

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

FRUGIVORÍA Y USO DEL HÁBITAT POR EL  
TROGON CITRINO (*Trogon citreolus*) EN EL  
BOSQUE TROPICAL SECO

## T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

MARÍA FELIX RAMOS ORDOÑEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. KATHERINE KENTON

MÉXICO, D.F.



Septiembre 2004

COORDINACIÓN



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 17 de agosto 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna Ramos Ordóñez María Felix, con número de cuenta 93197933, con la tesis titulada: "Frugivoría y uso del hábitat por el trogón citrino (*Trogon citreolus*) en el bosque tropical seco.", bajo la dirección de la Dra. Katherine Renton.

Presidente:	Dra. Maria del Coro Arizmendi Arriaga
Vocal:	Dr. Raúl Ortiz Pulido
Secretario:	Dra. Katherine Renton
Suplente:	Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo
Suplente:	Dr. Alfonso Valiente Banuet

Sin otro particular quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a, 30 de agosto del 2004



Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## **AGRADECIMIENTOS**

Para la realización de esta tesis se contó con las becas de posgrado otorgadas por el CONACYT y la Dirección General de Estudios de Posgrado, UNAM. Agradezco también a la Estación de Biología Chamela, del Instituto de Biología UNAM, por la beca de estancia otorgada para la realización del trabajo de campo y las facilidades otorgadas, a todo su personal. A la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), por los permisos de investigación (Oficios: SGPA/DGVVS/4177 y SGPA/DGVVS/02978).

A la Fundación Ecológica de Cuixmala A. C., por permitirme hacer uso de sus instalaciones durante los muestreos. A todos los que laboran en este sitio.

A mi directora de tesis Dra. Katherine Renton. A los miembros del Comité Tutoral Dra. María del Coro Arizmendi Arriga, y Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo y miembros del Jurado Dr. Raúl Ortiz Pulido y Dr. Alfonso Valiente Banuet por las revisiones y sugerencias hechas a este trabajo.

## INDICE GENERAL

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Variabilidad en los recursos y la comunidad de aves	3
La dispersión por endozoocoria	4
Plantas omitócoras	5
Aves frugívoras	6
Elementos de la interacción planta-animal y adaptación	7
Efectos de la ingestión de semillas por aves	8
Frugivoría por la familia Trogonidae	9
El trogon citrino ( <i>Trogon citreolus</i> Gould 1835)	10
Estado de conservación del bosque tropical deciduo	12
OBJETIVOS	14
HIPOTESIS	15
AREA DE ESTUDIO	16
Localización geográfica	16
Fisiografía y geología	18
Suelos e hidrología	19
Clima	19
Vegetación	21
METODOS	23
Disponibilidad de frutos: transectos de fenología	23
Utilización de hábitat y frutos	24
Puntos de conteo	24
Tasa de visita a los árboles	24
Tasa de consumo e intervalos de consumo de frutos	25
Pruebas de germinación de semillas	25

Análisis estadístico	27
RESULTADOS	29
Disponibilidad de frutos	29
Variación temporal	29
Variación espacial	31
Utilización de hábitat y frutos	34
Uso del hábitat	34
Tasa de visita a los árboles	34
Tasa de consumo e intervalos de consumo de frutos	36
Germinación de semillas	42
Porcentaje de germinación	42
Tiempo de germinación	43
DICUSION	45
Disponibilidad del recurso fruto	45
Variación espacio - temporal por el trogon citrino	46
Tiempo de visita y tasa de consumo de frutos	47
Efecto de la endozoocoria	50
La conservación	52
CONCLUSIONES	54
LITERATURA CITADA	55

## INDICE DE FIGURAS

	Pág
1. Localización de la Reserva de la Biosfera Chamela – Cuixmala.	17
2. Mapa de los senderos de la Estación de Biología Chamela.	18
3. Temperatura promedio y precipitación total mensual en Chamela-Cuixmala.	21
4. Variación temporal en el número de árboles y especies con frutos consumidos por el trogon citrino durante las temporadas seca (abr-jun) y lluviosa (jul-sep) de 2003, en el bosque tropical seco, obtenidos a partir de transectos de fenología mensuales.	29
5. Variación temporal en la suma del DAP y los rangos de abundancia de árboles con frutos consumidos por los trogones durante las temporadas seca (abr-jun) y lluviosa (jul-sep) de 2003, en el bosque tropical seco, obtenidos a partir de transectos de fenología mensuales.	30
6. Variación espacial en el número de árboles con frutos consumidos por los trogones en el bosque tropical seco durante abril-septiembre de 2003.	32
7. Variación espacial en la suma del diámetro a la altura del pecho (DAP) de árboles con frutos consumidos por los trogones en el bosque tropical seco durante abril-septiembre de 2003.	33
8. Variación espacial en la suma de rangos de abundancia de frutos consumidos por los trogones en el bosque tropical seco durante abril-septiembre de 2003.	33
9. Promedio de abundancia relativa de trogones por tipo de bosque acompañado del error estándar, datos obtenidos a partir de 50 puntos de conteo mensuales de 10 minutos de duración, durante abril-septiembre de 2003 en el bosque tropical seco.	35
10. Frecuencias de duración de las visitas realizadas por los trogones, obtenidas a partir de las observaciones en siete especies de plantas en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.	41
11. Número total de frutos consumidos durante los periodos de tiempo de visita por los trogones, obtenidos a partir de las observaciones en siete especies de plantas en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.	41
12. Porcentaje acumulado de semillas germinadas provenientes de heces de los trogones y de frutos, las semillas fueron obtenidas durante observaciones en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.	44

## INDICE DE CUADROS

	Pág
1. Fenograma mensual de especies de plantas con frutos consumidos por los trogones durante abril-septiembre de 2003 en el bosque tropical seco de la EBCH.	31
2. Especies de plantas visitadas por el trogon citrino, esfuerzo de observación realizado por especie de planta y tipo de hábitat en el que se encontraba.	35
3. Datos de visita y consumo de frutos por el trogon citrino y otras aves. Porcentaje y número de frutos consumidos por especies, porcentaje y número de visitas hechas por especie, obtenidos a partir de especies observadas en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.	37
4. Datos de visita y consumo de frutos por el trogon y otras aves. Promedio de individuos por especie de planta con su respectiva desviación estándar ( $\pm$ ), y número promedio de frutos consumidos por individuo $\pm$ su desviación estándar, obtenidos a partir de especies observadas en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.	38
5. Tasa de consumo (frutos/min) promedio con su respectiva desviación estándar ( $\pm$ ) a partir de especies observadas en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.	39
6. Tiempo promedio (min) transcurrido entre el consumo de un fruto y el siguiente (intervalo de consumo) con su respectiva desviación estándar ( $\pm$ ), intervalo de consumo máximo (min) y frutos totales consumidos por el trogon citrino en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.	40
7. Prueba de Kruskal-Wallis con ajuste de Bonferroni comparando el tiempo de germinación para semillas con y sin endozoocoria y número de semillas utilizadas.	43



## RESUMEN

El *Trogon citreolus* (Trogon citrino) es una especie endémica del oeste de México considerada como frugívora especialista. En este trabajo se determinó el uso del hábitat y la actividad frugívora del trogon citrino con relación a la disponibilidad de los recursos alimenticios durante las temporadas seca y lluviosa en el bosque caducifolio y subcaducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, durante el año 2003. Se evaluó el efecto de la endozoocoria en el porcentaje y tiempo de germinación de semillas consumidas por los trogones. La disponibilidad de frutos fue mayor en el bosque subcaducifolio en comparación con el caducifolio durante la estación seca, hacia las lluvias la disponibilidad fue similar en ambos tipos de bosque. Durante la temporada seca la disponibilidad de frutos en ambos bosques fue menor en comparación con las lluvias. La abundancia de los trogones varió significativamente entre tipos de bosque y épocas del año. Durante las lluvias el número de trogones aumentó con respecto a la temporada seca, sin embargo en ambas temporadas la mayor abundancia de trogones ocurrió en el bosque subcaducifolio. Se observó un total de siete especies de árboles que fueron visitados por 12 especies de aves incluyendo al trogon. El 72% de los trogones visitaron los árboles en intervalos de 1-10 minutos de duración. Del total de frutos consumidos, el 51% fueron ingeridos en visitas con una duración menor a 10 minutos. Durante la época seca, los trogones realizaron visitas más largas a los árboles, hasta 30 minutos de duración, mientras que en la temporada lluviosa la mayoría de las visitas tuvieron una duración menor a 5 minutos, con un tiempo máximo de visita reducido de 15 minutos. En todas las especies de plantas, el trogon presentó la mayor tasa de consumo ( $0.6 \pm 0.1$  a  $5.8 \pm 1.2$  frutos/minuto) en comparación con 11 especies de aves. Las semillas que pasaron por el tracto digestivo de los trogones germinaron significativamente más rápido que las semillas provenientes de los frutos de 5 especies de plantas, aunque no hubo diferencias en el porcentaje de germinación de ambos grupos de semillas. El presente estudio contribuye al conocimiento del trogon citrino como una especie frugívora dispersora importante en la dinámica del bosque tropical seco dada su alta tasa de visitación y consumo de frutos, particularmente en especies de plantas ornitócoras. Este trabajo indica que la variación espacio-temporal en la disponibilidad de frutos tiene consecuencias para la distribución y movimientos de los trogones dentro y fuera de la reserva.

