ambos meses ocho especies migratorias se alimentaron en el área de estudio. No así las transitorias, pues sólo se registraron en septiembre y octubre (3 especies) y en noviembre únicamente *Vermivora peregrina* permaneció un poco más de tiempo antes de continuar su viaje hacia el sur. Las dos especies residentes de verano se registraron exclusivamente en el mes de abril, ya que comenzaron a arribar a la zona de estudio.

Concerniente a la diversidad, es en los corredores donde las aves tienen la más alta diversidad, expresando un índice de 3.21 y la más baja diversidad en el acahual de 7 años con un índice de 2.19 (Tabla II). Al comparar la diversidad entre cada par posible de combinación, la diversidad de aves encontradas para cada tipo de fragmento no difirió estadísticamente sólo en cinco casos: la selva y akalché; selva y fragmento; akalché y potrero; fragmento y acahual 20 años; acahual 20 años y corredor. En el resto de las combinaciones hubo diferencias significativas (pruebas pareadas de *t* de Student, $P < 0.05$). En cuanto a la equitatividad de las especies en cada tipo de fragmento, el acahual de 20 años presentó el mayor índice (0.89) y las selvas presentaron el menor índice (0.82) (Tabla II).

En otro sentido, la mayoría de las especies tienden a alimentarse en uno o dos tipos de fragmentos, por lo que se consideraron especialistas a las aves asociadas a un hábitat, tal como *Columba speciosa*, *Hylophilus decurtatus* y

Cyanocorax yucatanicus, únicamente observadas en selvas; *Aulacorhynchus prasinus*, *Amazona xantholora* y *Dendroica petechia* que sólo comieron en el acahual de 20 años, o bien *Cyanocompsa cyanoides* y *C. parellina* que únicamente se alimentaron de frutos en los akalchés. En los corredores se advirtió únicamente a *Icterus mesomelas*. *Leptotila verreauxi*, *Cardinalis cardinalis* y *Vermivora peregrina* emplearon particularmente los potreros para alimentarse (Apéndice II).

Tabla II. Índices de Diversidad y equitatividad para cada tipo de fragmento.

	H'	E
Corredor	3.21 a	0.87
Acahual 20 años	3.07 a, b	0.89*
Fragmento	2.97 b, c	0.83
Selva	2.81 c, d	0.82
Akalché	2.67 d, e	0.88
Potrero	2.52 e	0.85
Acahual 7 años	2.19 f	0.88

* Señala el índice más alto.

Catorce especies se desplazaron y alimentaron en dos hábitats, nueve especies prefirieron tres sitios, ocho especies frugívoras consumieron en cuatro tipos de fragmentos, a éstas últimas ya se les consideró generalistas. Únicamente *Pheucicus ludovicianus* se le observó consumiendo frutos en los siete tipos de hábitats (Apéndice II).

Abundancia. El 56.2 % del total de los individuos está presente en los corredores y fragmentos de selva aislados, en conjunto. El número de aves frugívoras observadas en los fragmentos varió de 33 individuos en el acahual de 7 años hasta 362 en los fragmentos de selva aislados (Tabla I). Esta variación es explicada en parte por el esfuerzo de muestreo. Por lo anterior, sólo se consideraron 1,129 observaciones para estimar las diferencias entre cinco tipos de fragmentos (no se consideran los registros del acahual de 7 años y los potreros, como se mencionó en los métodos). Las diferencias entre los sitios son significativas (MLG; $|t| > 2$; $P < 0.05$), mientras que en los fragmentos de selva aislados es mayor la abundancia con respecto al promedio de aves frugívoras observadas, en los akalchés y en el acahual de 20 años es menor. El promedio de los frugívoros en la selva y en los corredores no es significativamente diferente a la media general (MLG; $|t| < 2$; $P > 0.05$; NS).

Diferencias entre la abundancia de especies dispersoras y depredadoras en los fragmentos, solo son significativas en los akalchés (MLG; $|t| > 2$; $P < 0.05$), donde se esperaría encontrar 33.5% menos depredadores que dispersores. La abundancia de dispersores y depredadores en los sitios restantes no varían significativamente de la media general.

Cuando se buscó la iteración en la abundancia de cada una de las especies entre los fragmentos, no se estimaron las frecuencias esperadas para todas las aves, por lo que exclusivamente se aprecian diferencias significativas de manera global para quince especies (MLG; $|t| > 2$; $P < 0.05$) (Fig. 2). Así, las abundancias del 25% del total de las especies, están por encima del promedio general, variando entre el 180.8% más, como fue el caso de *Cyanocorax morio*, o sobrepasando hasta el 758.3% como en *Vireo flavifrons*.

En particular, dos especies fueron las aves frugívoras más frecuentemente observadas, pues conformaron el 26.13% del total de los registros: *Vireo griseus* fue 2,357.7% más abundante que el promedio total de las aves advertidas en la zona de estudio. Así mismo, *Tityra semifasciata* es la segunda ave más común, siendo 1,026.8% más abundante que el promedio

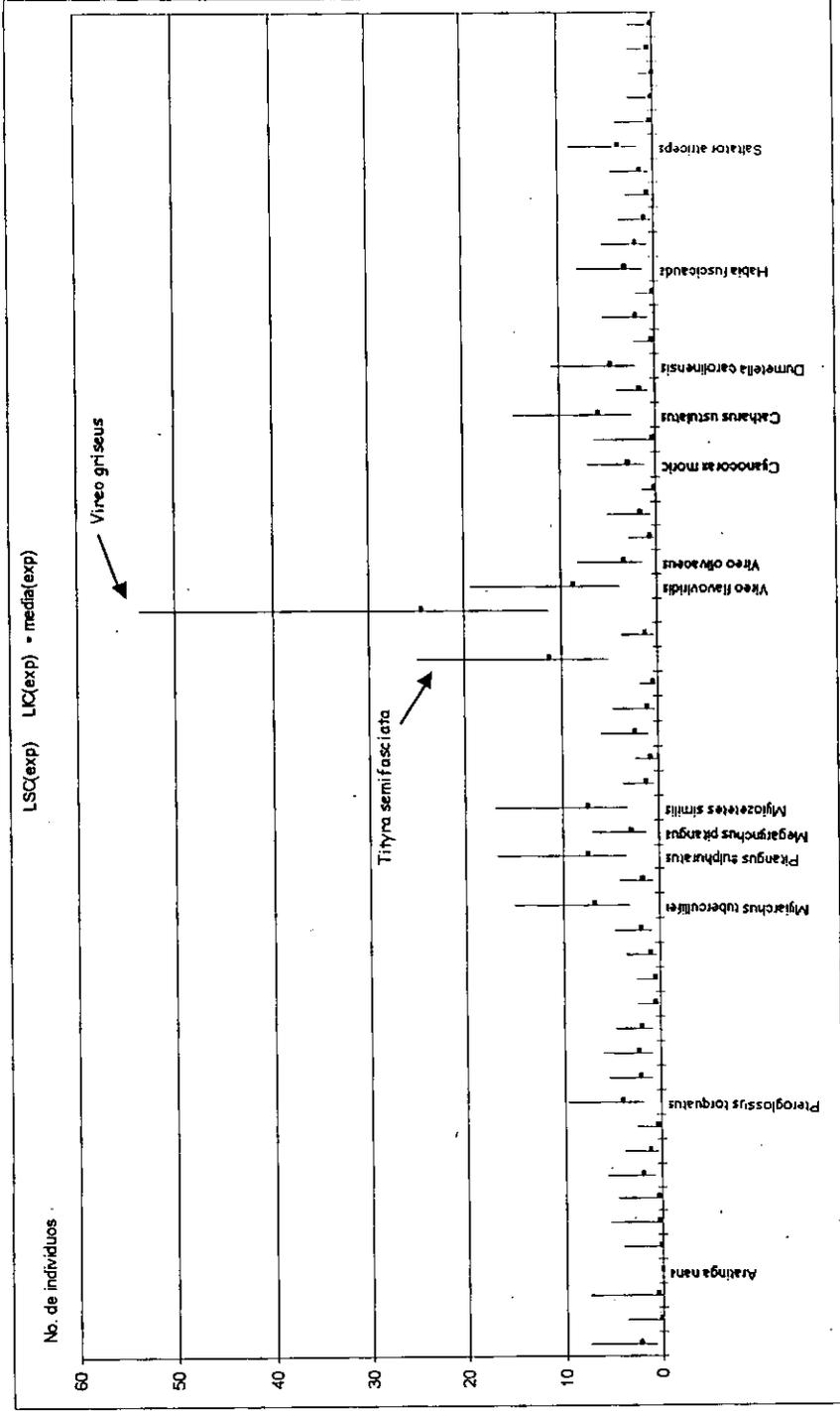


Figura 2. Abundancia relativa de las especies frugívoras de la zona de estudio.

general. A pesar de lo anterior, la diferencia entre las abundancias de estas dos especies no es significativamente diferente (Fig. 2). En los akalchés y corredores, *Vireo griseus* fue el ave más abundante (40 y 16 individuos en total, respectivamente), pero no así en las selvas y en los fragmentos de selva aislados, pues *Tityra semifasciata* fue el ave más reincidente (54 y 59 individuos en total, respectivamente) (Apéndice IV).

La abundancia relativa de *Pteroglossus torquatus*, considerado como frugívoro estricto, fue menor significativamente a la de *Vireo griseus*, pero no fue así cuando se compara con *Tityra semifasciata* o *Dumetella carolinensis* (Fig. 2). Se apreciaron diferencias en *Vireo griseus* con respecto a *Vireo olivaceus*, no obstante con *Vireo flavoviridis* no fue el caso.

Con respecto a los depredadores de semillas, únicamente la abundancia de *Aratinga nana* fue significativamente menor que el promedio general en todos los sitios (MLG; $|t| > 2$; $P < 0.05$) Fig. 2). Sin embargo, *Amazona xantholora* fue el depredador más común del acahual de 20 años (14 individuos en total). *Amazona albifrons* constituye el depredador de semillas más abundante de las selvas, de los fragmentos de selva aislados y de los corredores; encontrándose en total, desde 12 individuos hasta 45 destruyendo semillas, generalmente conformando grupos monoespecíficos de entre 10 y 15 individuos alimentándose en un mismo árbol (Apéndice IV).

En el potrero nuevamente un depredador de semillas es la especie más abundante, *Aratinga nana*, con hasta 26 individuos en total. Por otro lado, la urraca café *Cyanocorax morio* es la especie más abundante en el acahual de 7 años (en total de 10 individuos) (Apéndice IV).

Tomando en cuenta el número de individuos de las especies frugívoras encontrados en los diferentes tipos de hábitats, se observa que la composición de la comunidad de aves frugívoras fue más similar entre los fragmentos y corredores, teniendo un índice de cuerda CDR= 0.51, seguido por las selvas y los fragmentos cuyo valor esta dado por CDR= 0.61. En contraste, la selva y el potrero son los sitios más disímiles con un índice de 1.33, seguido de los acahuales de 20 y 7 años con un índice de 1.32 (Tabla III).

Tabla III. Índices de similitud entre cada par posible de comparaciones entre fragmentos.

	Selva	Akalché	Fragmento	Acahual 20	Corredor	Potrero
Akalché	0.87					
Fragmento	0.62	1.00				
Acahual 20	1.05	1.04	1.03			
Corredor	0.77	0.85	0.51*	1.03		
Potrero	1.33	1.25	1.29	1.16	1.23	
Acahual 7	1.29	1.25	1.14	1.32	1.04	1.22

* indica el valor más alto de similitud entre fragmentos

En este mismo sentido, se observa que al realizar un análisis de cúmulos o dendrograma de similitud, se forman dos grupos bien diferenciados: uno constituido por los fragmentos de selva aislados, corredores y selvas, donde nuevamente los corredores y fragmentos son los sitios más relacionados. Un segundo grupo lo constituyen el resto de los sitios, siendo el acahual de 20 años y los potreros quienes presentaron abundancias muy similares. Finalmente el sitio con la menor abundancia fue nuevamente el acahual de 7 años (Fig. 3).

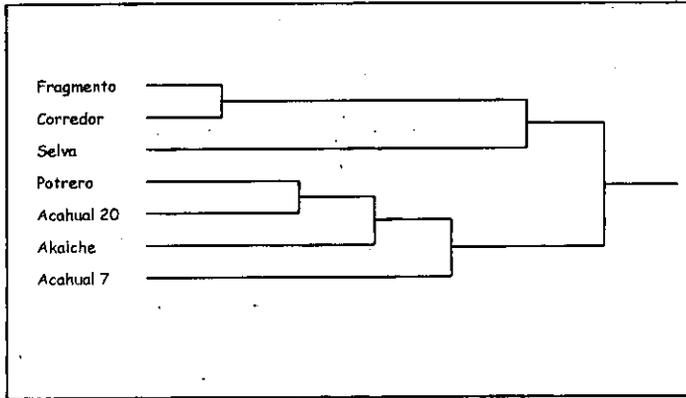


Figura 3. Dendrograma de similitud entre los diferentes fragmentos.

En términos de densidad, se observó que en los fragmentos de selva aislados y corredores es mayor la densidad de aves frugívoras observadas por hectárea (190.5 y 150.3 respectivamente) que en el resto de los sitios (ver *Tabla I*). En adición, se aprecia una diferencia en el promedio de aves observadas por hora entre los fragmentos, siendo nuevamente en los corredores y fragmentos de selva aislados donde proporcionalmente se observaron más aves comiendo frutos que en otros sitios; variando de 1.01 (aves por hora) en los akalchés a 3.9 aves en los corredores (*Tabla I*).

Al considerar el tiempo que les llevó a las aves encontrar los frutos, se encontró que al menos el 50% de los frugívoros que recorren a los corredores a consumir frutos, ya sea como parte fundamental de su dieta o como complemento de la misma, se presentan en los primeros 17.5 minutos; asimismo, en los fragmentos de selva aislados se postergaron aproximadamente 23 minutos (Wilcoxon, $\chi^2 = 80.8671$, g.l. = 5; $P < 0.05$) (*Fig. 4*). Hay una diferencia entre las curvas, lo que sugiere que las aves perciben los frutos primordialmente en corredores y fragmentos aislados. En contraste, en los otros tipos de hábitats les llevó más tiempo encontrar los frutos (*Fig. 4*).

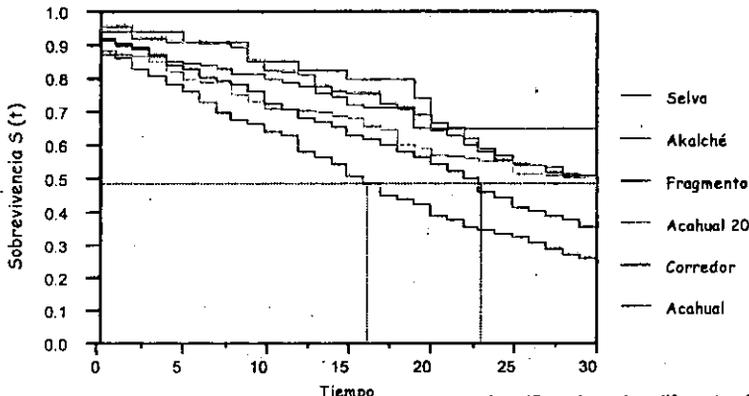


Figura 4. Tiempo transcurrido hasta un evento de consumo en árboles fructificando en los diferentes fragmentos.

Las especies que recurren a los fragmentos de selva aislados permanecen 30.3% menos tiempo en ellos a diferencia del resto de los hábitats (MLG; $|t| > 2$; $P < 0.05$), lo cual indica de alguna manera que están de paso y que emplean estos sitios para desplazarse.