## ABSTRACT

The Citreoline Trogon (*Trogon citreolus*) is endemic to the Pacific coast of Mexico. This study determined the pattern of habitat use and frugivore activity by the Citreoline Trogon in relation to food resource availability during the dry and rainy seasons of 2003, in the tropical dry forest of the Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. The study also evaluated the effect of ingestion by trogons on seed germination. There was significant temporal and spatial variation in fruit resource availability for trogons between forest types and seasons of the year. Fruit availability was greater in both deciduous and semi-deciduous forest during the rainy season compared to the dry season. During the dry season, fruit was most abundant in semi-deciduous forest compared to deciduous forest, whereas fruit abundance was similar in both forest types during the rainy season. The critical period of fruit resource scarcity occurred during May-June at the end of the long dry season. There was also significant temporal and spatial variability in trogon abundance. During the rainy season, the number trogons increased in relation to the dry season, although in both seasons trogon abundance was greater in semi-deciduous forest. Observations were conducted on 7 tree species, which were visited by 12 species of birds, including the Citreoline Trogon. Citreoline trogons were observed to consume the fruit of 7 tree species, with 72% of feeding visits by trogons being of 1-10 min duration. Of the total number of fruits consumed by trogons, 51% were eaten in visits of less than 10 min duration. During the dry season, trogons presented longer feeding visits to fruiting trees with a maximum visit time of 30 min, whereas during the rainy season the majority of feeding visits by trogons were less than 5 mins duration, with a maximum visit time of 15 min. For all food plant species, the Citreoline Trogon presented the greatest rate of consumption ( $0.6 \pm 0.1$  a  $5.8 \pm 1.2$  fruits/min) in comparison with 11 other bird species. In experiments with 5 plant species, seeds ingested by trogons demonstrated significantly more rapid germination times than seeds extracted from fruits. However, percent germination of seeds did not differ between seeds ingested by trogons and seeds extracted from fruits. The Citreoline Trogon is a frugivorous bird species which may play an important role in the dynamics of tropical dry forest, given its high rate of visitation and fruit consumption in fruiting trees. Temporal and spatial variability in fruit resource availability may also influence the distribution and movements of the Citreoline Trogon.



## INTRODUCCIÓN

### **Variabilidad en los recursos y la comunidad de aves**

Los ambientes varían espacial y temporalmente, y las especies de animales tienen historias de vida adaptadas a esa estacionalidad (Colwell 1974; Wiens 1976, 1985; Karr y Freemark 1985; Fleming 1992). En el bosque tropical caducifolio hay una marcada variación estacional en la fenología y fructificación de los árboles (Bullock y Solís-Magallanes 1990; Renton 1998; Valenzuela 1998), lo cual tiene consecuencias para las comunidades de animales que se alimentan de los mismos. Por otra parte, la alta tasa de deforestación del bosque tropical seco durante los últimos años ha resultado en un mosaico de fragmentos de bosque y tierras cultivadas. Esta situación tiene implicaciones fundamentales para la conservación de la biodiversidad, ya que las especies utilizan y dependen de diferentes hábitats durante períodos críticos del año (Renton 1998, 2001). Por lo tanto, el conocimiento de los requerimientos de área, movimientos regionales, y uso de hábitat durante los ciclos anuales en especies claves es esencial para poder predecir el impacto de la fragmentación del hábitat (Lord y Norton 1990; Dale et al. 1994; Wiens 1994), y para mantener ecosistemas funcionales en el diseño de los sistemas de áreas protegidas (Powell y Bjork 1995; Miller et al. 1999).

Para la comunidad de aves frugívoras, las variaciones temporales y espaciales en su abundancia parecen corresponder a variaciones en la disponibilidad de recursos alimenticios entre diferentes hábitats a través del año (Levey 1988; Blake y Loiselle 1991; Loiselle y Blake 1991, 1992, 1994; Poulin et al. 1993). La mayoría de estos estudios se llevaron a cabo en comunidades de aves del sotobosque, con pocos estudios sobre especies de aves del dosel. Los árboles del dosel muestran una estacionalidad en su fenología más marcada que los árboles en el sotobosque (Frankie et al. 1974; Opler et al. 1980), por lo cual se puede predecir que la variabilidad temporal y espacial en las aves del dosel es mayor que en las aves del sotobosque (Pearson 1971; Karr 1976). La abundancia de aves frugívoras está claramente relacionada al suplemento de frutos como recurso. De dos



estudios en Costa Rica, se tiene evidencia de que la abundancia de una comunidad de aves frugívoras está correlacionada en ambas escalas, espacial y temporal, a la abundancia de frutos dentro de diferentes tipos de vegetación (Levey 1988; Loiselle y Blake 1991). Sin embargo, aunque hay evidencia a nivel comunidad, esta relación ha sido poco probada a nivel de especie (Ortiz-Pulido 2000).

### **La dispersión por endozoocoria**

Un gran número de plantas mantienen una relación de mutualismo con animales de la que se deriva la dispersión de sus semillas. Estas plantas generalmente producen frutos carnosos como bayas o drupas, o estructuras funcionalmente análogas consistentes en alguna combinación de semillas con una parte comestible (Herrera 2001). Estos frutos son tragados por los animales, en un proceso llamado endozoocoria, en el cual digieren la parte comestible y descartan las semillas intactas y en condiciones adecuadas para germinar (Jordano 1992). Los frutos aptos para la endozoocoria presentan características especiales, como partes comestibles y semillas con protección especial contra daños químicos o físicos (Cipollini y Levey 1997). Howe (1981) sugiere que la selección natural favorece a las plantas que atraen un gran número y variedad de agentes dispersores, de esta manera se logra una regeneración natural de las especies de plantas, pues estos agentes dispersores las esparcen en una gran variedad de sitios. Tal atracción incluye frutos con síndrome endozoocoro, el cual puede distinguirse por el color contrastante de los frutos en relación a la vegetación, pulpa carnososa y semillas con exocarpo duro (Howe y Westley 1988 en Ortiz-Pulido et al. 2000). En comparación con otros animales terrestres, las aves representan algunos de los vertebrados frugívoros más especializados como dispersores de semillas en términos de cantidad dispersada y distancia de transporte para la comunidad de plantas zoocoras. Esto es debido en parte a la gran movilidad de las aves, su alimentación, y el tiempo de retención de las semillas que ingieren (Ortiz-Pulido et al. 2000). Para poder entender el efecto que tienen las aves frugívoras en la dinámica de la dispersión de semillas, es necesario conocer cuatro puntos: las especies de aves y plantas que están interactuando; sus características particulares; la interacción de ambos grupos de especies en diferentes escalas espaciales y temporales; y el resultado de esta interacción (Ortiz-Pulido et al. 2000).



## **Plantas ornitócoras**

Se llama ornitócoras a aquellas plantas con frutos consumidos por aves (Ortiz-Pulido et al. 2000). La dispersión de semillas por diferentes medios permite a las plantas colonizar nuevos sitios, evitar la competencia intraespecífica y la alta depredación (Begon et al. 1986; García 1991; Granados 1994; Ortiz-Pulido 1994). Algunas familias con representantes ornitócoros son: Meliaceae (Leck 1969, 1972), Lauraceae (Santana y Milligan 1984), Rubiaceae, Moraceae, Apocynaceae, Burseraceae y Loranthaceae entre otras (Ortiz-Pulido et al. 2000). Según Jordano (1992), las especies dispersadas por vertebrados se concentran en los ecosistemas tropicales, por encima de los mediterráneos y templados. La mayoría de los estudios relacionados con plantas zoocoras se refieren a interacciones planta-animal, con una clara tendencia hacia la parte animal. En otros casos, se han estudiado los efectos de la dispersión sobre la población de plantas, la proporción de nutrientes en las semillas o frutos, la dieta de las aves durante la migración y estacionalmente (Howe y Estabook 1977; Livingston 1972; Baird 1980; Howe 1984; Rebon 1987; Pérez 2000). La participación de una especie animal en la dispersión de semillas se evalúa considerando la efectividad, que es la contribución que el agente dispersor hace a la futura reproducción de la planta (Schupp 1993). La efectividad se define por la cantidad de semillas removidas y por la calidad de dispersión. La cantidad de semillas dispersadas depende del número de visitas hechas a la planta y el número de semillas dispersadas por visita. La calidad por su parte, está dada en función al tratamiento que reciben las semillas en la boca y el tracto digestivo, además de la distancia a lo cual son dispersadas las semillas y las condiciones microambientales que existen donde el agente dispersor deposita las semillas (Schupp 1993; Loiselle y Blake 1999). La efectividad varía entre especies, dependiendo de la abundancia de los dispersores, de la importancia del fruto en la dieta y de su disponibilidad (Schupp 1993; Izhaki et al. 1995; Loiselle y Blake 1999). El estudio de los factores que intervienen en la dispersión de semillas permite explicar, en parte, los patrones de distribución y abundancia de las plantas, además de proporcionar información para la conservación de las especies (Pérez 2000).



## **Aves frugívoras**

Son consideradas aves frugívoras aquellas que se alimentan los frutos. A fecha no se ha encontrado ninguna especie que incluya sólo frutos en su dieta pero existen varias cuya dieta esta compuesta principalmente por frutos. Aún cuando en estado adulto se alimenten casi exclusivamente de frutos, generalmente alimentan con insectos a sus pollos. La proporción de frugívoros en un sitio determinado está influenciada por la cantidad de alimento en un tiempo determinado (Rebon 1987).

Moermond y Denslow (1985) proponen una clasificación de los frugívoros de acuerdo a la naturaleza de las fuentes alternativas de proteínas (semillas e invertebrados): frugívoros que se alimentan de semillas, y frugívoros insectívoros. Así, en la primera categoría se incluyen las especies que se alimentan tanto de semillas como de pulpa en tanto que en la segunda categoría, la incorporación de frutos dentro de la dieta de un insectívoro se da aparentemente más fácil y rápidamente que la incorporación de insectos a la dieta de un frugívoro. A menudo, las aves que son insectívoras en sus áreas de reproducción son altamente frugívoras en los trópicos durante la migración (Moermond y Denslow 1985), pudiendo llegar a ser importantes dispersores de semillas (Leck 1972; Howe y Van der Kerkhove 1980). Los frugívoros dispersantes de semillas (mutualistas), llegan a desarrollar una dieta mucho más intensamente frugívora que otras especies que también consumen frutos pero que realmente son depredadores de las semillas que ingieren (Herrera 2001). Las familias Ramphastidae, Cotingidae y Trogonidae son consideradas como frugívoras especialistas de los neotrópicos en términos de la cantidad y frecuencia con que incluyen frutos en la dieta (Santana y Milligan 1984).

La mayoría de las aves frugívoras no se centran en una o pocas especies de frutos, sino que la sobreposición dietética es amplia (Eisenman 1961), de modo que las estructuras usadas directamente para "capturar" y manipular frutos no exhiben un patrón común. Sin embargo, aunque existen diferencias, se observa que los frugívoros dispersantes tienden a tener picos más anchos y planos que los depredadores de semillas, y a tener una boca más ancha entre las comisuras en relación a la anchura del pico (Herrera 1984a; Jordano 1987). Las familias



Cotingidae, Pipridae, Trogonidae y Tyrannidae muestran similitudes morfológicas relacionadas con el forrajeo: alas cortas y anchas, abertura del pico ancha, pico corto y plano, así como musculatura comparativamente pequeña (Moermond et al. 1986). De acuerdo con las características del pico, los frutos son consumidos de varios modos: tragados enteros, consumidos en pedazos (cuando se trata de frutos muy grandes) o macerados, esto es, con manejo del fruto en el pico (Rebón 1987).

Las familias que toman los frutos enteros son Ptilonotidae, Turdinae, Ramphastidae (Moermond y Denslow 1985; Levey 1987), Cotingidae, Pipridae, Trogonidae (Moermond 1983) y algunas especies de la familia Vireonidae (Leck 1969). Para estas especies se ha demostrado que la presencia de semillas en el tracto digestivo impide una rápida y eficiente ingestión de frutos, sin embargo, requieren mucho menos tiempo en el manejo de frutos en el pico y las semillas son procesadas y defecadas o regurgitadas en algunos casos (Levey 1987). Este es un proceso lento, pero incluye un incremento en la pulpa aprovechada (Sorensen 1984). El peso seco de material nutritivo que puede obtenerse por unidad de masa de fruto ingerido es muy bajo, ya que está diluido por un alto contenido de agua y por la existencia de semillas no digeribles. Por este motivo, la capacidad para procesar rápidamente los frutos ingeridos en el tracto digestivo es un requisito esencial para que los frugívoros dispersantes puedan explotar este alimento abundante en exceso pero de escaso valor energético (Herrera 1984a). Asimismo, se ha demostrado que no importa que la pulpa contenga compuestos amargos (alcaloides) ya que el ave carece de receptores en la boca similares a los encontrados en mamíferos (Levey 1987).

### **Elementos de la interacción planta-animal y adaptación**

Del lado de la planta se deben destacar aspectos fenológicos como maduración y características de los frutos, especialmente tamaño y composición nutritiva de la pulpa. En algunos estudios se ha observado una estrecha coincidencia entre las curvas estacionales de abundancia de aves dispersoras y las de producción y/o disponibilidad de frutos (Herrera 1984b; Jordano 1985). Además de la coincidencia temporal entre la disponibilidad de frutos



y los dispersantes, también hay elementos de coincidencia espacial. Por ejemplo, el tamaño de los frutos y el tamaño corporal de las aves están correlacionados entre tipos de hábitat (Herrera 1985). Frutos y frugívoros de pequeño tamaño predominan en hábitats de llanura, mientras que en hábitats de montaña, tanto los frutos como los frugívoros son de mayor tamaño (Herrera 1995). Las características nutritivas de los frutos también son importantes. Aquellos con una buena cantidad de lípidos son esenciales para el mantenimiento de una dieta intensamente frugívora (Izhaki y Safriel 1989; Debussche e Isenmann 1985; Herrera 1987; Jordano 1989). El valor nutritivo de los frutos está relacionado significativamente con el período del año en que se produce la maduración. El contenido de agua de la pulpa disminuye en la dirección verano-otoño-invierno, mientras que el contenido de lípidos sigue justamente el curso contrario, alcanzando el valor máximo entre las especies que fructifican en invierno (Herrera 1995). Otro elemento fundamental es la capacidad de los frugívoros para pasar de una dieta insectívora a mantener otra casi exclusivamente frugívora; este cambio está, al menos en algunas especies, controlado por un ritmo endógeno de preferencias alimenticias (Berthold 1976; Bairlein y Gwinner 1994).

Algunas de las características de plantas y animales ya mencionadas han sido interpretadas como el resultado de adaptaciones recíprocas, fruto de presiones selectivas ejercidas mutuamente. En el caso de las aves, los movimientos espaciales, el ritmo estacional de preferencias alimenticias, la tolerancia a los compuestos secundarios que con frecuencia presentan los frutos, y otros aspectos de su fisiología digestiva, parecen ser rasgos que evolucionaron en relación con el comportamiento frugívoro. Sin embargo, las plantas no parecen haber evolucionado en relación a su interacción actual con los dispersores, sino que reflejan la influencia de las correlaciones filogenéticas y las contingencias históricas (Herrera 1995).

### **Efectos de la ingestión de semillas por aves**

Se ha propuesto que la pulpa del fruto que es consumido por el frugívoro puede contener inhibidores de la germinación e inductores de latencia, mismos que son eliminados por el proceso de digestión (Mayer y Poljakoff-Mayber 1975; Bradbeer 1988;



Cipollini y Levey 1997). En algunas plantas, cuando las semillas son ingeridas se incrementa la germinación (Traveset y Willson 1997; Barnea et al. 1991; Clout y Tilley 1992). Este fenómeno, sin embargo, ha tenido más éxito en condiciones de laboratorio, sin tener resultados significativos en condiciones de invernadero (Barnea et al. 1991; Traveset et al. 2001a).