Los frugívoros depredadores se quedan más tiempo que los dispersores (MLG; $|t| > 2$; $P < 0.05$), aunque les lleva el mismo tiempo localizar los frutos (Wilcoxon, $\chi^2 = 0.0066$; $P = 0.9352$, g.l. = 1; NS). En general mientras las aves permanezcan menos tiempo consumen más frutos.

Dos procesos ecológicos asociados generalmente al "efecto de borde" se vieron más acentuados en los fragmentos de selva aislados y corredores. Por un lado, se observó una mayor competencia por el recurso disponible y por otro, se podría afirmar que las aves son sometidas a una mayor depredación. Con respecto al primer proceso, de un total de 86 pares de interacciones interespecíficas y/o intraespecíficas, generalmente de agresión y evasión, el 79.1% se dieron en los bordes de los fragmentos de selva y en los corredores (33 y 35 pares de interacciones, respectivamente). En la selva hubo interacciones en 12 ocasiones, en el akalché 4 y finalmente en el acahual de 20 años, únicamente interactuaron 4 individuos.

Tityra semifasciata y *Vireo griseus* fueron las especies que registraron el mayor número de interacciones. *Tityra semifasciata* tuvo interacciones de agresión con cinco especies (*Piranga rubra*, *Vireo flavifrons*, *Vireo griseus* y *Megarynchus pitangua* interespecíficamente; intraespecíficamente, tanto hembras como machos se agredieron al llegar a los árboles para consumir un fruto). Por el contrario, únicamente fueron agredidos por *Hylocichla mustelina* y *Momotus momota*. Con respecto a *Vireo griseus*, agredió a dos especies migratorias (*Wilsonia citrina* y *Vireo flavifrons*) y *Cyclarhis gujanensis* dentro de las residentes, también tuvo agresiones con individuos de su misma especie. Sin embargo, fue agredido por 6 especies (una migratoria y cinco residentes): *Vireo flavifrons*, *Pitangus sulphuratus*, *Myiarchus tuberculifer*, *Myiozetetes similis*, *Tyrannus couchii* y por *Tityra semifasciata*.

Referente al segundo proceso observado en los bordes, la depredación fue más propicia al reunirse un número considerable de individuos entorno a sitios con mayor disponibilidad de recursos. Fue común observar varios individuos de una misma especie que comúnmente no son gregarios (e.g. *Dumetella carolinensis*) de igual forma, especies inconspicuas (e.g. *Catharus ustulatus*), que por lo general no son fáciles de detectar, lo anterior permitió a un depredador oportunista alimentarse en el corredor, pues una serpiente arbórea (*Oxybelis fulgidus*) devoró una *Dumetella carolinensis* mientras ésta última se alimentaba de frutos.

Interacciones Plantas-Aves. Del total de 240 interacciones "máximas" (60 especies de aves X 4 especies de frutos), entre las aves frugívoras y las cuatro especies de plantas cuyos frutos fueron consumidos, en los distintos tipos de hábitats, se registraron 92 interacciones mutualistas y 27 no mutualistas, por lo tanto, se obtuvo un índice de conectancia de 38.33%.

Al comparar con otros sistemas plantas- frugívoros para México, Calakmul resultó ubicado en un sitio intermedio entre sistemas muy ricos y diversos pero con una conectancia baja como: Chamela (Berlanga, 1991), La Mancha (Ortiz-Pulido, 1994) y Los Tuxtlas (Trejo, 1976)¹, con índices de conectancia de 12.05%, 9.87% y 5.3%, respectivamente, pero por debajo de una selva tropical cuyo índice presenta el 64% de conectancia (Kantak, 1976)². Al graficar el número de interacciones "reales" contra el número total de especies, se observa que el sistema planta-dispersor en Calakmul, está por debajo de los sitios mencionados anteriormente (ver Fig. 5).

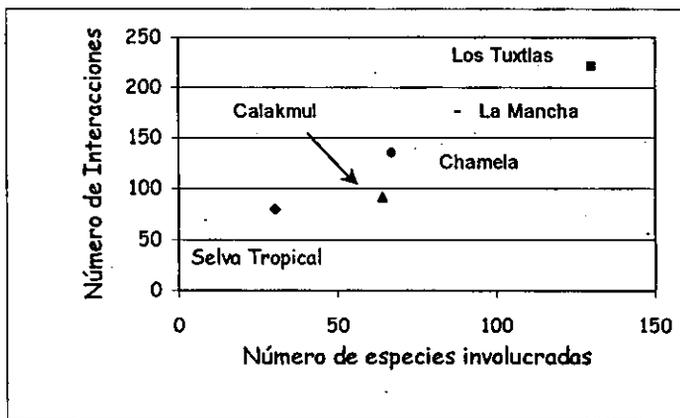


Figura 5. Comparación entre el número de interacciones y especies involucradas en sistemas mutualistas planta-ave.

Los frutos de *Nectandra salicifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Bursera simaruba* y *Trema micrantha* estuvieron disponibles durante diez meses. Pertenecen a cuatro familias (Lauraceae, Araliaceae, Burseraceae y Ulmaceae, respectivamente). Aunque de muy diversa estructura, estos frutos presentan características típicas de los frutos adaptados al consumo de aves tanto por especialistas como oportunistas o por ambos. El número de especies de aves que consumieron algún fruto varió de 19 a 46 especies y dentro de éstas, de 14 a 34 fueron especies dispersoras. *Bursera simaruba* fue el fruto mayormente consumido y potencialmente dispersado.

La mayoría de las especies tienden a ingerir al menos un tipo de fruto (e.g. *Columba speciosa*, *Aulacorhynchus prasinus*, *Dendroica virens*) pero sólo cinco especies consumieron las cuatro especies de plantas: *Myiozetetes similis*, *Turdus grayi* y *Salpator atriceps* (residentes) y *Dumetella carolinensis* y *Piranga rubra* (migratorias). De un total de 3,756 frutos que fueron consumidos de las cuatro especies de plantas, se considera que 3,045 (81.1%) fueron potencialmente dispersados y 711 (18.9%) fueron depredados, es decir, las semillas fueron consumidas, destruidas y/o desechadas bajo la planta madre.

¹ Dato tomado de Jordano (1987).

² Dato tomado de Jordano (1987).

¿Pero cómo se dan esas interacciones entre cada una de las plantas?

Nectandra salicifolia. En el palo de gas se registraron 27 especies de aves ingiriendo sus frutos. Sus consumidores, en su mayoría residentes (21 especies), dos transitorios (*Tyrannus tyrannus* y *Vireo olivaceus*) y cuatro migratorios (*Catharus ustulatus*, *Dumetella carolinensis*, *Piranga rubra* e *Icterus galbula*), agotaron este recurso entre los meses de septiembre y octubre (Apéndices II y III).

Potencialmente, *N. salicifolia* es dispersado por 24 especies de frugívoros, tanto oportunistas (e.g. *Tyrannus melancholicus*) como especialistas (e.g. *Trogon violaceus*). La proporción de frutos removidos y depredados fue muy similar, pues un total de 344 frutos (51.3%) fueron desplazados y en su totalidad 327 frutos (48.7%) se usaron como alimento de tres especies de loros, *Amazona albifrons*, *Amazona xantholora* y *Pionus senilis*, que destruyeron sus semillas.

El 62.2% (163 individuos) de las aves usaron los fragmentos y corredores para consumir el Palo de Gas. Sólo el 19.85% de las aves recurrieron a las selvas, de un total de 262 aves (Tabla IV). Siendo en los fragmentos de selvas aislados donde proporcionalmente se observaron más aves y por el contrario en los akalchés donde se vieron menos.

Los frugívoros emplean algún tiempo para localizar los frutos del palo de gas; pues a diferencia de otros frutos, en los corredores y fragmentos, el 50% de los consumidores consiguen comer hasta los 25 minutos y en el resto de los sitios llegan posteriormente (Wilcoxon, $\chi^2 = 27.7217$; $P < 0.05$, g.l. = 4) (Fig. 6 a). Sin embargo, no hay diferencias al comparar el tiempo de arribo entre las aves dispersoras y depredadoras (Wilcoxon, $\chi^2 = 0.0914$; $P = 0.7624$, g.l. = 1; NS). De igual forma, mientras menos tiempo permanecen en los árboles consumen más frutos (MLG, $|t| > 2$; $P < 0.05$).

Tabla IV. Riqueza y abundancia de consumidores de *Nectandra salicifolia* en cinco tipos de fragmentos.

	Selva		Akalché		Fragmento		Acahual 20		Corredor	
	Spp	N	Spp	N	Spp	N	Spp	N	Spp	N
Dispersoras	12	15	4	13	17	56	7	13	16	43
Depredadoras	3	37	-	-	1	45	2	21	1	19
Total	15	62	4	13	18	101	9	34	17	62
Aves / hr. Obs.		1.3		0.5		3.6		1.9		1.7

Esencialmente, los depredadores del palo de Gas constituyen la mayoría de sus consumidores, por lo que hay 41% menos dispersores que depredadores (MLG, $|t| > 2$; $P < 0.05$). Uno de sus principales visitantes fue *Amazona albifrons* con hasta 45 individuos, contrastando con la presencia de dos de sus principales dispersores, *Catharus ustulatus* y *Dumetella carolinensis*, con tan sólo 16 y 15 individuos, respectivamente. Ambas últimas especies, se reunían en grupos muy numerosos de hasta cinco o más individuos, ingiriendo en total 26 y 28 frutos, respectivamente. De las especies residentes que consumieron el mayor número de frutos destacan, con 52 y 36 frutos, *Qrtalis vetula* y *Turdus grayi*, respectivamente.

Por el contrario, *Amazona albifrons*, en cuyas bandadas de alimentación uniespecíficas se observaban hasta más de 30 individuos, que consumieron un total de 242 frutos, eliminando la semilla debajo de los árboles o destruyendo la misma. En menor importancia, el loro yucateco (*A. xantholora*) destruyó las semillas de al menos 46 frutos, con la presencia de 12 individuos, que se alimentaban generalmente en parejas o pequeños grupos de hasta tres individuos.

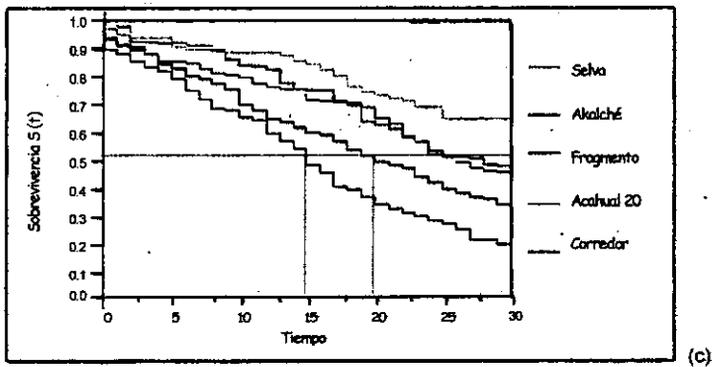
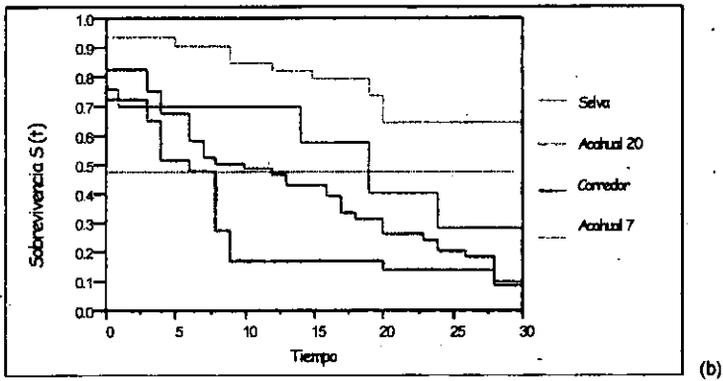
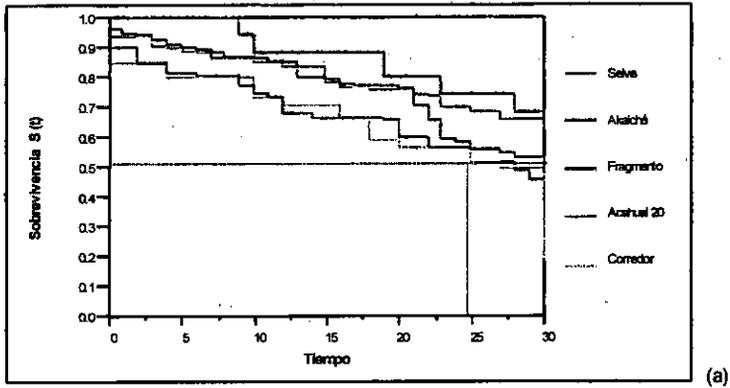


Figura 6. Tiempo transcurrido hasta un evento de consumo en los diferentes fragmentos en: a) *Nectandra salicifolia*; b) *Dendropanax arboreus*; c) *Bursera simaruba*.

Dendropanax arboreus. Este árbol no fue muy común en la zona de estudio, sólo se encontró en cuatro hábitats: el corredor, la selva y en los acahuales de 7 y 20 años. Sin embargo fue consumido, al igual que el palo de gas, por 27 especies de aves frugívoras, de las cuales 20 son residentes (una cuasiendémica de la Península de Yucatán, *Melanerpes pygmaeus*), 5 son migratorias (*Dumetella carolinensis*, *Dendroica magnolia*, *Piranga rubra*, *Pheucticus ludovicianus* e *Icterus galbula*) y dos son transitorias (*Vireo olivaceus* y *Catharus ustulatus*) (Apéndices II y III).

El 40.5% de los individuos (el mayor número de especies), optan por los corredores para alimentarse. Aunado a lo anterior, es en los corredores donde proporcionalmente se ven más aves por hora (Tabla V). En el acahual de 20 años, las aves concurren aproximadamente a los 4 minutos para comer frutos (Wilcoxon, $\chi^2= 28.445$; $P < 0.05$, g.l.= 3) (Fig. 6 b). Por el contrario, en el acahual de 7 años y en la selva les lleva más tiempo localizar los frutos, posiblemente porque los árboles se encuentran más dispersos.

Tabla V. Riqueza y abundancia de consumidores de *Dendropanax arboreus* en cuatro tipos de fragmentos.

	Selva		Acahual 7		Acahual 20		Corredor	
	Spp	N	Spp	N	Spp	N	Spp	N
Dispersoras	7	16	10	31	8	18	14	48
Depredadoras	1	1	2	2	4	10	2	5
Total	8	17	12	33	12	28	16	53
Aves / hr. Obs.	6.3		4.4		4.3		8.8	

De los diez meses de trabajo de campo se tienen registros a partir del mes de septiembre hasta noviembre. En el mes de octubre es donde se registran la mayor riqueza con 27 especies, es decir todas las aves consumieron el fruto en este mes, aunque escasamente desde finales del mes de septiembre *Columba flavirostris* y *Amazona xantholora* ya lo consumen. En cambio, a principios del mes de noviembre únicamente cuatro especies lo comen.

Potencialmente, *D. arboreus* fue dispersado por 20 especies de frugívoros, tanto por tucanes especialistas (*Ramphastus sulfuratus* y *Pteroglossus torquatus*), como por oportunistas tales como *Catharus ustulatus*, *Myiozetetes similis* y *Thraupis abbas*, que en total removieron 433 frutos (88% del total de chacá blanco). Por el contrario, fue depredado por siete especies (e.g. *Pheucticus ludovicianus*, *Amazona xantholora* y *Columba flavirostris*) que destruyeron al menos, las semillas de 59 frutos.