Figueroa y Castro (2002) determinaron que la ingestión de semillas por las aves no afecta negativamente la capacidad de germinación de las mismas y proponen que la ausencia de germinación en semillas no ingeridas se debe a la presencia de un inhibidor en la pulpa del fruto y a que la misma pulpa no permite la incidencia apropiada de luz. Otros estudios han sugerido que la ingestión de semillas aumenta la germinación debido a modificaciones en la estructura de la cubierta de la semilla (Agami y Waisel 1988; Barnea et al. 1990; Izhaki y Safriel 1990). Traveset et al. (2001a) indican que en muchos casos el éxito de la germinación radica en los nutrientes que se encuentran en la materia fecal, especialmente en las heces de mamíferos y en menor cantidad en las heces de las aves.

### **Frugivoría por la familia Trogonidae**

La familia Trogonidae (orden Trogoniformes) tiene representantes frugívoros especializados (Leck 1969; Snow 1981; Moermond 1983; Wheelwright 1983) que muy probablemente juegan un papel importante como dispersores de semillas en las selvas tropicales (Howe 1981). En México encontramos tres géneros y nueve especies de trogonidos (AOU 2003). En general habitan zonas boscosas y tropicales, bosques mesófilos de montaña, de pino-encino, bosques abiertos, crecimiento secundario, manglares, bosques deciduos y matorrales (Howard y Moore 1980; Peterson y Chalif 1989; Howell y Webb 1995; AOU 2003).

De los trogones mexicanos, tres especies se consideran insectívoras frugívoras (IF): el Trogon mexicano, *Trogon mexicanus* (Blake y Hanson 1942); el Trogon orejón, *Euptilotis neoxemus* (Marshall 1957; Collar et al. 1992); y el Trogon violáceo, *T. violaceus* (Skutch 1972; Remsen et al. 1993). La mayoría de las especies de trogones mexicanos se



consideran frugívoros insectívoros (FI), alimentándose principalmente de frutos con algunos insectos durante el periodo de reproducción (Rebon 1987). El trogon cabeza negra (*T. melanocephalus*) presenta una dieta mixta (FI), (Rebon 1987), ya que atrapa insectos y consume frutos con arilo, además de bayas y drupas (Stiles y Skutch 1989; Remsen et al. 1993). Los trogones elegantes (*T. elegans*) (FI), se alimentan de bayas, pulpa de frutas, insectos (saltamontes, pequeños escarabajos) y orugas que capturan del follaje (Lambourne 1992; Stiles y Skutch 1989). El trogón de collar (*T. collaris*) se alimenta de frutas e insectos de cuerpo blando (FI) (Álvarez del Toro 1980), aunque Remsen et al. (1993) señalan que es predominantemente insectívoro.

*Trogon massena* o trogon cola oscura se alimenta de pequeños frutos (bayas o semillas ariladas) que arranca con fuerza en el vuelo. Los frutos de algunas palmas contribuyen en gran parte en la dieta de esta especie, y durante la digestión, la capa externa y suave de las semillas son regurgitadas (Remsen et al. 1993). En *Virola* spp y otros árboles de la familia Myristicaceae que son consumidos por su aromático arilo rojo, las semillas no son digeridas (Howe 1981). Esta especie complementa su alimentación con pequeños vertebrados, orugas e insectos maduros capturados en el follaje durante el vuelo (Skutch 1972; Stiles y Skutch 1989; Remsen et al. 1993).

El Quetzal (*Pharomacrus mocino*), que incluye en su dieta 41 especies de plantas, es considerado un frugívoro especializado (F) (Wheelwright 1983; Ávila y Hernández 1990). La mayoría de los frutos consumidos son drupas y pertenecen a la familia Lauraceae, constituyendo más del 50% de la dieta y con la cual hay una mutua dependencia (Wheelwright 1983; Avila y Hernández 1990; Santana y Chávez 2000).

### **El trogon citrino (*Trogon citreolus* Gould 1835)**

#### Morfología

Se caracteriza por su pecho amarillo, y un color en general blanco debajo de la cola. Hay dimorfismo sexual; en el macho el lado dorsal tiene un color verde azulado iridiscente, mientras que en la hembra es gris oscuro. Es un ave de tamaño mediano que mide 26.5–28



cm de cabeza a cola (Howell y Webb 1995). El pico es corto, ancho y presenta muescas en el borde para sostener su comida, con cerdas o vibrisas en la base. El plumaje es suave, denso, frágil, las plumas están débilmente insertadas, pues solo con tocarlas pueden desprenderse. Las patas son heterodáctilas (dos dedos dirigidos hacia delante y dos hacia atrás) lo que les permite pasar mucho tiempo perchados. Los tarsos están emplumados, y las alas son cortas y redondeadas, con la cola larga y graduada (Ávila y Hernández 1990). En Chamela-Cuixmala, 14 individuos midieron ( $x \pm DE$ ): pico  $18 \pm 1.6$  mm, tarso  $18.8 \pm 1.2$  mm, cuerda  $128 \pm 4.3$  mm y peso  $68 \pm 6$  g (Renton y Vega-Rivera 2002).

### Distribución

El Trogon citrino es una especie endémica del oeste de México que se distribuye por las tierras bajas costeras desde Sinaloa hasta Chiapas (Howell y Webb 1995). Se ha localizado ocupando zonas áridas con bosque tropical deciduo, bosque de galería y bosque secundario, desde el nivel del mar hasta los 1000 m (Johnsgard 2000). Es uno de los residentes frugívoros más abundantes en la selva tropical de la costa oeste del país (Arizmendi et al. 1990). Datos preliminares indican que durante la época seca el trogon utiliza un área de 14 a 300 ha, haciendo un uso más intensivo de un área de  $10 \pm 5$  ha (Renton y Vega-Rivera 2002). Asimismo se ha observado que al final de la época seca, los trogones realizan una migración estacional, probablemente como respuesta a la sequía, saliendo de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala durante  $36 \pm 3$  días y regresando a la reserva poco después de que las lluvias han comenzado (Renton y Vega-Rivera 2002).

### Alimentación

En la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala se ha registrado al trogon citrino consumiendo los frutos de 25 especies correspondientes a 18 familias de plantas (Eguiarte y Martínez del Río 1985; Berlanga 1991; Renton y Vega-Rivera 2002). Durante la época seca los componentes principales de su dieta incluyen frutos de *Chlorophora tinctoria*, *Coccoloba barbadensis*, *C. liebmanii*, *Ficus pertusa*, *F. cotinifolia*, *Forchhammeria pallida*, *Forestiera rhamnifolia*, *Licaria nayaritensis*, *Paullinia sessiliflora*, *Recchia mexicana*, *Comocladia engleriana*, *Trichostigma octandrum*, *Spondias purpurea*,



*Pithecellobium dulce* y *Pistacia vera* (Eguiarte y Martínez del Río 1985; Berlanga 1991; Morán 2002; Renton y Vega-Rivera 2002). A finales de las lluvias, la dieta incluye frutos de *Bursera* spp., *Celtis iguanae*, *Chlorophora tinctoria*, *Guapira* spp., y *Hamelia versicolor*, en adición a los frutos de *Ficus* spp. (Renton y Vega-Rivera 2002).

El Trogon citrino se considera un frugívoro especializado, aunque como en otros trogones los insectos probablemente comprenden una proporción de la dieta, especialmente durante el periodo reproductivo para el mantenimiento de los pollos (León 2000). A este respecto, Huerta (1994) indica que a lo largo del año existen tres modalidades diferentes de alimentación: de febrero a junio el alimento es básicamente de frutos, de julio a octubre son insectos y de noviembre a enero tanto insectos como frutos. Según Morán (2002) la principal fuente alimenticia del trogon citrino son los frutos de *Ficus* y puede ser una especie muy importante en la dispersión de las semillas de las plantas que consume.

### **Estado de conservación del bosque tropical deciduo**

El bosque tropical seco es considerado uno de los tipos de asociación vegetal más amenazados en el mundo y es, por tanto, prioritaria su conservación (Janzen 1988; Masera et al. 1997; Trejo y Dirzo 2000). En 1981 se estimaba que este tipo de vegetación cubría un 12.4% del territorio nacional (SAHOP 1981), mientras que en 1992 se registró una cobertura de 6.98% (SARH 1992). Esto indica que en sólo una década hubo una reducción de 43.7% de la cobertura original del bosque tropical deciduo. Durante la última década, el 73% de la cobertura original de bosque tropical del país ha sido alterada en diferente grado y solo el 27% restante se encuentra relativamente bien conservada (Trejo y Dirzo 2000). Particularmente, el incremento de las zonas agrícolas y ganaderas se considera como la principal causa de destrucción y modificación del bosque tropical deciduo (Maass 1995; Challenger 1998).

En 1994, el bosque tropical deciduo ocupaba el 8° lugar en riqueza de vertebrados mesoamericanos (Flores y Gerez 1994). Rzedowski (1992a, b) estima que esta asociación tiene 6,000 especies de fanerógamas, de las que el 40% son endémicas a México.



Asimismo, el 33% de las especies de vertebrados conocidos en México habitan este tipo de vegetación y de las 796 especies endémicas de México, 31% son encontradas en el BTC y 11% se distribuyen exclusivamente en este bosque (Ceballos y García 1995). La flora del estado de Jalisco se calcula en 7,500 especies (McVaugh 1974). Las reservas de la biosfera de Sierra de Manantlán y de Chamela-Cuixmala han sido reconocidas como centro de diversidad de plantas (Groombridge 1992). Por otro lado, los ecosistemas Jaliscienses soportan una gran cantidad de especies de aves que son de suma importancia en las cadenas tróficas de la vertiente del Pacífico mexicano (Espinosa 1999; Ramos 2002). Sin embargo, a pesar de que estos sitios albergan una gran biodiversidad, existe poca información sobre la interacción y función de las especies endémicas en estos ecosistemas.

El trogon citrino es de las principales aves frugívoras en las selvas del vertiente Pacífico, pero existe poca información sobre sus movimientos, utilización del hábitat, y su papel como dispersora de semillas en el bosque tropical seco. El presente trabajo, (1) muestra la variación espacio-temporal en la disponibilidad de frutos consumidos por el trogon; (2) evalúa la abundancia relativa del trogon citrino con relación a la disponibilidad de frutos, durante las temporadas seca y lluviosa en el bosque tropical seco; (3) establece si se trata de una especie frugívora especializada mediante la intensidad de su actividad frugívora y; (4) determina el efecto del procesamiento por endozoocoria sobre la velocidad y tasa de germinación de las semillas que el trogon consume.

## OBJETIVOS

### General:

Determinar el uso del hábitat por el trogon citrino (*Trogon citreolus*) y su importancia como especie frugívora en el bosque tropical seco.

### Particulares:

1. Determinar la variación temporal y espacial en la disponibilidad de frutos para el trogon citrino en el bosque tropical seco.
2. Establecer la utilización del hábitat del trogon citrino en el bosque tropical seco en función de la disponibilidad de frutos.
3. Establecer si el trogon citrino es un ave frugívora dispersante en términos de la cantidad de semillas que remueve.
4. Determinar el efecto del procesamiento por endozoocoria sobre el tiempo y porcentaje de germinación de las semillas de plantas consumidas por los trogones.



## **HIPOTESIS**

1. La disponibilidad de frutos en el bosque tropical seco es menor durante la época seca en comparación con la época lluviosa.
2. La disponibilidad de frutos en el bosque tropical seco es mayor en el bosque subcaducifolio en comparación con el caducifolio.
3. El trogon citrino presentara mayor actividad en hábitats con mayor disponibilidad de frutos.
4. Los trogones presentan una alta tasa de visita y consumo de frutos en los árboles en fructificación en comparación con otras especies de aves diurnas.
5. El porcentaje de germinación de las semillas es mayor para las semillas ingeridas por el trogon en comparación con las que provienen directamente del fruto.
6. El tiempo en que tardan las semillas en germinar es menor para las semillas que pasaron por el tracto digestivo de los trogones en comparación con las semillas provenientes del fruto.



## ÁREA DE ESTUDIO

### Localización geográfica

El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Municipio de La Huerta, Jalisco ( $19^{\circ}40'N-105^{\circ}13'O$ ,  $19^{\circ}25'N-104^{\circ}57'O$ ), la altitud varía entre 20 y 520 m sobre el nivel del mar. En su mayoría, las observaciones se realizaron dentro de la Reserva, en la Estación de Biología Chamela (EBCH), el arroyo Careyes y dentro de los terrenos de la Fundación Cuixmala. Durante la época seca se hicieron observaciones en el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, a 15 km al norte de la Reserva (Fig. 1).

La reserva comprende una parte de la costa del estado de Jalisco, principalmente entre el Río San Nicolás al norte y el Río Cuitzmala al sur. Tiene una extensión de 13,142 ha y está formada por cuatro zonas núcleo que corresponden al 80% de su extensión, y una zona de amortiguamiento de 4934 ha (DOF 1994). Además del bosque tropical caducifolio, la reserva incluye pequeñas áreas de selva mediana subcaducifolia, manglar, vegetación acuática de lagunas y esteros, vegetación riparia, dunas costeras y matorral xerófilo (DOF 1994).

La EBCH está cubierta principalmente por selva baja caducifolia y zonas de selva mediana subcaducifolia en las partes planas y los arroyos grandes más húmedos (Lott 1993), cuenta con 4 km de caminos transitables en vehículo, 7 km de veredas para transitar a pie y cinco torres de observación que sobrepasan el dosel de la vegetación (Fig. 2).

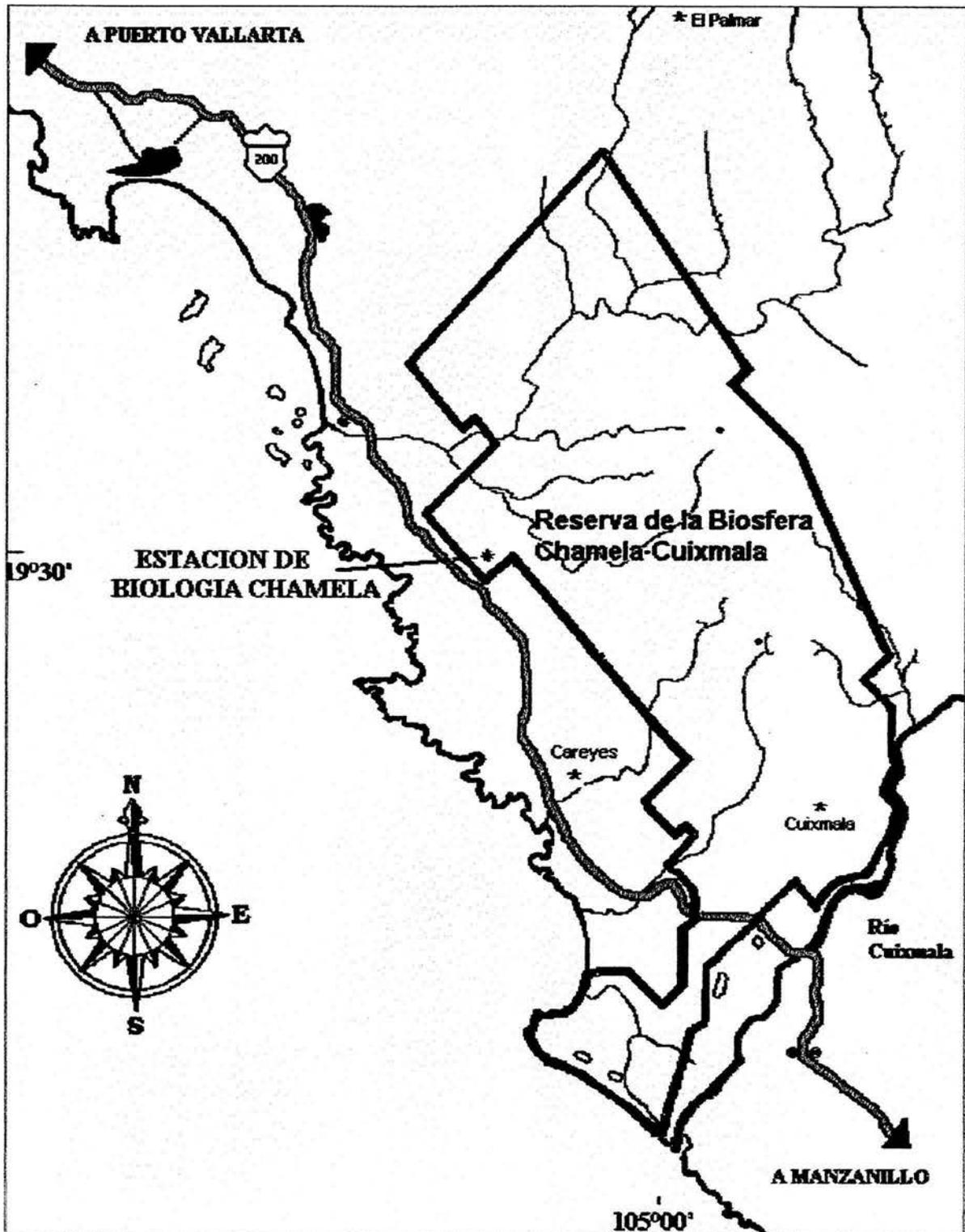


Figura 1. Localización de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala

Fuente: Carta Topográfica Manzanillo, Colima, Jalisco. 1:250,000 (INEGI 1994).