De un total de 131 individuos que ingirieron este fruto, *Dumetella carolinensis* es la especie más abundante con un total de 28 individuos; fue común observar a ésta especie en grupos de hasta cinco individuos o más comiendo al mismo tiempo (Apéndice II). Siguiendo en orden de importancia, se observó la presencia de dos especies, ambas con once individuos: *Pteroglossus torquatus* que siempre se alimentará en conjuntos de tres o más individuos y *Catharus ustulatus*, que al igual que para *Nectandra salicifolia*, comió frutos en grupos monoespecíficos.

Bursera simaruba. Es muy común en la zona de estudio y durante los meses de septiembre a abril este fruto proveyó a una amplia variedad de aves (76.7% del total de las especies registradas), aunque escasamente, desde el mes de septiembre,

Tityra semifasciata y *Vireo olivaceus* ya lo aprovechaban. No es sino hasta enero cuando los frutos estuvieron totalmente maduros y comenzaron fundamentalmente a ser consumidos.

Bursera simaruba, fué el fruto con la mayor riqueza de aves que lo consumen con 46 especies (34 residentes (e.g. *Trogon melanocephalus*, *Pteroglossus torquatus*); 9 migratorios (*Empidonax minimus*, *Myiarchus crinitus*, *Vireo griseus*, *Vireo flavifrons*, *Dendroica petechia*, *Dendroica magnolia*, *Dendroica virens*, *Piranga rubra* y *Pheucticus ludovicianus*; 2 residentes de verano (*Vireo flavoviridis* y *Myiodynastes luteiventris*) y un transitorio (*Vireo olivaceus*) (Apéndice II).

Dentro de las especies dispersoras de *B. simaruba*, 34 fueron consideradas como potencialmente eficientes, removiendo un total de 1,985 semillas (94.5%). El resto de las especies fueron depredadoras o fungieron como dispersoras-depredadoras, depredando 116 semillas para un total de 5.5%. A pesar de ser el fruto menos depredado, tiene la mayor riqueza de aves que lo depredan (9 especies): *Pheucticus ludovicianus*, *Aratinga nana*, *Amazona albifrons*, *Cyanocorax yucatanicus*, *Cyanocopsa cyanoides*, *Cyanocopsa parcellina*, por su prominente pico y molleja adaptadas para triturar semillas; de igual forma, *Cychlaris gujanensis*, *Dendroica virens* e *Icterus mesomelas*, fueron consideradas depredadoras ya que sólo se comen el arilo y la semilla es desechada debajo del árbol (Apéndice II).

Con referencia a las principales dispersoras del chacá rojo destacan *Tityra semifasciata*, quien consumió hasta 550 frutos y dos especies, consideradas fundamentalmente como insectívoras, *Megarynchus pitangua* y *Myiozetetes similis*, que tuvieron un consumo de 174 y 151 frutos, respectivamente. Sin embargo, solo se ha mencionado hasta ahora a especies residentes y sin lugar a dudas uno de los migratorios más importantes, fue *Vireo griseus* ya que consumió un total de 247 frutos.

El 65.4% (503 individuos) de las aves explotan el chacá rojo en los fragmentos de selva aislados y corredores. Sólo el 20.7% de las aves consumió su fruto en las selvas (Tabla VI). Por ende es en los corredores y fragmentos de selva donde proporcionalmente se observaron más aves y por el contrario en el acahual de 20 años donde se vieron menos.

Tabla VI. Riqueza y abundancia de consumidores de *Bursera simaruba* en cinco tipos de fragmentos.

	Selva		Akalché		Fragmento		Acahual 20		Corredor	
	Spp	N	Spp	N	Spp	N	Spp	N	Spp	N
Dispersoras	20	152	13	58	23	253	15	36	30	233
Depredadoras	3	7	5	6	3	8	3	7	3	9
Total	23	159	18	64	26	261	18	43	33	242
Aves / hr. Obs.		2.5		1.3		2.9		1.13		4.84

El árbol de *Bursera simaruba* pierde sus hojas en los meses de marzo y abril, por lo que los frutos son fácilmente detectados en los corredores, pues el 50% de los frugívoros consiguen algún fruto en los primeros 15 minutos (Wilcoxon, $\chi^2 = 91.1278$; $P < 0.05$, g.l. = 4) (Fig. 6 c). En el fragmento encuentran los frutos a los 19 minutos aproximadamente y finalmente, tanto en el akalché como en la selva llegan para alimentarse aproximadamente a los 26 minutos. En el acahual de 20 años llegan después del tiempo estimado (Fig. 6 c). Sin embargo, no hay diferencias al comparar el tiempo de arribo entre dispersoras y depredadoras (Wilcoxon, $\chi^2 = 0.6352$; $P = 0.4255$, g.l. = 1; NS).

Trema micrantha. Es un arbusto muy abundante, principalmente en potreros, bordes de vegetación secundaria y es considerada una especie colonizadora. Se observaron 19 especies consumiéndolo, de las cuales 11 son residentes (e.g. *Ortalis vetula*, *Columba flavirostris*, *Myiozetetes similis*). Cinco más son consideradas como migratorias: *Empidonax minimus*, *Vireo griseus*, *Dumetella carolinensis*, *Piranga rubra*, *Pheucticus ludovicianus* e *Icterus galbula*, por último sólo el transitorio *Vermivora peregrina* lo consume de paso en su ruta de migración. Este fruto estuvo disponible a lo largo de todo el año; se tuvieron registros de tres especies desde el mes de julio (*Columba flavirostris*, *Aratinga nana* y *Cardinalis cardinalis*), siendo noviembre en el mes donde se presentó la mayor riqueza de aves con hasta trece especies consumiéndolo.

En otro sentido, *T. micrantha* fue potencialmente dispersado por 14 especies que en total removieron 416 frutos (84.5%) y 5 especies fueron consideradas como depredadoras, pues destruyeron la semilla de al menos 76 frutos (15.5%). En relación con la abundancia de sus consumidores, representa el fruto menos consumido pues un total de 118 individuos recurrieron a este recurso, siendo un depredador su mayor visitante, pues un total de 26 individuos de *Aratinga nana* comieron las semillas de éste fruto y frecuentemente se observaron pequeños grupos familiares forrajando juntos. Sus dispersores, tales como *Ortalis vetula* y *Myiozetetes similis*, forrajearon (sumados) entre 14 y 9 individuos.

Por otro lado, se consumieron un total de 492 frutos de los cuales, dentro de sus potenciales dispersores, *Ortalis vetula* comió en proporción el 26.8% (132 frutos consumidos) y *Myiozetetes similis* (39 frutos). Por el contrario *Aratinga nana*, su principal depredador ingirió la semilla del 27.03% (133 frutos) y *Pheucticus ludovicianus* el 8.7% (43 frutos). No se estimó el tiempo que les llevó a las aves encontrar los frutos entre los fragmentos, pues los frutos fueron consumidos únicamente en los potreros.

Características de los frutos: morfología y calidad nutricional.

Morfología. Se midieron un total de 1,160 frutos entre las 4 especies. Fueron de tamaño pequeño a grande, donde el promedio del fruto más grande correspondió a *Nectandra salicifolia* y los frutos más pequeños fueron los de *Trema micrantha* (Tabla VII).

Tabla VII. Medidas morfométricas de los frutos estudiados.

Especie de Fruto	Largo (mm)	Ancho (mm)
<i>Nectandra salicifolia</i>	15.31 ± 1.38	9.56 ± 1.08
<i>Dendropanax arboreus</i>	4.2 ± 0.67	4.63 ± 0.77
<i>Bursera simaruba</i>	7.8 ± 0.76	5.49 ± 0.65
<i>Trema micrantha</i>	3.10 ± 0.17	3.02 ± 0.19

Por otro lado al comparar entre cada par posible, el largo y el ancho de los frutos en cada tipo de hábitat, se observaron diferencias significativas (ANOVA, $F_{(725,729)} = 54.02$; $P < 0.05$). Sin embargo, varían en distinta magnitud esto es, en general en la medida del largo total del fruto es donde se presentan las mayores diferencias. Para *Nectandra salicifolia*, se tiene que el ancho de los frutos es diferente en todos los casos menos entre el akalché y el fragmento de selva aislado; se manifiestan diferencias en el largo en 6 casos, excepto entre el corredor y el akalché, el fragmento y el acahual donde no las hay (pruebas pareadas de *t* de Student; P 's < 0.05).

En el largo y ancho de los frutos de *Dendropanax arboreus*, en todas las comparaciones entre hábitats, se advierten diferencias (ANOVA, $F_{(149, 151)} = 64.41$; $P < 0.05$), excepto en el largo de los frutos de la selva y el corredor ($t = -0.15$, $P > 0.05$; NS). El tamaño de los frutos de *Bursera simaruba* varío significativamente (ANOVA, $F_{(244, 248)} = 42.74$; $P < 0.05$), sin embargo, no hubo diferencias entre el largo de los frutos de las selvas y los corredores ($t = -0.07$, $P > 0.05$; NS). Pero si hubo diferencias entre el ancho de los frutos del acahual con respecto a la selva, el akalché, el fragmento y el corredor; y entre el akalché con la selva y el corredor (pruebas pareadas de t de Student; P 's < 0.05). No se realizó éste análisis para *Trema micrantha*, pues sólo se encontró para potreros.

Calidad nutricional. En cuanto al análisis de la calidad nutricional se refiere, sólo se realizaron para los frutos de *Nectandra salicifolia* y *Bursera simaruba* en todos los hábitats. Para *Trema micrantha* se muestra sólo en potrero y por último en el caso de *Dendropanax arboreus*, no se contó con muestra suficiente para realizarlos. Para *Nectandra* el porcentaje de carbohidratos totales, relativamente más altos, está presente en los fragmentos más conservados, como en el fragmento de selva, el akalché y la selva primaria. El nitrógeno protéico más elevado está presente en el fragmento de selva y por último la selva presenta el mayor porcentaje de lípidos (Tabla VIII).

Tabla VIII. Porcentaje de carbohidratos totales, proteínas y lípidos para cada fruto en los diferentes hábitats.

Hábitat	%Carbohidratos			%Proteínas				%Lípidos		
	NEC	BUR	TRE	NEC	DEN	BUR	TRE	NEC	BUR	TRE
Selva	9.7	24.6	-	9.3	-	8.8	-	44.7	7.7	-
Akalché	10.2	33.7	-	8.3	-	15.9	-	31.2	4.9	-
Corredor	8.8	26.5	-	7.9	6.7	5.06	-	30.9	4.4	-
Fragmento	11.4	23.7	-	12.1	-	6.9	-	20.6	5.8	-
Acahual 20 años	8.7	34.8	-	9.9	-	6.5	-	25.6	8.6	-
Potrero	-	-	14.8	-	-	-	3.6	-	-	8.7

NEC= *Nectandra salicifolia*; DEN= *Dendropanax arboreus*; BUR= *Bursera simaruba*; TRE= *Trema micrantha*

En el caso de *Bursera simaruba* el Acahual de 20 años presenta el porcentaje de carbohidratos más alto con 34.79%, siendo en el fragmento de selva donde es menor con un total de 23.66%. Con respecto al contenido protéico el akalché tiene un porcentaje de 15.96% a diferencia del porcentaje más bajo obtenido para el corredor de vegetación secundaria. Finalmente con relación al contenido de lípidos, el porcentaje más alto está presente en el Acahual de 20 años y en el corredor nuevamente es el sitio con el valor más bajo con 4.36% (Tabla VIII).

DISCUSIÓN

Uso del recurso fruto en los diferentes tipos de fragmentos: distribución y abundancia de frugívoros. La conversión de selvas en zonas de agricultura y ganadería en el ejido 20 de Noviembre, es inevitable hoy en día, y aunque las aves son sensibles a éstos cambios, las respuestas difieren según las tolerancias de las especies (Cody 1985, Harris y Silva-López 1992).

Si vemos que las aves seleccionan un sitio para sobrevivir, reproducirse o pasar el invierno, influenciados por una serie de factores tales como la estructura de la vegetación, la florística, la disponibilidad de recursos alimenticios, el microclima, la presencia de otras especies, sitios adecuados para anidar, entre muchos otros que determinan esa selección (Wiens 1989, Myers 1991, Schelhas 1993, Meffe y Ronald 1997). Indiscutiblemente se añaden factores históricos, biogeográficos e inclusive genéticos y aprendidos en esa preferencia (Cody 1974, Wiens 1989, Blake y Loiselle 1989). Así se define la distribución, composición y estructura de una comunidad de aves.

En Calakmul, la riqueza de aves que seleccionaron diferentes tipos de fragmentos para alimentarse de frutos, es menor a la registrada para otras selvas húmedas como en Los Tuxtlas, con un total de 102 especies de aves (72 especies dispersoras y 30 depredadoras de semillas; ver Estrada *et al.* 1993), y ligeramente mayor a lo registrado en La Mancha con 54 especies (Ortiz-Pulido 1994, 2000).

La proporción de aves frugívoras con respecto al total de la avifauna observada, fue menor que lo encontrado en Los Tuxtlas (54%), en similar proporción con La Mancha (29.5%) y mayor que la avifauna de Chamela (18.2%) (Berlanga 1991, Estrada *et al.* 1993, Ortiz-Pulido 1994).

El 75% del total de las especies de aves frugívoras de Calakmul, seleccionaron con mayor frecuencia corredores y fragmentos de selva aislados, para desplazarse y alimentarse a lo largo del año. Al menos en los fragmentos aislados, en vista de que las aves permanecen significativamente menos tiempo en ellos, se sugiere que comieron de paso y que se desplazaron, a través de los fragmentos y corredores, para realizar otras actividades en sitios diferentes. Lo que resulta en un beneficio para las plantas, pues hay una mayor probabilidad de que las semillas sean desplazadas lejos de la planta madre.

Se considera que los corredores de vegetación secundaria y fragmentos de selva aislados, fueron los sitios más dinámicos. Por un lado, en términos de la riqueza, abundancia, diversidad y densidad de aves dispersoras observadas. Por otro, su ubicación en el paisaje permitió el intercambio tanto de especies que se movieron del interior de selvas primarias (selvas medianas subperennifolias y akalchés), a sitios más perturbados y viceversa.

Esto indica que el uso de remanentes de selvas, cercas vivas, árboles en pie en medio de zonas abiertas, bordes agrícolas o vegetación riparia, los cuales fungen como corredores, constituyen elementos fundamentales en la arquitectura del paisaje (Greenberg 1989, Robbins *et al.* 1989, Wiens 1989, Estrada *et al.* 1993, Guevara y Laborde 1993, Villaseñor y Hutto, 1995, Guindon 1996). Proveen un hábitat para una gran variedad de aves con pequeños rangos hogareños, organismos oportunistas que amplían sus rangos de distribución y sobre todo aquellas especies que toleran perturbaciones tanto humanas como naturales, incrementando la capacidad de carga para las aves (Schelhas y Greenberg 1996). De aquí que en el sureste del ejido, una serie de corredores y fragmentos de selva permiten interconectar dos grandes selvas primarias, que de no ser así en un futuro algunas

poblaciones podrían quedar aisladas o llevarlas a una extinción local.

Este estudio demuestra que a través del movimiento de las aves frugívoras entre los fragmentos, se da potencialmente el intercambio de semillas del interior de las selvas hacia sitios transformados y/o fragmentados y viceversa. Por ejemplo, especies como *Ramphastos sulfuratus*, *Catharus ustulatus*, *Turdus grayi* y *Tityra semifasciata*, que se desplazaron en ambas direcciones. Al respecto, Ortiz-Pulido (1994) sugiere que las aves frugívoras generalistas, como *Ortalis vetula* y *Ptilangus sulphuratus*, son más flexibles a las perturbaciones y podrían estar jugando un papel importante, pues la deposición de semillas dispersadas ocurriría entonces bajo una mayor variación de condiciones medioambientales. A diferencia de lo que pasa con aves frugívoras especialistas, donde básicamente sus movimientos son unidireccionales.

En opinión de Guevara y Laborde (1993), hay dos grupos que son importantes en el movimiento de las semillas entre los sitios. Un primer grupo, que anida en potreros o zonas abiertas, subdividido en: especies que son comunes en selvas primarias como *Tityra semifasciata* y *Cyanocorax morio*, y especies comunes en vegetación secundaria, perturbada, bordes de selva o zonas abiertas como *Pitangus sulphuratus* y *Megarhynchus pitangua*. Un segundo grupo, especies que anidan en selvas conservadas pero que se desplazan a través de fragmentos o perchan en árboles aislados en potreros, reintroduciendo las semillas de éstos árboles aislados al interior de las selvas como *Ramphastos sulfuratus* y *Turdus grayi*.

Para van Dorp (1985), los buscadores de varios recursos como *Ramphastos sulfuratus*, que consume una amplia gama de frutos, son en gran medida los responsables de inocular semillas en ambas direcciones. A diferencia de miembros de la familia Turdidae, pues este autor sugiere que son fieles a un árbol y que regresan probablemente al mismo durante el transcurso del día.

Las propuestas de van Dorp (1985), Guevara y Laborde (1993) y Ortiz-Pulido (1994), no son excluyentes, por el contrario, muestran en gran medida la dinámica que se da en la zona de estudio. La combinación de éstos factores permitió a las aves dispersoras, potencialmente suministrar una considerable proporción al banco de semillas, importante para el restablecimiento del paisaje circundante.

Las aves frugívoras como respuesta de la selección a un sitio determinado, ya sea como refugio de algún depredador, alimentación, reproducción o sencillamente para descansar, causan modificaciones en el paisaje y por consiguiente en la vegetación, contribuyendo con la probabilidad de depositar semillas en un tiempo y espacio determinados (van Dorp 1985).

Si bien este trabajo no establece los sitios donde fueron depositadas las semillas, y cuales fueron los factores que influyeron en las aves para la deposición de las mismas en un sitio u otro, se recomiendan futuras investigaciones al respecto, para conocer el impacto en sus poblaciones y completar los patrones de dispersión de semillas en los paisajes fragmentados de Calakmul.

Van Dorp (1985), menciona al menos tres factores que pudieran considerarse que determinan el destino de las semillas: la disponibilidad de sitios de percheo, la preferencia de las aves por depositar semillas en la sombra y finalmente la inclinación del terreno.

Antagónicamente, el constante pastoreo del ganado que compacta el suelo, bajas probabilidades de sobrevivencia (e.g. por la desecación) y mayores probabilidades de depredación, producen fuertes pérdidas de semillas depositadas en los potreros

(van Dorp 1985). Aunque si bien es cierto, se ha demostrado que la lluvia de semillas en los potreros (Guevara y Laborde 1993) o en zonas de agricultura (Estrada *et al.* 1993), contienen semillas tanto de vegetación secundaria, como de selvas primarias, se hace evidente la posibilidad de regeneración del paisaje en potreros abandonados.

Guevara y Laborde (1993) encuentran que al cercar un área aproximada de 30 m² debajo de la sombra de un *Ficus* spp. en potreros de Los Tuxtlas, al cabo de unos años, se conforma un acahual. Estrada *et al.* (1993) al analizar la lluvia de semillas en cultivos manejados como cacaoales, cafetales, etc., encuentran no sólo semillas de especies pioneras, sino también de selvas. Aunque el proceso es relativamente lento, si al cabo de unos años se dejaran descansar éstos sitios, y manteniendo de vectores a las aves como agentes dispersores, entre otros, se podrían regenerar las selvas originales (Guevara y Laborde 1993, Estrada *et al.* 1993).

En otro sentido, en términos del uso del hábitat fragmentado o transformado, la gran mayoría de los trabajos en México, han puntualizado la riqueza y abundancia de aves migratorias (e.g. Lynch 1989, Greenberg 1989, Villaseñor y Hutto 1995, Warkentin *et al.* 1995), y muy pocos se refieren estrictamente al uso de los mismos por aves frugívoras (e.g. Estrada *et al.* 1993, Guevara y Laborde 1993, Ortiz-Pulido 2000).

Estrada *et al.* (1993), mencionan que el 86% del total de las especies que detectaron y el 65% de todos los individuos, usan preferentemente selvas conservadas, pero la mayoría ocurre en bajos números; y por el contrario en hábitats manejados (e.g. cafetales, plantaciones mixtas), la diversidad es menor, pues el 62% del total de las especies y el 35% de los individuos se alimentaron en éstos sitios. Si bien, las plantaciones que mantienen la complejidad estructural, tanto vertical como horizontal, por ejemplo plantaciones mixtas de cacao y café, albergan una gran riqueza de aves. Su estudio demuestra que las aves especialistas de selvas, son las más afectadas cuando la cobertura vegetal original desaparece.

Contrario a lo que éstos autores encuentran, en Calakmul, el 75% del total de las especies frugívoras y el 56.2% del total de los individuos, se observaron en los fragmentos de selva aislados y corredores. A diferencia de las selvas conservadas (selvas medianas y akalchés), donde se observó el 63.3% del total de las especies y apenas el 24% del total de los individuos.

Estas diferencias pudieran deberse, a que en Los Tuxtlas el trabajo ha sido exhaustivo, se ha monitoreado por varios años los patrones de uso de los hábitat transformados por las aves y el área de trabajo es mayor, entre otras.

Guevara y Laborde (1993) señalan, que las aves residentes juegan un papel importante en el movimiento de las semillas. Por el contrario las migratorias frugívoras no frecuentan mucho los árboles en pie de *Ficus* spp. en potreros, excepto *Piranga rubra*, quien consume una gran variedad de frutos a lo largo de distintos hábitats.

Greenberg (1989) por su parte, relaciona la dependencia de los migratorios a un hábitat con un el uso específico de recursos. Es decir, él encuentra que *Vireo griseus* es más especializado, pues preferentemente se observa en selvas conservadas. El 33% de sus observaciones estuvieron relacionadas con el consumo de frutos de *Bursera simaruba*, el cual fue uno de los frutos estudiados. Además menciona que, más bien los frugívoros migratorios están relacionados con el uso de parches de árboles en acahuales, siendo *Dumetella carolinensis* e *Icteria virens*, las especies más comunes en éstos sitios.

Éste trabajo confirma lo encontrado por Greenberg (1989), para *Vireo griseus* y *Dumetella*, más no para *Icteria virens*. Se

puede afirmar que la mayoría de las aves migratorias fueron frugívoras oportunistas, que prefirieron fragmentos de selva aislados, corredores y el acahual de 20 años; y en menor medida usaron el acahual de 7 años y los potreros. Por el contrario, especies como *Vireo olivaceus* y *Catharus ustulatus*, que fueron las aves transitorias más frecuentes, prefirieron selvas conservadas y sitios con estructura similar a las mismas, por lo que representaron especies importantes en la dispersión de semillas.

Finalmente, con respecto al uso de los recursos en los fragmentos, se sugiere que la fragmentación del hábitat afecta principalmente a especies con preferencias de hábitat y recursos específicos. Aunque éste trabajo se limitó al estudio de los frugívoros del dosel, y no se encontraron muchas especies restringidas a un hábitat, al menos se considera que la pérdida de selvas conservadas, cobertura vegetal, estratificación, tanto vertical como horizontal, afectaría las poblaciones de especies tales como: *Hylophilus decurtatus* y *Cyanocorax yucatanicus*, que únicamente se alimentan en ellas. Así como a insectívoros del follaje como *Myiobius sulphureipigius*, insectívoros del sotobosque *Formicarius analis*, granívoros y herbívoros del suelo como *Tinamus major*, o frugívoros del sotobosque como *Pipra mentalis*. Para ello se sugiere una continuidad en los estudios en Calakmul.

En otro sentido, en los corredores y fragmentos de selva aislados, la estructura de la vegetación determinada en particular por una mayor apertura del dosel y subdosel (Ambuel y Temple 1983, Lynch y Whigham 1984), aunado a una considerable abundancia y disponibilidad de recursos (Levey 1988, Loiselle y Blake 1990) hacen posible a las aves, el encontrar con éxito y relativamente sencillez, recursos alimenticios para satisfacer sus necesidades. Pues si bien es cierto que en un área más pequeña, la distribución espacial de los recursos es más "homogénea" o al menos están más concentrados o agrupados los frutos, los hace más fácil de detectar.

En las selvas y akaichés por el contrario, el dosel es más cerrado y los árboles están más dispersos, siendo que la distribución de los recursos es más bien "heterogénea", las aves invierten más tiempo en encontrar los frutos (van Dorp 1985), ya que se les dificulta un poco la localización de los mismos. Son áreas más amplias e inclusive sólo se observó un árbol a la vez, en vista de que los árboles se hallaban más distantes, disminuyendo las probabilidades de detectabilidad de las aves para el observador.

En lo que atañe a los sitios de vegetación secundaria o "acahuales", en particular el de 20 años, el dosel también es alto y con una cobertura densa (Blake y Loiselle 1989, Greenberg 1989), sin embargo, tiene una mayor disponibilidad de recursos que las selvas, pero esto no favoreció mucho a las aves pues de igual forma consumen un mayor tiempo en encontrar los frutos.

Ahora bien, la gran densidad de aves que se congregan en los corredores de vegetación y fragmentos de selva aislados, les confiere la desventaja de un solapamiento de especies con similares requerimientos alimenticios, lo que intensifica las interacciones intra e interespecíficas (Cody 1981, 1985, Willson 1986, Harris y Silva-López 1992), además de exponerse visiblemente para potenciales depredadores (Howe 1979).

Howe (1979), menciona un modelo que supone que la vulnerabilidad de aves frugívoras ante depredadores, varía entre especies; que ésta aumenta si hay una larga duración en el tiempo de visita a un árbol, y que los depredadores se ven beneficiados cuando hay una agregación de presas. Siendo las especies de aves de menores dimensiones, las especies solitarias y aquellas que forrajean en los extremos de las copas de los árboles, las aves que por lo general se ven más perjudicadas. Se sugiere que, éste trabajo argumenta y explica en gran medida, como las aves frugívoras que consumen frutos en los bordes de los fragmentos de selva aislados y corredores, pueden estar más expuestas y que son más vulnerables a la depredación.

Durante el desarrollo del trabajo se observaron tanto individuos solitarios, como pequeños grupos de *Dumetella carolinensis* alimentándose de frutos en los fragmentos. Siendo particularmente frecuentes éstos últimos, en los bordes de selvas, fragmentos y corredores, lo que las hizo más vulnerables.

Otros estudios que demuestran, como un efecto directo de los bordes, que la tasa de depredación de nidos es frecuentemente más alta en los bordes que en el interior de las selvas o bosques (Gates y Gysel 1978, Wilcove 1985), donde los fragmentos pequeños tienen una mayor proporción de borde se ve intensificada, así mismo, se ha estudiado que las aves son más propensas al parasitismo por tordos en éstos bordes. Son inexistentes los trabajos que hablen directamente de la depredación de aves en hábitats fragmentados.

Aunque los límites territoriales no sean visibles están muy bien definidos y las aves que coexisten en Calakmul, responden de muy diversas formas cuando el recurso es abundante pero limitado. Greenberg *et al.* (1993,1994) mencionan que la territorialidad interespecífica generalmente ocurre durante la época de reproducción con especies cercanamente relacionadas, o también se han presentado casos donde hay muestras de agresiones y defensa de un parche de recursos. Estudios previos se han enfocado en conocer las interacciones entre especies migratorias cercanamente relacionadas, entre migratorias y residentes y escasos son los trabajos que hablan de especies congénicas. A lo anterior añadiríamos la escasez o inexistencia de trabajos que hablen del efecto de la fragmentación en interacciones intra e interespecíficas en aves.

Greenberg *et al.* (1994) mencionan que la agresión competitiva por recursos, ocasionalmente se presenta en territorios de alimentación interespecíficos en árboles con frutos. Básicamente demostraciones de territorialidad con patrones de agresividad, dominancia y subordinación, se han estudiado en torno a recursos como los insectos y néctar. Estos autores registran tres especies de parúlidos migratorios en Chiapas, que presentan sistemas territorialistas que indican la pobreza de recursos en el hábitat. Por otro lado, Greenberg *et al.* (1993, 1995) encuentran que *Vireo griseus*, se muestra agresivo y defiende territorios, durante su estancia en invierno, de entre media y una hectárea, que incluyen a árboles con frutos, particularmente de *Bursera simaruba*, éste estudio corrobora lo encontrado en Calakmul, pues éste vireo es una de las especies más territorialistas de la zona de estudio.

Interacciones Plantas-aves. Según Jordano (1987), para analizar la evolución de los mutualismos en el contexto de una comunidad, es fundamental entender cómo la cantidad de las interacciones están distribuidas entre pares de especies. Este autor sugiere que, existen patrones generales en la estructura de las interacciones, al comparar sitios diferentes de sistemas mutualistas o dependientes, como el caso de las interacciones planta-polinizador y planta-dispersor, tomando como base la teoría de las redes tróficas.

Calakmul se ubicó dentro de los índices de conectancia más altos, con respecto a otros estudios en México. Sin embargo, el estudio se restringió a cuatro especies de plantas que se distribuyeron en un mosaico del paisaje particular. En vista de que no se trabajó con todo el conjunto de plantas ornitócoras (que son consumidas por aves) como en otros sitios, al comparar el número de especie involucradas contra, el número de interacciones encontradas en un sistema más complejo como el de Chamela, constituido por 35 especies de plantas y 32 de aves, o bien con La Mancha, conformado por 35 especies de plantas y 54 de aves, Calakmul se ubica por debajo de ambos sistemas.

En este sentido, cuando el número de interacciones incrementa, es decir, cuando una mayor diversidad de especies está involucrada, disminuye la conectancia, tal es el caso de los sistemas Chamela y La Mancha. Esto es, aunque el número de interacciones recíprocas aumenta con el número de especies, disminuye su importancia relativa respecto al máximo posible para un sistema dado (Jordano 1987, Ortiz-Pulido 1994). En los sistemas planta-polinizador el incremento es más lento que para los sistemas planta-dispersor, en los cuales suelen haber más interacciones; como consecuencia podríamos no estar considerando todas las interacciones reales, siendo necesario un muestreo mucho más extensivo (Jordano 1987).

Es importante reflexionar sobre el escenario que percibimos entre la comunidad de aves y el recurso fruto en Calakmul. El período de desarrollo de éste trabajo fue en realidad un instante, una fracción de acontecimientos, ya que el trabajo abarcó menos de un año, por lo que ciertos eventos pudieron pasar desapercibidos durante el transcurso del mismo.

Con respecto a las interacciones mutualistas entre las plantas y aves de Calakmul, tenemos que los frutos de las cuatro especies de plantas fueron típicos adaptados al consumo de las aves (van der Pijl 1972, Fleming 1991), sin embargo, la preferencia por ellos fue diferente. Cómo las aves integran factores de coloración (van der Pijl 1972), calidad nutricional (Snow 1981, Herrera 1982, Martínez del Río *et al.* 1992, Stiles 1993), tamaño de frutos (van der Pijl 1972), número de semillas, entre muchos otros factores para seleccionar y potencialmente dispersar un fruto, es muy complejo, ya que seguramente más de un factor está interviniendo en esa decisión (Stiles 1993).