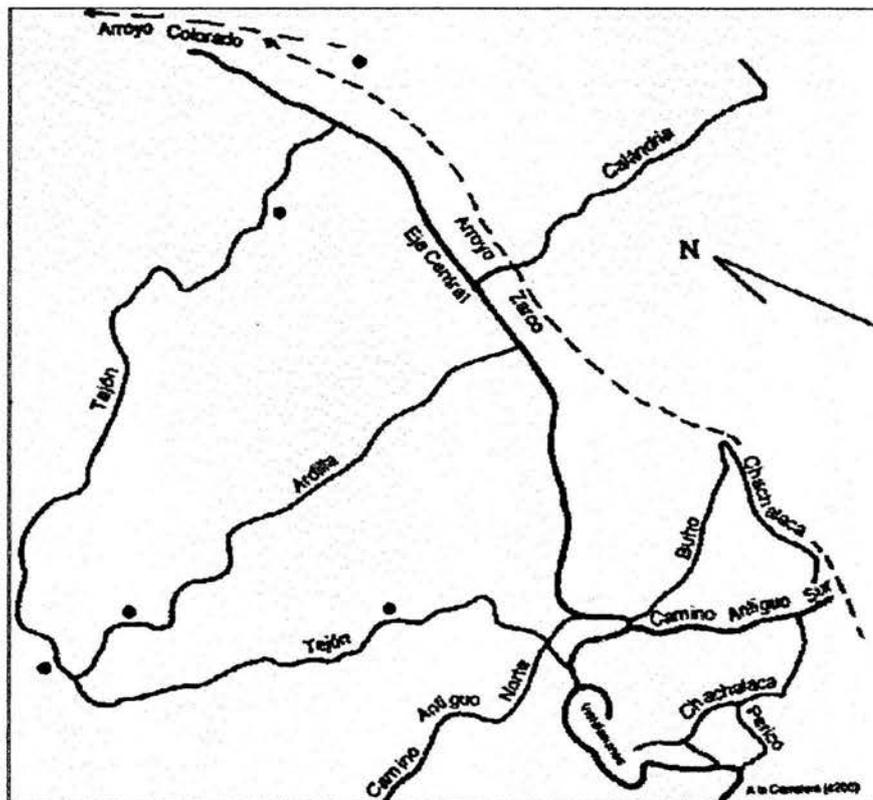


Figura 2. Mapa de los senderos de investigación de la Estación de Biología Chamela (IB-UNAM).

### Fisiografía y geología

La región de Chamela-Cuixmala pertenece a la provincia denominada Planicie costera suroccidental, que abarca la porción noroccidental de Nayarit, iniciando desde San Blas Nayarit hasta Acapulco Guerrero (Tamayo 1962). La EBCH se encuentra dentro de la unidad geológica del Bloque de Jalisco perteneciente a la placa continental de Norteamérica. En las costas y arroyos de Jalisco pueden encontrarse gran diversidad de arenas y fragmentos de rocas, representativas de las diferentes unidades geológicas en el interior cercano y lejano de la Sierra Madre del Sur en Jalisco (Schaaf 2002). La reserva está formada principalmente por secuencias de conglomerados de origen fluvial-continental muy probablemente del Plioceno-Mioceno. Dentro de la EBCH la litología se compone de calizas, tobas, granito, conglomerados, derrubios y sedimentos aluviales (López-Ramos 1995; Cotler et al. 2002). La región es una zona tectónicamente activa, ya que cerca de la



costa se encuentra un punto tectónico triple: la unión de la Falla Transversal Rivera, el Dorsal del Pacífico Oriental y la Trinchera Mesoamericana (Bullock 1988). La EBCH se ubica en la Provincia Fisiográfica de la Sierra Madre del Sur, la cual constituye un sistema de bloques montañosos que se extiende aproximadamente por 1100 km a lo largo de la costa (Lugo-Hubp 1990), esta provincia abarca la parte occidental de Jalisco, limitando al oeste con el Océano Pacífico y al este y al norte con el Cinturón Neovolcánico Transversal. En la zona se distinguen tres grandes formas de relieve a nivel regional: la Sierra, los lomeríos y la zona costera (Cotler et al. 2002). Las pendientes de las laderas son en su mayoría de 21° a 34° (Bullock 1988).

### **Suelos e hidrología.**

Dentro de la EBCH existen diferentes tipos de suelo: Feozems háplicos y Fluvisoles éutricos en las terrazas fluviales; Feozems háplicos y Regosoles éutricos en los pie de monte; Regosoles éutricos, Cambisoles éutricos, Cambisoles crómicos, Luvisoles crómicos, Leptozoles réndzicos y Leptozoles líticos en los lomeríos; en las laderas montañosas se encuentran Regosoles éutricos, Cambisoles crómicos, Lixisoles háplicos y finalmente en los valles intermontanos Feozems háplicos (Cotler et al. 2002). El pH de los suelos es cercano a siete y con poca materia orgánica en los lomeríos (Bullock 1988). Además del Río Cuixmala, las aportaciones más importantes son llevadas principalmente por los arroyos "Careyes", "Caimán", "Limbo", "Colorado" y "Chamela" (Ceballos et al. 1987). En la EBCH el drenaje principal es el arroyo Chamela que se encuentra al N-NW de la Estación. Este arroyo cuenta con varios afluentes que irrigan la Estación y son principalmente el arroyo Colorado con el que se unen el arroyo Zarco y el Coastecomate (Solís 1980).

### **Clima**

De acuerdo con la clasificación de Köppen modificado por García (1988), el clima corresponde al  $Aw_{0,i}$ , se trata de un clima cálido subhúmedo con un cociente de



precipitación anual – temperatura media anual de 32 (P/T), con lluvias en verano, 5.6% de lluvia invernal y con un régimen isotermal.

### Humedad atmosférica

La humedad relativa se mantiene por encima del 65% durante todo el año, teniendo el mínimo de enero a abril y el máximo en agosto o septiembre; las fuentes principales de humedad son la evaporación y transpiración locales, los alisios húmedos al inicio del verano y los ciclones tropicales de septiembre y octubre (García-Oliva et al. 2002). Durante el verano dominan los vientos alisios (vientos húmedos del este) producidos por el anticiclón Bermudas-Azores, en el invierno predominan los vientos secos del oeste provenientes del anticiclón del Pacífico Nororiental (García-Oliva et al. 2002).

### Precipitación

La precipitación media anual es de 788 mm (1977-2000), con una marcada estacionalidad, el 85% de esta precipitación ocurre durante la estación de lluvias, que abarca de junio a octubre, seguida por la estación seca, de noviembre a junio (Bullock 1986, 1988; García-Oliva et al. 2002). Durante los meses de junio a septiembre de 2003 se registraron 701 mm (Fig. 3).

### Temperatura

La temperatura promedio anual es de 24.6°C (1978-2000). La oscilación media mensual es de 4.3°C, por lo que se considera como isotermal. El promedio anual de temperatura máxima es de 30°C con una oscilación mensual de 3°C entre junio y marzo. El promedio de la temperatura mínima anual es de 19.5°C con una oscilación mensual de 6.8°C siendo mayor que el de la temperatura media y máxima. Los valores máximos de temperatura se presentan entre junio y septiembre (García-Oliva et al. 2002). Entre los meses de abril a septiembre de 2003 la temperatura máxima promedio fue de 32.6° y la mínima promedio fue de 22.6°C (Fig. 3).