Lo que bien es cierto que la combinación de factores tales como: la detectabilidad y accesibilidad de los frutos, definida como la facilidad de que un fruto pueda tomarse de una infrutescencia (determinada por la proximidad de una percha al fruto, el diámetro de la percha, el ángulo y la flexibilidad, la posición del fruto) y por consiguiente dada la arquitectura de la planta (van Dorp 1985). Así como, la disponibilidad (definida en términos de la presencia de los frutos en un tiempo que pudieran ser aprovechados), la abundancia y finalmente el valor nutricional, fueron el resultado de las diferencias en la magnitud y composición de los conjuntos alimentarios en Calakmul.

Nectandra salicifolia, fue uno de los primeros frutos disponibles en los fragmentos desde los meses de septiembre y octubre. Esta drupa morado-verdosa, es sostenida por un pedicelo más o menos engrosado de color rojo, haciendo que las infrutescencias cuelguen del árbol. Para Moermond (1990) ésta disposición de los frutos permite el acceso tanto a especies frugívoras que revolotean (e.g. *Trogon melanocephalus* y *T. violaceus*) y posteriormente se desplazan para tragárselos, como a otras de mayor tamaño y peso corporal que perchan e ingieren los frutos en el mismo lugar (e.g. *Ortalis vetula* y los diferentes géneros de tucanes).

Los árboles del palo de gas (*Nectandra*) no perdieron sus hojas durante el desarrollo del trabajo, por lo que siempre tuvieron un denso follaje, no favoreciendo quizá mucho a las aves, puesto que emplean mucho tiempo en encontrar los frutos. Éste patrón se repite en todos los fragmentos, sin embargo, la abundancia de sus frutos (que fue mayor que la de *Trema micrantha* por ejemplo), aunado a un alto contenido en lípidos, atrajo a una considerable proporción de aves frugívoras especialistas en comparación con otros frutos.

No obstante, también fue atractivo para depredadores de semillas comunes del dosel como loros y pericos (Loiselle 1988), que por su estructura social se hallaron en bandadas monoespecíficas entre 10 y 15 individuos, que se reunieron a comer principalmente en los fragmentos de selva aislados. Pese a que una importante proporción de semillas de éste fruto fueron

depredadas, es una especie relativamente común en la zona de estudio, lo que podría interpretarse quizá es que está siendo dispersada eficientemente por otros consumidores.

Ortiz-Pulido (1994) en La Mancha encuentra, dentro de las especies de la familia Lauracea, que los frutos de *Nectandra coriacea* presumiblemente son consumidos por *Ortalis vetula* y *Trogon melanocephalus*, ubicándolo en unos de los conjuntos alimentarios menos diversos. Lo que no corresponde al menos con lo observado en Calakmul. No se encontró ningún trabajo que tratara específicamente con el palo de gas.

En lo referente a *Dendropanax arboreus*, ésta drupa de color púrpura, cuya disposición de frutos en umbelas que se desprenden fácilmente, tiene una gran producción de frutos. Son árboles muy altos, y su copa en general sobresale del dosel promedio en todos los sitios. En efecto, se considera que éstos factores en conjunto, favorecen a las aves la localización de sus frutos, proporcionalmente invirtieron el menor tiempo en encontrarlos. A pesar de que *Dendropanax* estuvo disponible por un menor tiempo en los fragmentos y no de no ser muy común en la zona de estudio, fue aprovechado por la misma riqueza de aves frugívoras que *Nectandra*, que en su mayoría optan por los corredores para alimentarse.

Snow (1981) menciona que es un fruto visitado por frugívoros no especializados. Van Dorp (1985) señala que debe depender fuertemente para su dispersión de aves migratorias, fundamentalmente de: *Hylocichla mustelina*, *Catharus ustulatus* y *Dumetella carolinensis*, pues representan el 64% del total de las visitas de aves a *D. arboreus*. Lo cual es muy similar a lo encontrado en Calakmul, pues las dos últimas especies son las más abundantes consumidoras y potencialmente dispersoras de éste fruto; no siendo el caso de *Hylocichla mustelina*, pues no se le observó comiendo frutos en la zona de estudio. Además para *Catharus ustulatus*, cabe señalar que a pesar de ser una especie inconspicua, se encontraron más de tres individuos comiendo al mismo tiempo.

De acuerdo con van Dorp (1985) y Puebla (*com. pers.*), éste fruto parece ser preferido por miembros de la Turdidae en Los Tuxtlas. Sin embargo en éste trabajo, en términos de la abundancia de las especies, lo fue para las familias Mimidae, Ramphastidae y en tercer término Turdidae. En La Mancha es preferido por un depredador *Columba flavirostris* (Ortiz-Pulido 1994).

Con base en los trabajos de van Dorp (1985) y Ortiz-Pulido (1994) podrían sumarse a lista de aves que consumen al chacá blanco: *Cyanocorax morio*, *Trogon melanocephalus*, *Pachyramphus aglaiae*, *Tityra semifasciata*, *Vireo flavifrons* y *Habia fuscicauda* que se les consideró potenciales dispersores de otros frutos, pero no se les observó comiendo éste. En otro aspecto, *Myiarchus tyrannulus*, *Hylocichla mustelina*, *Icteria virens*, *Psarocolius montezuma* y *Dives dives*, aunque no comieron frutos en la zona de estudio se registró su presencia en los fragmentos. Lo que añadiría 11 especies para ser un total de 38 aves frugívoras que consumen éste fruto.

El Chacá rojo (*Bursera simaruba*) es un árbol cuyos frutos estuvieron disponibles durante casi todo el estudio, siendo particularmente abundante durante la época de secas, cuando usualmente no hay muchas hojas y por lo tanto se reduce la abundancia de insectos (Scott y Martin 1984). El arilo, de color rojo, tiene un alto contenido de lípidos y carbohidratos (Greenberg *et al.* 1995), lo que lo hace muy atractivo para las aves. Las semillas son fácilmente digeribles y la mayoría de las aves no las dañan (Ortiz-Pulido 1994).

Las infrutescencias de hasta 15 cm de largo, están situadas en la parte terminal, no obstante, al alcance tanto de

frugívoros que revolotean como para aquellos que perchan en las ramas. Las perchas están muy próximas a las infrutescencias y soportan el peso hasta de una chachalaca (Moermond 1990).

A finales de marzo y principios de abril, los árboles pierden sus hojas por completo, exponiendo los frutos haciéndose más visibles, de aquí que sea en éstos meses cuando hay una mayor riqueza de frugívoros. Los frutos son relativamente fáciles de ver, siendo en los corredores y fragmentos de selva aislados donde las aves emplean frecuentemente menos tiempo en hallarlos.

Es probable que la suma de los factores anteriormente mencionados hagan de éste fruto, el que sea muy atractivo y el mayormente consumido, tanto por aves frugívoras especialistas como por especies oportunistas (Snow 1981), siendo los tyránidos los principales consumidores de ésta especie en términos de la riqueza (Berlanga 1991).

La presencia de *Vireo griseus* coincide por completo con la temporada de fructificación de *Bursera*. En términos de su morfología externa, su requerimiento energético de consumo, el tiempo de visita al árbol, eficiencia de forrajeo y su comportamiento territorialista en torno a éste recurso, Greenberg *et al.* (1995) consideran que es el más importante dispersor de *Bursera simaruba*. Lo que coincide en gran medida con lo encontrado en Calakmul, sin embargo, en *Tityra semifasciata* también jugó un rol muy similar.

En otro sentido, Scott y Martin (1984) y Ortiz-Pulido (1994) registran para *Bursera simaruba*, 25 especies de aves que podrían sumarse a éste conjunto, aunque se descarta, por no estar determinado hasta especie un *Myiarchus* spp.; seis de ellas no se han registraron durante los dos años de trabajo en el ejido, aunque sí están registradas para la Reserva (*Tyrannus forficatus*, *Dendroica coronata*, *Passerina ciris*, *Piranga olivacea*, *Icterus auratus* y *Carduelis psaltria*); y finalmente, cinco más son muy raras en la región (*Eumomota superciliosa*, *Mimus gilvus*, *Guiraca caerulea*, *Psarocolius montezuma* y *Tiaris olivacea*) aunque no se decarta su presencia en el área de estudio.

Sólo son consideradas como consumidoras potenciales a 13 de ellas. Aunque no ingirieron éste fruto se les observó consumiendo otros: *Trogon melanocephalus*, *Icterus galbula*, *Thraupis abbas*, *crotophaga sulcirostris*, *Tyrannus tyrannus* y *Cardinalis cardinalis*. Fueron registradas durante el trabajo: *Piculus rubiginosus*, *Cyanocorax yncas*, *Melanoptila glabirostris*, *Passerina cyanea*, *Myiarchus tyrannulus*, *Molothrus aeneus* e *Icterus cucullatus*. El trabajo de Greenberg *et al.* (1993) añade a *Vireo pallens*, por lo el número de especies que consumen éste fruto puede ascender a 60 especies.

Trema micrantha no fue visitada por un gran número de consumidores. Por un lado, los arbustos se encuentran en zonas muy abiertas. Los frutos están dispuestos a lo largo de las ramas y las perchas son muy flexibles para especies grandes y con peso corporal grande (e.g. *Ramphastos sulfuratus*).

La suma de los factores iniciales aunada a las preferencias alimenticias, influyeron en los patrones de movimiento diario de forrajeo y por tanto en las probabilidades de que las semillas sean depositadas en sitios adecuados (van Dorp 1985).

Con respecto a las interacciones no mutualistas, se considera que hay circunstancias bajo las cuales no pueden interactuar cierto subconjunto de especies. Por ejemplo, debido a la fenología de las plantas (Herrera 1982, Wheelwright 1983, Levey 1988), la estacionalidad de las aves (Levey 1988, Berlanga 1991), la morfología de los frutos y amplitud de los picos de las aves (Moermond 1990). Por qué las aves no se distribuyen en donde los frutos están presentes, porque los frutos disponibles no

representan una alternativa en su dieta o simplemente como consecuencia de la falta de observaciones más exhaustivas.

Durante el estudio hubo una fenología diferenciada entre los frutos observados, excepto para *Trema*, ya que produjo frutos a lo largo de casi todo el estudio. En el resto de los frutos, la producción y disponibilidad de los frutos en la zona, pocas veces se solapó. Gradualmente el fruto dominante dentro de la dieta de las aves frugívoras, fue reemplazado por otro, evitando la competencia por atraer dispersores (Willson 1986). A partir del mes de diciembre el único fruto disponible, en todos los fragmentos fue *Bursera simaruba*.

Si relacionamos la fenología de las plantas con la estacionalidad de las aves, veremos que no es posible que *Vireo flavoviridis* y *Myiodynates luteiventris*, consumieran los frutos de *Nectandra*, *Dendropanax* y *Trema*, ya que ambas residentes de verano arriban a la zona de estudio cuando los frutos no están presentes. Lo mismo sucede con el transitorio *Tyrannus tyrannus*, quién sólo consume a *Nectandra salicifolia* pues el resto de los frutos no están disponibles durante su migración a través de México.

Una de las limitaciones más evidentes es el tamaño de los frutos, lo que determinará por un lado si un ave podrá o no tragarlo, y por otro el tiempo de retención dentro del tracto digestivo y como consecuencia la distancia a la que la semilla pudiera ser depositada. Únicamente haré referencia al primer punto, ya que no fue tratado el tiempo de retención. Así entonces, para *Hylophilus decurtatus* por ejemplo, *Nectandra salicifolia* no representa una fuente de obtención de lípidos, pues su amplitud de pico no le permite acceder a él, por lo que no hay una relación mutualista entre ellos. También es el caso entre *Columba speciosa* y *Nectandra*, aunado al hecho de que ésta paloma es realmente un depredador de semillas.

Finalmente, con respecto al porqué un ave selecciona uno u otro fruto. Éste trabajo no permite resolver algunas cuestiones como el hecho de que una especie estrictamente frugívora como *Trogon melanocephalus*, sólo consuma frutos de *Nectandra* y ningún otro fruto más; o bien como *Tityra semifasciata* que no consume frutos de chacá blanco (*Dendropanax arboreus*), siendo un fruto muy importante durante el mes de octubre. En ambos casos se les observó comiendo otros frutos o alternado su dieta con el consumo de insectos.

Aunque bien es cierto que en ambos casos anteriores se tienen registros de consumo de éste fruto en otros trabajos, por lo que también es posible que el muestreo no haya detectado el momento de su interacción. Las demandas nutricionales de las aves presumiblemente varían de acuerdo a la época de año, al estatus de residencia, la disponibilidad y alternancia de insectos en su dieta (Herrera 1982).

Características de los frutos: morfología y calidad nutricional.

Morfología. En la sección anterior se discutió como la morfología de las aves y la estructura del hábitat, influyen en las estrategias de forrajeo y uso del recurso, lo que permite a las aves tener o no acceso a los frutos de un área determinada (Moermond 1990). Sin embargo, en este apartado pretendemos comparar las características morfológicas de los frutos, de las diferentes especies de plantas en los fragmentos y de que manera influyen en la selección de las aves.

Los resultados arrojados muestran que sí hay una diferencia en el tamaño de los frutos de *Nectandra salicifolia*, *Dendropanax arboreus* y *Bursera simaruba*, utilizados por aves frugívoras en los diferentes fragmentos. No hay una relación

recíproca, esto es, no necesariamente un fruto con un ancho menor lo es en el largo (e.g. *Nectandra salicifolia*).

En el acahual de 20 años, los frutos de *Dendropanax*, fueron detectados antes de los primeros cinco minutos. En efecto, hay una clara diferencia con respecto a los frutos de la selva y el corredor, pues son significativamente más largos y anchos, recordando que no se encontró esta especie en el akalché ni en los fragmentos. Lo anterior podría soportar la idea de que por ello son encontrados primero.

Los frutos del acahual de 20 años son en su mayoría los más grandes (excepto para *Bursera*). Es factible pensar, que en un sitio donde el estrato arbóreo está dominado claramente por *Nectandra salicifolia*, haya una fuerte "competencia" por atraer dispersores y alejar las semillas de la planta madre, lo que permitiría un mejor desarrollo y establecimiento de las semillas en otros sitios (Willson 1986). Durante un muestreo de plántulas realizado en torno a los árboles observados, se encontró igualmente que la mayoría de las plántulas pertenecen a *Nectandra*. Aunque esta afirmación es un poco atrevida no debía descartarse, por lo que se propone que con futuras investigaciones se pudiera esclarecer.

Las diferencias en el tamaño de los frutos, pudieran deberse a que las plantas responden de una manera divergente ante las nuevas condiciones microambientales (Foster 1977, Saunders et al. 1991). Que las propiedades de los suelos y por ende los nutrientes de los mismos, ejerzan condiciones de estrés en las plantas, como en el caso de los akalchés. Los análisis del presente trabajo no permiten abordar datos más finos al respecto. Al tratar de entender lo anterior surgen no una sino varias interrogantes, pero lo que bien es cierto es que aparentemente las diferencias en el tamaño de los frutos no afectaron la selección de las aves.

Calidad nutricional. De acuerdo con Snow (1981) y Stiles (1993), la composición de los frutos influye en la selección de las aves principalmente si son ricos en lípidos y proteínas. No obstante, una gran proporción de los frugívoros prefieren consumir lípidos dentro de su dieta, puesto que proveen dos veces más energía que los carbohidratos y proteínas (Stiles 1993). No hay una relación recíproca entre éstos dos componentes; esto es, no necesariamente un fruto con un alto contenido en lípidos lo es en proteínas y viceversa.

Snow (1981) reúne información de los géneros y familias que se han considerado dentro de la dieta de aves tropicales del mundo. Sugiriendo que los frutos consumidos por aves especialistas son generalmente grandes, relativamente con pocas semillas y con un alto contenido proteínico y de lípidos. Condiciones que se cumplen en tres de las familias más importantes para aves frugívoras especialistas: Lauraceae, Burseraceae y Palmae.

La calidad nutricional de los frutos estudiados en Calakmul varía ampliamente. Desde aquellos donde el porcentaje de lípidos es menor al 5% (*Bursera simaruba*), o en caso contrario con hasta un total de 44.68% en *Nectandra salicifolia*. Por lo que respecta al contenido proteínico, los frutos alternaron desde un 3.61% en el capulín (*Trema micrantha*) hasta un total de 15.96% en el chacá rojo (*Bursera simaruba*). Finalmente, con referencia al porcentaje de carbohidratos totales varían desde un 8.72% (*Nectandra salicifolia*) hasta un poco más del 34% (*Bursera simaruba*).

Nectandra pertenece a una de las familias cuyos frutos contienen más del 21% (hasta 47%; ver Snow 1981) de su peso seco en lípidos, y en los trópicos es comúnmente preferida por aves frugívoras especialistas (Snow 1981, Stiles 1993). El mayor porcentaje de lípidos se encontró en la selva, y el menor en hábitats aislados o transformados, habiendo una diferencia entre el 30% y el 50%, entre uno u otro sitio. Tal es el caso de los fragmentos, acahuales y corredores, lo que permite inferir que ésta

condición de aislamiento y transformación del paisaje están influyendo en la calidad de los frutos. Seguramente como consecuencia de cambios microambientales y edafológicos (Foster 1977, Saunders *et al.* 1991).

Los frutos de las especies de la familia Burseraceae se caracterizan por un alto contenido proteínico y de lípidos, pero principalmente de éstos últimos (Snow 1981, Greenberg *et al.* 1995). Conforme al trabajo realizado en Sian Ka'an por Greenberg *et al.* (*op cit.*), el arilo de *Bursera simaruba* contiene 47.1% de lípidos y 2.7% en proteínas, lo que difiere enormemente de lo que se encontró para Calakmul. En referencia a la calidad de los frutos en los fragmentos, ocurre más o menos lo mismo que para *N. salicifolia*, aunque el valor más alto de lípidos fue en el acahual de 20 años y enseguida el de la selva, el más bajo fue en el corredor. De igual forma éstas diferencias pueden deberse muy probablemente a efectos indirectos producto de la fragmentación del hábitat, y con una respuesta diferencial entre las plantas.

Herrera (1982) menciona que hay una variación estacional en la calidad de los frutos. En invierno cuando las aves necesitan energía, las especies que fructifican contienen una gran proporción de lípidos, lo que permite rápidamente a las aves, abastecerse de reservas en grasas (Johnson *et al.* 1985). En Calakmul, al menos, durante los meses de arribo y retorno de aves transitorias y migratorias, los árboles que fructificaron contenían principalmente lípidos.

-En lo referente a las proteínas según Mckey (1975, citado en Siles 1993), se ha encontrado una media de 8.75% para cuatro especies de *Nectandra* spp. y un rango de entre 6.6% y 14% para otras especies de la familia Lauraceae (Snow 1981), por lo que los resultados no difieren de esto. Para *B. simaruba* se señalan marcadas diferencias entre sitios conservados con respecto a los perturbados, en el corredor, acahual y en fragmentos se presentan los porcentajes más bajos y por el contrario en el akalché y la selva los más altos.

En cuanto a los carbohidratos, Martínez del Río *et al.* (1992) mencionan que los frutos dispersados por aves son ricos en glucosa y fructuosa, conteniendo en menor medida sacarosa, la cual es preferida por polinizadores. Los análisis realizados en el presente trabajo no permitieron hacer una distinción más específica de éstas azúcares. En adición, Martínez del Río *et al.* (1992) demuestran, que hay una extrema variedad en su preferencia desde niveles interespecíficos hasta entre familias, por lo que no se cuenta con herramientas necesarias para interpretar las diferencias encontradas entre hábitats.

En otro sentido, Snow (1981) refiere que los frutos de *Didymopanax morototoni*, de la familia Araliaceae a la cual pertenece *Dendropanax arboreus*, contienen un 68% de agua, 11.9% en proteínas, 33.5% en grasas y no hay datos sobre el porcentaje de carbohidratos.

Como representante de la familia Ulmaceae, Snow (1981) menciona que los frutos de *Trema orientalis* (de África), están constituidos por un 62.5% de su peso total en agua, 15% de su peso seco en proteínas, 47.6% en grasas y 20.6% en carbohidratos. No obstante, los frutos de las especies de éste género son consumidos principalmente por aves no especialistas.

Los resultados obtenidos en este trabajo para *Bursera simaruba* y *Trema micrantha* requieren de una interpretación cautelosa. Los análisis fueron realizados por un laboratorio, y pese a que se les mencionó la técnica empleada, los porcentajes obtenidos de cada componente al parecer se determinaron por la substracción de otros nutrientes del 100% (Prado *com. pers.*). Si en suma observamos los porcentajes obtenidos por Greenberg *et al.* (1995) vemos que son muy diferentes.

En efecto, al menos para *Nectandra salicifolia* se encontraron diferencias marcadas entre la calidad de los frutos de selvas primarias con respecto a sitios perturbados. Sin embargo, la mayor abundancia y diversidad de frugívoros consumió frutos en los fragmentos de selva aislados y corredores. Foster (1977) menciona que algunas aves, cuando un recurso tiene valores nutricionales bajos, lo compensa consumiendo una gran cantidad de recursos invirtiendo un mayor tiempo. No obstante, en los fragmentos las aves permanecieron frecuentemente menos tiempo, lo anterior soporta la idea de que diferencias en la calidad de los frutos no influye negativamente en la selección de las aves por los frutos. Investigaciones futuras permitirán entender las implicaciones ecológicas y evolutivas que traería consigo la fragmentación en sistemas mutualistas plantas-aves en los trópicos.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

CONCLUSIÓN

- El 28.6% del total de la comunidad de aves, observada en el ejido 20 de Noviembre en Calakmul, consume frutos como parte fundamental de su dieta o ya sea como complemento de la misma; participa en la dispersión de semillas de *Nectandra salicifolia*, *Dendropanax arboreus*, *Bursera simaruba* y *Trema micrantha* en los fragmentos.
- La fragmentación del hábitat afecta la diversidad y abundancia de aves frugívoras en selvas primarias, en especial a aquellas especies que dependen de un hábitat específico. Sin embargo, los fragmentos de selva aislados y corredores de vegetación, compensan parcialmente la fragmentación, y constituyen sitios estratégicos de conservación. Conforman elementos fundamentales en la arquitectura del paisaje, puesto que funcionan como "corredores", permitiendo el intercambio de semillas del interior de las selvas a sitios más perturbados y viceversa, aumentando la capacidad de carga para las aves. Manteniendo la conectividad entre las poblaciones tanto de aves como de plantas.
- La combinación de factores tales como: la detectabilidad y accesibilidad de los frutos, la disponibilidad y abundancia, así como, el valor nutricional de los frutos, fueron el resultado de las diferencias en la magnitud y composición de los conjuntos alimentarios.
- Hay una diferencia en el tamaño de los frutos de *Nectandra salicifolia*, *Dendropanax arboreus* y *Bursera simaruba*, utilizados por aves frugívoras en los diferentes fragmentos. No hay una relación recíproca, esto es, no necesariamente un fruto con un ancho menor lo es en el largo. Estas diferencias pudieran deberse a que las plantas responden de una manera divergente ante las nuevas condiciones microambientales, pero aparentemente no afectaron la selección de las aves.
- La calidad nutricional de los frutos estudiados en Calakmul, varía ampliamente entre fragmentos. A pesar de estas diferencias se estima al parecer que no afecta la selección de las aves. En su mayoría, los frutos son importantes por su contenido en lípidos, permitiendo a las aves el abastecimiento rápido y eficiente de grasas en invierno.
- Las aves frugívoras de Calakmul, desempeñan un papel importante en la dinámica del paisaje. Futuras investigaciones a mediano y largo plazo permitirían entender con mayor precisión estos patrones.

Apéndice I. Descripción general de los árboles y frutos estudiados.

Nectandra salicifolia (HBK) Ness
Laurelillo

Lauraceae

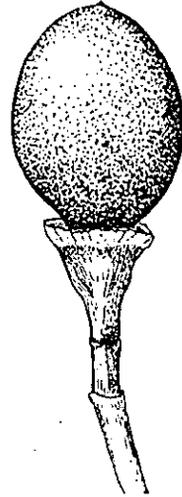
Palo de Gas,

Árbol o arbusto que alcanza hasta 25 m de altura; ramillas rollizas, provistas de pubescencia aplicada, tornándose glabras en poco tiempo; yemas terminales densamente pubescentes; **hojas** con peciolos de (3) 5 a 11 (15) mm de largo, glabros o con algunos tricomas adpresos, lámina lanceolada a elíptica, de (4.5) 6 a 12 (16) cm de largo, por (1.5) 2 a 5 (7) cm de ancho, ápice agudo o acuminado, base aguda a obtusa, penninervada, el resto de la lámina glabro o con unos pocos pelos adpresos (Van der Werff y Lorea 1997). **Fruto** elipsoidal o casi esférico, de 9 a 14 mm de largo por 8 a 12 mm de ancho; cúpula de cerca de 7 mm de diámetro, somera, crateriforme (Van der Werff y Lorea 1997).

Fenología: Según Van der Werff y Lorea (1997), florece en marzo y abril, con menos frecuencia hasta julio; los frutos maduros se encuentran de julio a diciembre. En la zona de estudio, comenzaron a florecer entre marzo y abril de 1999 (*obs. pers.*). En julio y agosto encontré la gran mayoría de los frutos inmaduros, y fue en los meses de septiembre y octubre que encontré los frutos maduros.

Distribución: es una especie ampliamente distribuida en nuestro país, desde el norte de México hasta Costa Rica. En México, se encuentra desde Tamaulipas hasta Campeche y Quintana Roo en la vertiente del Golfo, desde Sinaloa hasta Chiapas en el Pacífico; y en el interior desde San Luis Potosí hasta Puebla. Habitante del Bosque Tropical Subcaducifolio, hasta Encinares y Bosques Mesófilo de Montaña, a menudo en vegetación secundaria. Se encuentra desde los 350 m hasta los 1,350 msnm (Van der Werff y Lorea 1997).

Usos actuales y potenciales en la región: Madera dura, utilizada para durmientes y aserrío.

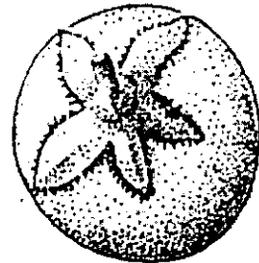


Trema micrantha (L.) Blume

Ulmaceae

Capulín

Árbol monopódico que alcanza hasta 8 m de altura y diámetro hasta 30 cm; tronco derecho, con las ramas horizontales y con una copa abierta y estratificada. Corteza externa lisa a ligeramente fisurada, moreno grisácea a pardo morena, con abundantes lenticelas transversales, protuberantes. **Hojas** alternas simples, oblongo-ovadas, ovadas o lanceoladas; de color verde oscuro y opacas en el haz y verde grisáceas en el envés, pubescentes; haz bastante rasposo debido al indumento de pelos cortos y rígidos; margen crenado o aserrado con dientes obtusos, el ápice acuminado; largo de lámina de 7 a 15 cm de largo y 2.5 a 6 cm de ancho. **Fruto** una drupa carnosa globosa de 2 a 4 mm, de color rojo-anaranjada y brillante, con los sépalos persistentes, con un hueso conteniendo sólo una semilla (Pennington y Sarukhan 1968, Nee 1984, Standley y Steyermark 1946 a).



Fenología: Según Pennington y Sarukhán (1968), los frutos maduran durante todo el año. La floración está presente todo el año (Nee 1984). En la zona de estudio, floración y fructificación fueron individualmente distintas. A partir de Julio, la mayoría de los árboles tienen abundantes frutos maduros. En agosto la mayoría se encuentra con flores, en septiembre y mediados de octubre ya tienen frutos inmaduros (por lo que no es posible realizar ninguna observación) y hasta finales de octubre y principios de Noviembre, ya se encuentran maduros nuevamente los frutos.

Distribución: Es una especie de amplia distribución en el país. Se encuentra desde el sur de Tamaulipas hasta la Península de Yucatán, en la vertiente del Golfo; en el Pacífico, desde Sonora hasta Chiapas. Se puede encontrar desde el nivel del mar hasta los 2,200 m. Muy abundante en vegetación secundaria, llegando a formar en ocasiones masas casi puras (Pennington y Sarukhan 1968). En la zona de estudio se distribuye en manchones. Los arbustos aislados son escasos y se encuentran únicamente en acahuals de 2 a 6 años, en tumba nueva o a la orilla de caminos y potreros.

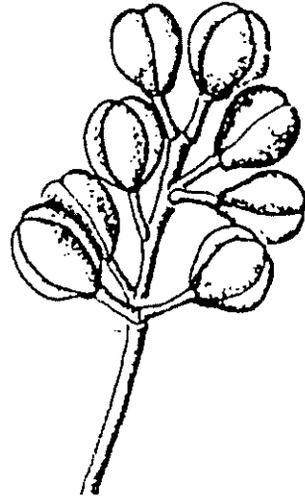
Usos actuales y potenciales en la región: Ninguno.

Bursera simaruba (L.) Sarg.

Burseraceae

Chacah, Chacá rojo

Árbol de 4 a 35 m de altura y diámetro de hasta 1 m; tronco con una ligera y característica torcedura en su parte media o superior, con pocas ramas gruesas y torcidas, copa irregular y dispersa. Corteza externa rojiza a verde pardo, exfoliante en tiras delgadas, con abundantes lenticelas, pálidas y grandes. Hojas decíduas, dispuestas en espiral, imparinnadas de 15 a 30 cm incluyendo el peciolo, más grandes en árboles jóvenes, de color verde oscuro y brillante; compuestas de 3 a 13 folíolos opuestos, de forma ovada-lanceoladas u oblongas; el peciolo acojinado en la base. Folíolo con margen entero, ápice largamente acuminado, base muy simétrica, de olor a copal cuando se estrujan (Pennington y Sarukhan 1968, Rzedowski y Calderón 1996, Standley y Steyermark 1946 a). **Fruto:** una drupa o cápsula trivalvada con un solo exocarpio dehiscente, de 10 a 15 mm de largo en infrutescencias hasta de 15 cm de largo, globosa u ovoide, triangular, moreno rojiza. Los frutos contienen mesocarpio y endocarpio indehiscente; hueso triangular de 8 mm de largo, totalmente cubierto por el pseudoarilo de color rojo o anaranjado y duro (Pennington y Sarukhan 1968, Rzedowski y Calderón 1996, Standley y Steyermark 1946 a). Infrutescencias hasta de 15 cm de largo, los pedúnculos y pedicelos notablemente engrosados, estos últimos hasta de 15 mm de largo (Rzedowski y Calderón 1996).



Fenología: según Pennington y Sarukhan (1968) esta especie florece de febrero a agosto y los frutos maduran de mayo a noviembre. En la zona comienzan a florecer en el mes de abril; se observaron frutos inmaduros desde el mes de julio. Entre los meses de diciembre y enero, ya es posible encontrar frutos maduros (*obs. pers.*).