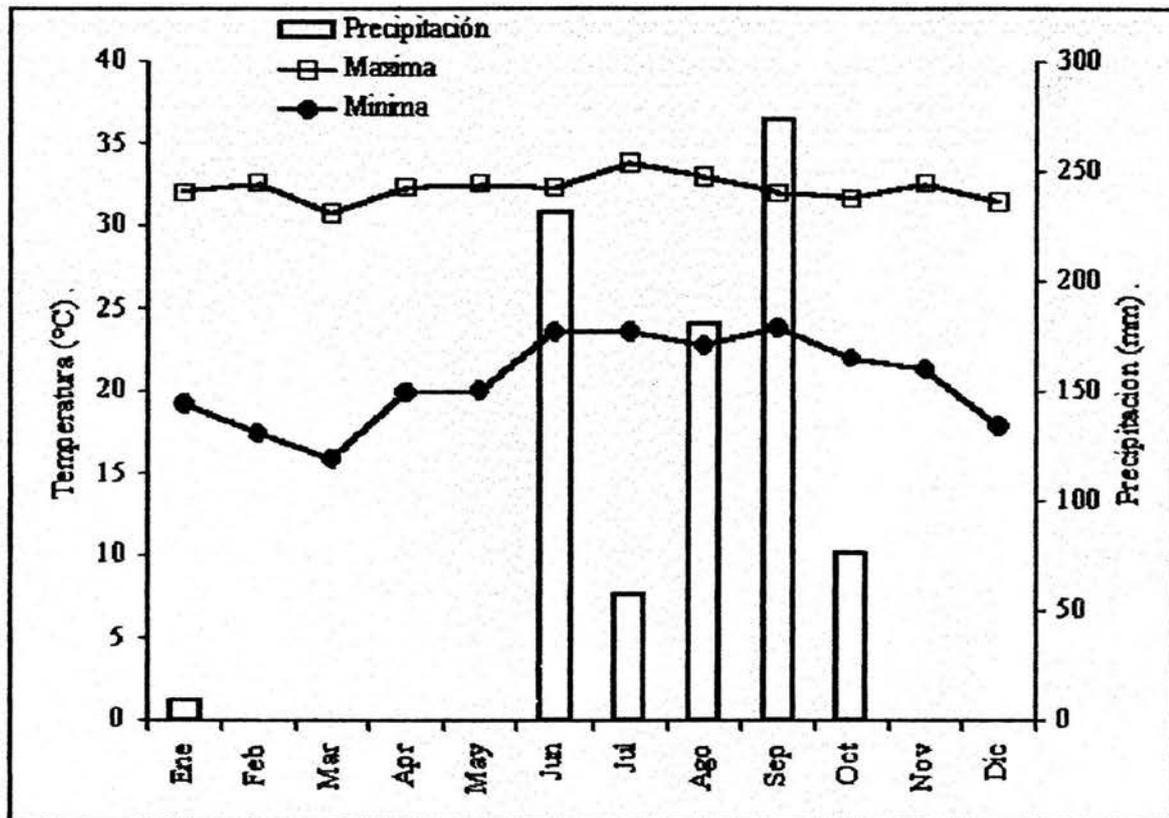


Figura 3. Temperatura promedio y precipitación total mensual en Chamela-Cuixmala en 2003 (Fuente: Estación Meteorológica EBCH-IBUNAM).

## Vegetación

### Bosque tropical caducifolio (Rzedowski 1994)

Es la asociación dominante en la región. Se caracteriza por su marcada estacionalidad en donde la mayoría de los árboles pierden su follaje por un periodo de 5 a 7 meses al término de la época de lluvias (Bullock y Solís Magallanes 1990; Rzedowski 1994). Se distribuye en cerros y lomeríos, donde la geomorfología y los tipos de suelo son variables (Cotler et al. 2002). Este tipo de bosque en general es denso, su altura oscila entre cinco y diez metros, compuesto por un estrato arbóreo, otro arbustivo y uno herbáceo que es pobre, existen pocas epifitas y las trepadoras pueden ser abundantes, sobre todo las secundarias (Téllez 1995; Durán et al. 2002). Las copas de los árboles generalmente son convexas, y el dosel es cerrado o semicerrado. La mayor parte de los árboles tienen troncos



delgados, con diámetro a la altura del pecho (1.3 m, DAP) menores a diez centímetros. Los troncos son poco ramificados, en la base sus contrafuertes son pequeños y escasos o no existen (Durán et al. 2002). El pico de floración ocurre entre los meses de junio a julio, y en la mayoría de las especies no se extiende por más de dos meses, la fructificación no muestra un patrón definido, aunque se sabe que la mayor abundancia de frutos ocurre durante las lluvias (Bullock y Solís Magallanes, 1990; Berlanga 1991). Las especies más conspicuas de este tipo de vegetación son: *Amphipterygium adstringens*, *Caesalpinia eriostachys*, *Cordia alliodora*, *Croton pseudoniveus*, *Heliocarpus pallidus*, *Jatropha chamelensis*, *Lonchocarpus* spp., *Spondius purpurea* y *Trichilia trifolia* (Lott et al. 1987; Lott 1993).

#### Bosque tropical subcaducifolio (Rzedowski 1994)

También es denominada como selva de arroyo (Lott et al. 1987). Se ubica en valles amplios asociados a ríos y arroyos principales. La principal característica de este tipo de vegetación es que la mayoría de los árboles mantienen su follaje a lo largo del año, o lo pierden durante solo 1 o 3 meses (Rzedowski 1994; Durán et al. 2002). La densidad de individuos es menor y abundan árboles de tallo grueso (DAP  $\geq$  30 cm). El dosel mide alrededor de 20 m de altura, aunque algunos árboles alcanzan 30 m (Duran et al. 2002). Las especies más conspicuas de este tipo de vegetación incluyen: *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera arborea*, *Ficus insipida*, *Sciadodendron excelsum*, *Tabebuia donnell-smithii*, y *T. rosea* (Lott et al. 1987; Lott 1993). En el sotobosque los árboles y arbustos tienen menos de cuatro o cinco metros de altura y allí destacan especies como *Acalypha cincta*, *A. schiedeana*, *Ammonia palmeri*, *Caparis verrucosa* e *Iresine interrupta* (Duran et al. 2002)

## MÉTODOS

### Disponibilidad de frutos: transectos de fenología

Se determinó la disponibilidad de frutos para el trogon mediante transectos de fenología de 200 m de largo por 6 m de ancho (Chapman et al. 1994). Se colocaron 4 transectos en el bosque caducifolio (caminos de Tejon, Ardilla y Búho) y 4 en el subcaducifolio (Camino Antiguo Sur y Arroyo Zarco) con el fin de tener una muestra representativa de ambos tipos de bosque. Cada transecto fue visitado mensualmente, de abril a septiembre del 2003, registrando todos los árboles que presentaban frutos maduros con síndrome endozoocoro. En los transectos se registró la fecha, el número de transecto, sitio, distancia desde la línea del transecto (m). Para los árboles registrados con frutos, se tomó el diámetro a la altura del pecho (DAP). Esta medida es un indicador del tamaño del árbol y ha sido sugerido como una medida que refleja la habilidad de este para producir frutos (Chapman et al. 1992). A cada árbol se le asignó un rango de fructificación. En el caso de la especie con frutos pequeños y potencialmente numerosos el rango fue obtenido de la conglomeración de parches en la copa o se obtuvo de la diferencia en la densidad entre parches (por ejemplo *Ficus* spp., Moraceae); en especies con frutos de mediano tamaño el rango se basó en la proporción de ramas activas (por ejemplo *Guapira macrocarpa*, Nyctaginaceae): 1 = pocos frutos (< 15% de la copa con frutos), 2 = abundancia media de frutos (16 – 30%), 3 = frutos abundantes (31 – 45%), y 4 = muchos frutos (> 45%) (Bullock y Solis-Magallanes 1990; Ragusa 2002).

Las especies de plantas se identificaron por comparación de hojas y/o frutos con los ejemplares del herbario del Instituto de Biología de la UNAM, ubicado en la EBCH. Se evaluó la abundancia de recursos alimenticios por transecto mediante análisis de los tres parámetros: número de árboles en fructificación, la suma del DAP, y los rangos de abundancia de frutos.