Distribución: es una especie de amplia distribución; se encuentra en la vertiente del Golfo desde Tamaulipas y San Luis Potosí

hasta la Península de Yucatán, y desde Sinaloa hasta Chiapas en el Pacífico. Se ha encontrado desde el nivel del mar hasta los 1,200 m (Pennington y Sarukhan 1968). Es notable su relativamente amplia tolerancia ecológica, así como la gran variabilidad morfológica que registra, tanto en la altura de los árboles, como en el tamaño de los folíolos y en la pubescencia de sus partes verdes (Rzedowski y Calderón 1996). Es una especie común a abundante en tierras bajas, frecuentemente en selvas primarias subperennifolias o subcaducifolias. Así mismo participa en algunas comunidades secundarias derivadas de la selva anteriormente mencionada. En la zona de estudio es factible encontrarla en selva baja inundable aunque a veces en menor frecuencia que en la selva mediana y en vegetación ribereña.

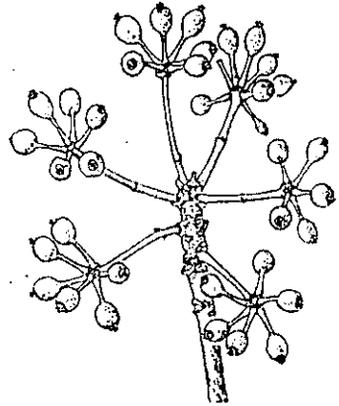
Usos actuales y potenciales en la región: Madera blanda; chapa, triplay, cerco vivo, lápices, medicinal.

***Dendropanax arboreus* (L.) Decaisne & Planchon**

Araliaceae

Sac-Chacah, Chacá Blanco

Arbusto o árbol perennifolio de hasta 20 ó 30 m de altura y diámetro de 70 cm; tronco derecho, copa separada, irregular y densa; ramas gruesas, ascendentes y bastante dispersas. Corteza externa lisa a ligeramente escamosa o acanalada, pardo-clara, amarillenta a pardo grisácea; con abundantes lenticelas suberificadas y prominentes. **Hojas** simples, papiráceas, dispuestas en espiral; de forma muy variable, elíptica, ovado-elíptica u ovadas, más o menos coriáceas, la superficie del haz verde oscuro y brillante, el envés verde pálido, con glándulas de color oscuro; de margen entero, repando u ondulado; largo de la lámina de 5 a 26 cm y ancho de 3 a 13 cm; ápice agudo o acuminado. Base obtusa, aguda o cuneada; nervación reticulada. Pecíolo de 1 a 13 cm de largo, glabro de superficie rugosa, levemente acanalado. Las hojas tienen olor fragante cuando se les estruja. **Frutos** drupáceos de 10 x 8 mm, globosos, ligeramente aplastados; de color negruzco, morado o púrpura, después blanquecino y brillantes cuando maduran, levemente pubescente, con estigmas acrecentes y persistentes. De olor ligeramente resinoso y muy jugoso; contienen hasta 7 semillas aplanadas de 5 a 6 mm de longitud, de superficie irregular, morena, el endospermo más o menos abundante (Pennington y Sarukhan 1968, Sosa 1979, Standley y Williams 19??).



Fenología: Florece durante todo el año, especialmente de diciembre a agosto y los frutos maduran igualmente todo el año, especialmente de marzo a agosto (Pennington y Sarukhan, 1968). Según Sosa (1979) florecen de mayo a agosto. Sin embargo, en la zona de estudio, floreció en agosto apenas cuando comenzaba a llover. En septiembre se observaron los primeros frutos inmaduros, completando su maduración en octubre. A finales del mismo y a principios de noviembre, debido a los fuertes vientos producto del acercamiento del huracán Mitch a la Península, ya no había ningún fruto presente, excepto algunos inmaduros que posteriormente cayeron (*obs. pers.*).

Distribución: es una especie de amplia distribución en la zona tropical de México. Se encuentra en la vertiente del Golfo desde el sur de Tamaulipas y este de San Luis Potosí hasta la Península de Yucatán; y en la costa del Pacífico, desde Sinaloa hasta Chiapas. Presenta cierta tendencia a encontrarse en zonas húmedas y protegidas o bien cerca de corrientes de agua. Se ha

encontrado desde el nivel del mar hasta los 1,700 m (Veracruz y Chiapas), pero es muy raro a grandes elevaciones (Pennington y Sarukhan, 1968). En Campeche, es posible encontrar a esta especie en Selva Mediana Subperennifolia, Selva Baja inundable, vegetación ribereña y frecuentemente en vegetación secundaria derivada de los anteriores tipos de vegetación y en ocasiones en bordes. Cabe mencionar que en la zona de estudio no se detectó ningún individuo en la selva baja inundable (*obs. pers.*).

Usos actuales y potenciales en la región: Madera blanda, madera contra-chapada, chapa, lápices y palillos de dientes.

Apéndice II. Distribución y abundancia relativa de las aves frugívoras observadas consumiendo frutos en los diferentes fragmentos.

Especie	Int.	Est.	<i>Nectandra salicifolia</i>					<i>Dendropanax arboreus</i>				<i>Bursera simaruba</i>					<i>Trema</i>
			SEL	AKA	FRA	A20	CO	SEL	A20	CO	A7	SEL	AKA	FRA	A20	CO	POT
<i>Ortalis vetula</i>	Di	R	1	2	5		3		1								14
<i>Columba speciosa</i>	De	R					1										
<i>Columba flavirostris</i>	De	R						2	1								16
<i>Leptotila verreauxi</i>	De	R															1
<i>Aratinga nana</i>	De	R						4				2	1	5			26
<i>Pionus senilis</i>	De	R	4					2									
<i>Amazona albifrons</i>	De	R	10		45	9	19			1		2				1	
<i>Amazona xantholora</i>	De	CE				12		2									
<i>Trogon melanocephalus</i>	Di	R	6			2	2										
<i>Trogon violaceus</i>	Di	R			1	1								2			
<i>Aulacorhynchus prasinus</i>	Di	R				1											
<i>Pteroglossus torquatus</i>	Di	R	1	2	1		1		2	3	6	7	2	11		7	
<i>Ramphastos sulfuratus</i>	Di	R	4		3			2			1	1		1			
<i>Melanerpes pygmaeus</i>	Di	CE			5		3				1	1		2		1	
<i>Melanerpes aurifrons</i>	Di	R	1		6	1		1		2	4	1		2	2	6	
* <i>Celeus castaneus</i>	Di	R										1	1				
<i>Tolomyias sulphurescens</i>	Di	R													1	1	
<i>Empidonax minimus</i>	Di	M											1	2		1	2
<i>Attila spadiceus</i>	Di	R										10	4		1	4	
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Di	R										5	7	24	1	16	
<i>Myiarchus crinitus</i>	Di	M										1	2	10	2	4	
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Di	R	2		2	1	6			4	2	1		18		24	
<i>Megarynchus pitangua</i>	Di	R									1	3		23		8	
<i>Myiozetetes similis</i>	Di	R	1				2		2	2	3	2		26		27	9
<i>Myiodynastes luteiventris</i>	Di	V												5		2	
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Di	R					1			1	1			2		1	
<i>Tyrannus couchii</i>	Di	R												3		12	
<i>Tyrannus tyrannus</i>	Di	T	3				1										
<i>Pachyramphus aglaiae</i>	Di	R										1		3		1	
<i>Tityra semifasciata</i>	Di	R	6		1		5					48	3	58	4	29	
<i>Tityra inquisitor</i>	Di	R												2		4	
<i>Vireo griseus</i>	Di	M										40	16	34	8	10	
<i>Vireo flavifrons</i>	Di	M										10	9	11	3	14	
<i>Vireo olivaceus</i>	Di	T	2		4		3	1	3	4		1	8	1	4	2	
<i>Vireo flavoviridis</i>	Di	V											1	1	1		
<i>Hylophilus decurtatus</i>	Di	R										6					
<i>Cyclarhis gujanensis</i>	De	R												5		2	

* <i>Cyanocorax morio</i>	Di	R		4	1		1				4		4	1	9	3
<i>Cyanocorax yucatanicus</i>	Di	CE									4					
<i>Catharus ustulatus</i>	Di	T	7		4	5		2	4	5						
<i>Turdus grayi</i>	Di	R	3		2		5	2		1					1	3
<i>Dumetella carolinensis</i>	Di	M		5	8		2	5		15	8				1	8
<i>Vermivora peregrina</i>	Di	T														5
<i>Dendroica petechia</i>	Di	M												1		
<i>Dendroica magnolia</i>	Di	M							1				2		4	1
<i>Dendroica virens</i>	De	M											1		1	
<i>Habia fuscicauda</i>	Di	R										6			7	1
<i>Piranga rubra</i>	Di	M				2			1	1				2	4	1
<i>Thraupis abbas</i>	Di	R								3						1
* <i>Cyanerpes cyaneus</i>	Di	R											2			8
<i>Saltator coerulescens</i>	Di	R			2					2						2
<i>Saltator atriceps</i>	Di	R	1		8		5				4	3		6	2	6
<i>Cardinalis cardinalis</i>	De	R														1
<i>Pheucticus ludovicianus</i>	De	M								4	1	1	1	2	1	5
<i>Cyanocompsa cyanoides</i>	De	R											1			
<i>Cyanocompsa parellina</i>	De	R											1			
* <i>Icterus dominicensis</i>	Di	R			1										1	
<i>Icterus mesomelas</i>	De	R														1
* <i>Icterus gularis</i>	Di	R					1						2		2	
<i>Icterus galbula</i>	Di	M			2		2		2							3
									3	3						

Abreviaturas:

* Especie que actuó como dispersora y depredadora

Interacción: Di= Dispersora; De= Depredadora

Estatus: R= residente; M= Migatoria; T=Transitoria;V=Residente de Verano, CE=Cuasiendémica.

Habitat: SEL= Selva Mediana Subperennifolia; AKA= Akalché, FRA=Fragmento de selva Aislado; A20= Acahual de 20 años; A7= Acahual de 7 años; CO= Corredor; POT= Potrero.

Apéndice III. Presencia y consumo mensual de las especies frugívoras de la zona de estudio.

Especie	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mzo	Abr
<i>Ortalis vetula</i>		■	■	■	■	■				
<i>Columba speciosa</i>				■	■					
<i>C. flavirostris</i>	■		■	■	■					
<i>Leptotila verreauxi</i>		■								
<i>Aratinga nana</i>	■	■		■	■				■	■
<i>Pionus senilis</i>			■	■	■					
<i>Amazona albifrons</i>			■	■	■				■	■
<i>A. xantholora</i>			■	■	■					
<i>Trogon melanocephalus</i>			■	■	■					
<i>T. violaceus</i>									■	■
<i>Aulacorhynchus prasinus</i>			■	■	■					
<i>Pteroglossus torquatus</i>			■	■	■			■	■	■
<i>Ramphastos sulfuratus</i>				■	■					■
<i>Melanerpes pygmaeus</i>				■	■			■	■	■
<i>M. aurifrons</i>				■	■					■
<i>Celeus castaneus</i>										■
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>										■
<i>Empidonax minimus</i>				■	■	■			■	■
<i>Attila spadiceus</i>						■	■	■	■	■
<i>Myiarchus tuberculifer</i>						■	■	■	■	■
<i>M. crinitus</i>							■	■	■	■
<i>Pitangus sulphuratus</i>			■	■	■		■	■	■	■
<i>Megarynchus pitangua</i>			■	■	■		■	■	■	■
<i>Myiozetetes similis</i>		■	■	■	■		■	■	■	■
<i>Myiodynastes luteiventris</i>										■
<i>Tyrannus melancholicus</i>				■	■			■	■	■
<i>T. couchii</i>									■	■
<i>T. tyrannus</i>			■	■	■				■	■
<i>Pachyramphus aglaiae</i>								■	■	■
<i>Tityra semifasciata</i>			■	■	■	■	■	■	■	■
<i>T. inquisitor</i>								■	■	■
<i>Vireo griseus</i>				■	■	■	■	■	■	■
<i>V. flavifrons</i>				■	■	■	■	■	■	■
<i>V. olivaceus</i>			■	■	■					
<i>V. flavoviridis</i>				■	■					■
<i>Hylophilus decurtatus</i>									■	■
<i>Cyclarhis gujanensis</i>								■	■	■
<i>Cyanocorax morio</i>		■	■	■	■		■	■	■	■
<i>C. yucatanicus</i>			■	■	■		■	■	■	■
<i>Catharus ustulatus</i>			■	■	■					
<i>Turdus grayi</i>		■	■	■	■					
<i>Dumetella carolinensis</i>				■	■	■	■			
<i>Vermivora peregrina</i>				■	■	■				
<i>Dendroica petechia</i>										
<i>D. magnolia</i>				■	■			■	■	■
<i>D. virens</i>									■	■
<i>Habia fuscicauda</i>		■							■	■

Especie	Jul	Ago	Sept	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mzo	Abr
<i>Piranga rubra</i>			■	■	■			■	■	■
<i>Thraupis abbas</i>				■	■					
<i>Cyanerpes cyaneus</i>				■	■					
<i>Salpator coerulescens</i>				■	■					■
<i>S. atriceps</i>			■	■	■			■	■	■
<i>Cardinalis cardinalis</i>	■									
<i>Pheucticus ludovicianus</i>				■	■				■	
<i>Cyanocopsa cyanoides</i>									■	
<i>C. parellina</i>										■
<i>Icterus dominicensis</i>				■	■				■	■
<i>I. mesomelas</i>				■	■					■
<i>I. gularis</i>				■	■				■	■
<i>I. galbula</i>				■	■					■

No.spp. 3 8 21 37 18 5 10 19 29 41

Trema ■

Nectandra ■

Dendropanax ■

Bursera ■

Apéndice IV. Abundancia relativa de las especies frugívoras más comunes en el área de estudio.

Selva		Akalché		Fragmento	
Especie	No. Ind.	Especie	No. Ind.	Especie	No. Ind.
<i>Tityra semifasciata</i>	54	<i>Vireo griseus</i>	16	<i>Tityra semifasciata</i>	59
<i>Vireo griseus</i>	40	<i>Vireo flavifrons</i>	9	<i>Amazona albifrons*</i>	45
<i>Amazona albifrons*</i>	12	<i>Vireo olivaceus</i>	8	<i>Vireo griseus</i>	33
<i>Attila spadiceus</i>	10	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	7	<i>Myiozetetes similis</i>	26
<i>Vireo flavifrons</i>	9	<i>Dumetella carolinensis</i>	5	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	24
<i>Catharus ustulatus</i>	9	<i>Attila spadiceus</i>	5	<i>Megarynchus pitangua</i>	23
<i>Pteroglossus torquatus</i>	8	<i>Cyanocorax morio</i>	4	<i>Pitangus sulfuratus</i>	20
<i>Ramphastus sulfuratus</i>	7	<i>Pteroglossus torquatus</i>	4	<i>Saltator atriceps</i>	14

* indica especies depredadoras de semillas

Acahual de 20 años		Corredor		Potrero	
Especie	No. Ind.	Especie	No. Ind.	Especie	No. Ind.
<i>Amazona xantholora*</i>	14	<i>Vireo griseus</i>	40	<i>Aratinga nana*</i>	26
<i>Amazona albifrons*</i>	9	<i>Pitangus sulfuratus</i>	34	<i>Columba flavirostris*</i>	16
<i>Aratinga nana*</i>	9	<i>Tityra semifasciata</i>	34	<i>Ortalis vetula</i>	14
<i>Vireo griseus</i>	8	<i>Myiozetetes similis</i>	31	<i>Myiozetetes similis</i>	9
<i>Vireo olivaceus</i>	7	<i>Amazona albifrons*</i>	20	<i>Dumetella carolinensis</i>	8
<i>Dendroica magnolia</i>	5	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	16	<i>Cyanerpes cyaneus</i>	8
<i>Catharus ustulatus</i>	4	<i>Dumetella carolinensis</i>	16	<i>Pheucticus ludovicianus*</i>	7
<i>Tityra semifasciata</i>	4	<i>Vireo flavifrons</i>	14	<i>Saltator atriceps</i>	6

* indica especies depredadoras de semillas

Acahual de 7 años	
Especie	No. Ind.
<i>Cyanocorax morio</i>	10
<i>Dumetella carolinensis</i>	8
<i>Pteroglossus torquatus</i>	6
<i>Melanerpes aurifrons</i>	4
<i>Saltator atriceps</i>	4
<i>Myiozetetes similis</i>	3
<i>Pitangus sulfuratus</i>	2

- Flores, S. e I. Espejel. 1994. Etnoflora Yucatanense. Tipos de Vegetación de la Península de Yucatán. Fasc. 3. UAdY, México.
- Foster, M. 1977. Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous birds and its fruit source. *Ecology* 58 (1): 73-85.
- Gates, J.E. and L.W. Gysel. 1978. Avian nest dispersion and fledging success in field-forest ecotones. *Ecology* 59: 871-883.
- Gorchov, D., F. Cornejo, C. Ascorra and M. Jaramillo. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetation* 107/108: p.p. 339-349.
- Greenberg, R. 1989. Forest migrants in non-forest habitats on the Yucatan Peninsula. In: *Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds*. Eds. Hagan, J.M. and D.W. Johnston. Smithsonian Institution Press. Manomet Bird Observatory.
- Greenberg, R. 1993. Los fragmentos de bosques y la conservación de las aves migratorias en los neotrópicos. p.p. 47-60. In: *Los fragmentos de bosques en el paisaje tropical y la conservación de las aves migratorias*. Ed. Schelhas, J. & R. Greenberg. Migratory Bird Conservation policy Paper No. 1. Smithsonian Migratory Bird Center. National Zoological Park, Washington, D.C.
- Greenberg, R., D.K. Niven, S. Hopp and C. Boone. 1993. Frugivory and coexistence in a resident and a migratory vireo on the Yucatan Peninsula. *Condor* 95: 990-999.
- Greenberg, R., J. Salgado and C. Macías. 1994. Agressive competition for critical resources among migratory birds in the neotropics. *Bird Conservation International* 4: 115-127.
- Greenberg, R., M. Foster, L. Márquez-Valdelamar. 1995. The role of the white-eyed vireo in the dispersal of *Bursera* fruit on the Yucatan Peninsula. *J. Trop. Ecol.* 11: 619-639.
- Guevara, S. and J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. p.p. 319-338. In: T.H. Fleming and A. Estrada (eds). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers. Belgium. *Vegetatio* 107/108.
- Guindon, C.F. 1996. The importance of forest fragments to the maintenance of regional biodiversity in Costa Rica. p.p. 168-186. In: *Forest Patches in tropical landscapes*. Scheilhas, J. & R. Greenberg (Eds.) Island Press, Washington, D.C.
- Harris, L. 1984. *The Fragmented Forest. Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic diversity*. Chicago Press. Chicago.
- Harris, L. and G. Silva-López. 1992. Forest Fragmentation and the Conservation of Biological Diversity. In: Fiedler, P. and S. Jain (eds.). *Conservation Biology, the theory and practice of nature conservation, preservation, and management*: p.p. 197-237. New York. Chapman and Hall.
- Herrera, C. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63(3): 773-785.

LITERATURA CITADA

- Aizen, M. and P. Feinsinger. 1994 (a). Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology* 75 (2): 330-351.
- Aizen, M. and P. Feinsinger. 1994 (b). Habitat fragmentation, native insect pollinators and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecol. Appl.* 4 (2): 378-392.
- Ambuel, B. and S.A. Temple. 1983. Area-dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forest. *Ecology* 64(5): 1057-1068.
- Berlanga, H.G. 1991. Las aves frugívoras de Chamela, Jalisco. Su recurso vegetal y su papel en la dispersión de semillas. Tesis Profesional. Licenciatura en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México.
- Blake J.G. and B.A. Loiselle. 1989. Habitat use by Neotropical migrants at La Selva Biological Station and Braulio Carrillo National Park, Costa Rica. p.p. 247-255. *In: Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds*. Eds. Hagan, J.M. and D.W. Johnston. Smithsonian Institution Press. Manomet Bird Observatory.
- Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of birds communities. Princeton University Press, Princeton. NJ.
- Cody, M.L. 1981. Habitat selection in birds: the roles of vegetation structure, competitors, and productivity. *Bioscience* 31 (2): 107-113.
- Cody, M.L. 1985. Habitat Selection in birds. Academic Press, Inc.
- Cox, P., T. Elmqvist, E. Pierson and W. Rainey. 1991. Flying foxes as strong interactors in South Pacific island ecosystems: a conservation hypothesis. *Cons. Biol.* 5 (4): 448-454.
- Escalante, P., A. Navarro, A. Townsend. 1998. Un Análisis Geográfico, Ecológico e Histórico de la Diversidad de Aves Terrestres de México. p.p. 279-304. *In: Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución*. Compiladores: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, J. Fa. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, D. Meritt, Jr. S. Montiel and D. Coriel. 1993. Patterns of Frugivore Species Richness and Abundance in Forest Islands and in Agricultural Habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *In: T.H. Fleming and A. Estrada (eds). Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers. Belgium. *Vegetatio* 107/108: p.p. 245-257.
- Faaborg, J., M. Brittingham, T. Donovan and J. Blake. 1992. Habitat fragmentation in the temperate zone: a perspective for managers. p.p. 331-338. *In: Status and Management of Neotropical Migratory Birds*. Finch D. & P. Stangel (Eds.). Estes Park Center, YMCA of the Rockies, Colorado.
- Fleming, T.H. 1991. Fruti Plant-frugivore mutualism: the evolutionary theater and ecological play. *In: Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes and W.W. Benson (Eds). Plan-Animal interactions: evolutionary, ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley and Sons, Inc.

- Howe, H.F. 1979. Fear and frugivory. *American Naturalist* 114: 925-931.
- Howe, H. 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biol. Cons.* 30: p.p. 261-281.
- Howe, H. and G. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.* 3: 817-832.
- Howe, H.F. and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 1996. Campeche: datos por ejido y comunidad agraria. 1ª Ed. INEGI, México.
- Johnson, R.A., M.F. Willson, J.N. Thompson and R.I. Bertin. 1985. Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology* 66 (3): 819-827.
- JMP. 1995. Statistics and graphics guide. Version 3.1, SAS Institute Inc., Cary, NC. U.S.A.
- Jordano, P. 1984. Relaciones entre Plantas y Aves frugívoras en el Matorral Mediterráneo del Area de Doñana. Tesis profesional. Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad de Sevilla, Facultad de Biología. Sevilla, España.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am. Nat.* 129 (5): 657-677.
- Kantak, G.E. 1979. Observations on Some Fruit-eating Birds in Mexico. *Auk* 96: 183-186.
- Kattan, G. and H. Álvarez-López. 1996. Preservation and Management of Biodiversity in Fragmented Landscapes in the Colombian Andes. p.p. 3-18. *In: Forest Patches in tropical landscapes.* Schelhas, J. & R. Greenberg (Eds.). Island Press, Washington, D.C.
- Less, R. 1988. Manual de Análisis de Alimentos.
- Levey, D. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58 (4): 251-269 p.p.
- Levey, D. and G. Stiles. 1992. Evolutionary precursors of long-distance migration: resource availability and movements patterns in neotropical landbirds. *Am. Nat.* 140 (3): 447-476.
- Loiselle, B. A. and J.G. Blake. 1990. Diets of understory fruit-eating birds in Costa Rica: seasonality and resource abundance. p.p. 91-103. *In: Morrison, M.L., D.J. Ralph, J. Berner and J.R. Jehl, Jr. (Eds.). Avian Foraging: theory, methodology, and applications.* Studies in Avian Biology no. 13.
- Loiselle, B.A. and J.G. Blake. 1992. Population variation in a tropical bird community. Implications for conservation. *BioScience* 42(11): 838-845.
- Ludwig, J.A. and J.F. Reynolds. 1988. Statistical Ecology. A Primer on methods and computing. John Wiley & Sons, Inc. Canada.

- Lynch, J.F. and D.F. Whigham. 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, U.S.A. *Biological Conservation* 28: 287-324.
- Magurran, A. 1987. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Martínez del Río, C., H.G. Baker and I. Baker. 1992. Ecological and evolutionary implications of digestive processes: Birds preference and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48: 544-551.
- McCullag, P. and J.A. Nelder. 1989. *Generalized linear models*. Chapman and Hall, London.
- Meffe, G. and C. Ronald (Eds). 1997. Community-and Ecosystem- Level Conservation. *In: Principles of Conservation Biology*. 2ª ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sundeerland, Massachusetts. p.p. 235-267.
- Ministerio de Suministro y Servicios de Canadá (MSSC). 1994. *Bosque Modelo para Calakmul, Ecología Productiva*. Propuesta. Ottawa, Canadá.
- Miranda, F. 1958 (a). Rasgos Fisiográficos (de interés para los estudios biológicos). p.p. 161-173. *In: Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*, Cap. IV. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. Tomo II. Ed. Inst. Mex. Rec. Nat. Renov. A.C. México.
- Miranda, F. 1958 (b). Estudios acerca de la Vegetación. p.p. 213-271. *In: Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*, Cap. VI. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. Tomo II. Ed. Inst. Mex. Rec. Nat. Renov. A.C. México.
- Moermond, T.C. 1990. A functional approach to foraging: morphology, behaviour, and the capacity to exploit. p. p. 427-430. *In: Morrison, M.L., D.J. Ralph, J. Berner and J.R. Jehl, Jr. (Eds.). Avian Foraging: theory, methodology, and applications. Studies in Avian Biology no. 13.*
- Muenchow, G. 1986. Ecological use of failure time analysis. *Ecology* 67 (1): 246-250.
- Murcia, C. 1996. Forest fragmentation and the pollination of Neotropical plants. p.p. 19-36. *In: Forest Patches in tropical landscapes*. Schelhas, J. & R. Greenberg (Eds.) Island Press, Washington, D.C.
- Myers, N. 1991. Tropical Forest: Present Status and Future Outlook. *In: Tropical Forests and climate*. Eds. Myers, N. Kluwer Publishers, Dordecht.
- Nee, M. 1984. Flora de Veracruz. Ulmaceae. *Inst. Nac. Inv. sobre Rec. Biót. Jalapa, Veracruz*, 40: 28-33.
- Ornelas, F. and M.C. Arizmendi. 1995. Altitudinal Migration: Implications for the Conservation of the Neotropical Migrant Avifauna of Western Mexico. p.p. 98-112. *In: Conservation of Neotropical Migratory birds in Mexico*. Maine Agricultural and Forest Experiment Station. Miscellaneous Publication 727.
- Ortiz-Pulido, R. 1994. *Frugivoría y Dispersión de Semillas por Aves en el Morro de la Mancha, Veracruz*. Tesis Profesional.

- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde y S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32 (4): 473-488.
- Osborne, D. 1986. Análisis de los nutrientes de los alimentos. Ed. Acribia, S.A. España.
- Pennington, T.D. and J. Sarukhan. 1968. Manual para la Identificación de Campo de los Principales Árboles Tropicales de México. Inst. Nac. de Inv. For. y FAO. México.
- Pyke, D.A. and J.N. Thompson. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67 (1): 240-245.
- Primack, R. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc, Massachusetts.
- Robbins Ch., B. Dowell, D. Dawson, J. Colón, R. Estrada, A. Sutton, R. Sutton and D. Weyer. 1989. Comparison of Neotropical migrant landbird populations wintering in tropical forest, isolated forest fragments, and agricultural habitats. 207-220 p.p. *In: Ecology and Conservation of Neotropical Migrant Landbirds*. Eds. Hagan, J.M. and D.W. Johnston. Smithsonian Institution Press. Manomet Bird Observatory.
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 1996. Flora de Veracruz. Burseraceae. *Inst. Nac. Inv. sobre Rec. Biót. Jalapa, Veracruz*, 94: 21-29.
- Saunders, D., R. Hobbs and C. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Cons. Biol.* 5: 18-32.
- Schelhas, J. 1993. Fragmentos de Bosques en el Paisaje Tropical: preservando sus beneficios biológicos y humanos. p.p. 1- 46. *In: Los fragmentos de bosques en el paisaje tropical y la conservación de las aves migratorias*. Eds. Schelhas, J. & R. Greenberg. Migratory Bird Conservation Policy Paper No. 1. Smithsonian Migratory Bird Center, National Zoological Park, Washington, D.C.
- Schelhas, J. and R. Greenberg (Eds.). 1996. *Forest Patches in Tropical Landscapes*. Island Press, Washington, D.C.
- Snow, D.W. 1981. Tropical Frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13 (1): 1-14.
- Scott, P.E. and R.F. Martin. 1984. Avian consumers of *Bursera*, *Ficus* and *Ehretia* fruit in Yucatan. *Biotropica* 16 (4): 319-323.
- Sosa, V. 1979. Flora de Veracruz. Araliaceae. *Inst. Nac. Inv. sobre Rec. Biót. Jalapa, Veracruz*, 8: 7-13.
- S-PLUS. 1999. Student Edition 4.5, Brooks/Cole Publishing Company.
- Standley, P.C. and J.A. Steyermark. 1946a. Flora of Guatemala. Ulmaceae y Lauraceae. Published by Chicago Natural History Museum. *Fieldiana: Botany* 24 (IV): 8- 10; 317-323.
- Standley, P.C. and J.A. Steyermark. 1946b. Flora of Guatemala. Burseraceae. Published by Chicago Natural History Museum. *Fieldiana: Botany* 24 (V): 435-441.

- Standley, P.C. and Williams. 1947. Flora of Guatemala. Published by Chicago Natural History Museum Fieldiana: Botany 24: 4 -7.
- Stiles, G.W. 1993. The influence of pulp lipids on fruit preference by birds. *In*: T.H. Fleming and A. Estrada (eds). Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Kluwer Academic Publishers. Belgium. Vegetatio 107/108: p.p. 227-235.
- van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Second Ed. Springer-Verlag, New York, N.Y. U.S.A.
- Van der Werff, H. y F. Lorea. 1997. Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Familia Lauraceae. Inst. Ecol. A.C., Michoacán, México, 56: 32-36.
- van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. *In*: Gómez-Pompa y Del Amo (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas de Veracruz, México. II Ed. Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. México, D.F.
- Villaseñor, J. F. and R. Hutto. 1995. The importance of agricultural areas for the conservation of neotropical migratory landbirds in Western Mexico. 727: 59-80. *In*: Conservation of Neotropical Migratory birds in Mexico. Maine Agricultural and Forest Experiment Station. Miscellaneous Publication.
- Warkentin, I., R. Greenberg and J. Salgado. 1995. Songbird use of gallery woodlands in recently cleared and older settled landscapes of Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. Cons. Biol. 9(5): 1095-1106.
- Wheelwright, N.T. 1983. Fruits and the ecology of resplendent quetzals. Auk 100: 286-301.
- Wiens, J.A. 1989. The ecology of birds communities. Vol. 2 Processes and variations. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wiens, J.A. 1994. Habitat fragmentation: island v. landscape perspectives on bird conservation. Ibis 137: s97-s104.
- Wilcove, D.S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. Ecology 85: 1211-1214.
- Willson, M.F. 1986. Avian Frugivory and seed dispersal in Eastern North America. *In*: Johnston, R.F. (de.) Current Ornithology. Vol. 3. Plenum Press. New York.