## **Utilización de hábitat y de frutos**

### Puntos de conteo

Según Bibby et al. (2000), los puntos de conteo son el método más efectivo de monitoreo de aves terrestres, ya que permite estudiar cambios en las poblaciones, patrones de abundancia y la composición según el tipo de hábitat de la especie. Se evaluó la preferencia de hábitat y abundancia relativa de los trogones mediante 50 puntos de conteo en los dos tipos de vegetación de bosque caducifolio (25 puntos) y subcaducifolio (25 puntos). Los puntos de conteo se localizaron en los caminos de Tejon, Eje Central, Antiguo Sur, Antiguo Norte, Ardilla, Chachalaca, Búho y el Arroyo Zarco (Fig. 2). Se llevaron censos en los meses de abril a septiembre, durante las primeras 3-4 horas de la mañana y comenzando los censos media hora después del amanecer. En cada punto se llevó a cabo un conteo de 10 minutos de duración, para reducir la probabilidad de contar la misma ave más de una vez (Bibby et al. 2000). Se omitieron los días lluviosos o con mucho viento.

Se utilizó una separación de 200 m entre puntos de conteo (Hutto et al. 1986). Para cada censo se utilizaron binoculares de 7 x 35 mm (Tasco Basix), libreta de notas, reloj, guía de campo (Peterson y Chalif 1989) y brújula. Cada punto fue marcado con cinta plástica de color. Los datos registrados consistieron en: fecha, estado del tiempo, sitio, punto, hora de inicio, hora final, vocalización u observación (percha, alimento, vuelo), número de individuos, distancia (m) desde el observador al ave y dirección en la que se encontraba el trogon.

### Tasa de visita a los árboles

La tasa de visitas hace referencia al porcentaje de visitas hechas por los trogones, el porcentaje de frutos consumidos y el número de individuos por especie de planta. Las observaciones se hicieron en la reserva de Chamela-Cuixmala (bosque tropical caducifolio y subcaducifolio) y en El Palmar (bosque tropical subcaducifolio perturbado) a 15 km al norte de la reserva. La selección de los árboles se hizo durante recorridos por los caminos de la Reserva y cauces de arroyos, detectando a los trogones por vocalizaciones o patrones de aleteo realizados durante el forrajeo. En otras ocasiones, al encontrar un árbol con frutos

consumibles por el trogon se hacían observaciones esperando a que los trogones llegaran a alimentarse. El observador se colocó a una distancia aproximada de 20 m, para no perturbar a los visitantes que se acercaron a alimentarse.

Al observar a los trogones alimentándose, se registró el sitio, hora, fecha, el número de visitas al árbol por los trogones, el tiempo de visita al árbol y número de individuos registrados en el árbol. Se realizaron observaciones de cada árbol durante 2 a 5 horas, desde el amanecer hasta el medio día, cuando los trogones llevan a cabo la mayor actividad de forrajeo. Adicionalmente, se registró el número de individuos de otras especies de aves, número de frutos consumidos por visita y por individuo, número de visitas por individuo y tiempo de visita (min). Se comparó la tasa de visita a los árboles y consumo de frutos por los trogones con otras aves mediante el porcentaje de visitas y frutos consumidos de estas. Para este análisis sólo se tomaron en cuenta aquellas aves que se alimentaron del árbol. En algunas ocasiones, cuando las condiciones climáticas eran desfavorables por la mañana (lluvia o viento), se hicieron observaciones por la tarde. En "El Palmar" se utilizó el mismo método de búsqueda de los trogones dado que en esa temporada (Mayo), no se observaron trogones en la Reserva.

#### Tasa de consumo e intervalos de consumo de frutos

Para obtener la tasa de consumo de frutos se registró el número de frutos consumidos por visita de un trogon así como el tiempo que duraba la visita. Los intervalos de consumo de frutos se definieron como el tiempo que transcurre entre el consumo de un fruto y el siguiente, estos se midieron utilizando un reloj con cronómetro. Se obtuvieron los intervalos de consumo de frutos mínimo, máximo y promedio para cada trogon en cada especie de planta observada.

#### **Pruebas de germinación de semillas**

Se realizaron experimentos de germinación y crecimiento de semillas de plantas que pasaron por el tracto digestivo de los trogones. Estas semillas se obtuvieron de las muestras de excretas de trogones (lote experimental), colectados durante observaciones en los

árboles en fructificación. Así mismo, se sembraron semillas de frutos colectados de los árboles donde se observó alimentándose a los trogones (lote control). La selección de los frutos de los árboles se hizo tomando en cuenta el color, textura y dureza cuando los trogones trataban de comerlos y caían al suelo, de este modo se colectaron más frutos con iguales características directamente del mismo árbol. Cabe mencionar que algunos autores han demostrado que las aves rechazan los frutos inmaduros dejándolos caer al piso (R. Ortiz-Pulido com. pers.), para tomar los frutos los trogones utilizan las técnicas de revoloteo y "staling", estas técnicas implican un gran costo energético para el ave por lo que la probabilidad de tomar un fruto inmaduro es muy reducida, el ave debe seleccionar mejor los frutos para evitar mayores gastos de energía (Santana y Milligan 1984). Se aplicó una prueba de viabilidad por flotación a las semillas durante 24 h. Aquellas con viabilidad positiva fueron sembradas con dos métodos diferentes debido a su tamaño. Como medio para sembrar se utilizó arena de sílice y como fertilizante Osmocote 14-14-14. Se utilizaron cajas de plástico de 24 x 16 x 5 cm y vasos de plástico del No. 12 (50 cm<sup>3</sup>); todos los recipientes fueron etiquetados con los siguientes datos: número de semillas, fecha de siembra, especie y lote (control o experimental).

Las semillas del género *Ficus* (Moraceae) fueron puestas a germinar en cajas de plástico sobre el medio de siembra y una capa de algodón debido a que las semillas eran del mismo tamaño que la arena y se confundían. Se colocaron 200 semillas por caja. Una vez que se observaba la radícula las semillas eran puestas en vasos de plástico con medio para sembrar y una capa de algodón. El algodón sirvió como soporte para las raíces de las plántulas teniendo en cuenta que estas especies suelen crecer utilizando como soporte a otro árbol (Bravo et al. 1995); adicionalmente, se observó que las plántulas puestas directamente sobre la tierra no se desarrollaban. Los vasos a su vez se colocaron en cajas de plástico con agua para evitar el robo y depredación de las plántulas por los insectos. Se colocaron 20 plántulas en cada vaso. Las semillas de *Guapira macrocarpa* (Nyctaginaceae) y *Casearia arguta* (Flacourtiaceae) se colocaron en las cajas directamente sobre el medio de siembra (30 semillas por lote). Una vez observada la radícula, las plántulas que sobrevivieron fueron colocadas en otra caja.



Las cajas se regaban con aproximadamente 100 ml de agua filtrada cada 24 h, excepto en los días lluviosos en que la humedad del ambiente mantenía con agua el medio; los vasos fueron ligeramente perforados en la base para que el medio absorbiera el agua. Los recipientes fueron colocados a temperatura ambiente en un sitio donde sólo recibían un promedio de 2 horas de luz solar directa y por las noches eran tapados para evitar la depredación por artrópodos. Todas las semillas eran revisadas diariamente (utilizando una lupa en el caso de *Ficus*) contando el número de semillas germinadas.

### **Análisis estadístico**

Para decidir el uso de pruebas estadísticas paramétricas y no paramétricas se analizó la normalidad de los datos mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov con nivel de significancia Lilliefors. El valor medio está acompañado por la desviación estándar, y se utilizó el nivel de significancia de  $P < 0.05$ . Cabe mencionar que, aunque a finales del mes de junio cayeron las primeras lluvias (Fig. 3), en el análisis se tomó este mes dentro de la temporada seca, ya que los muestreos se hicieron antes de las lluvias de ese mes.

### Disponibilidad de frutos

Se analizó la disponibilidad de fuentes alimenticias tomando en cuenta (a) el número de árboles en fructificación, (b) la suma del DAP de los mismos y (c) la suma de los rangos de abundancia. Para cada parámetro se hizo una tabla de contingencia de 2 x 2 (épocas x tipo de bosque) y se aplicó una prueba de  $\chi^2$ , se plantearon las siguientes hipótesis:  $H_0$  = la disponibilidad de frutos por tipos de bosque es igual en las temporadas de lluvias y secas.  $H_A$  = hay diferencias significativas en la disponibilidad de frutos en ambos tipos de bosque y en ambas temporadas.

### Utilización de hábitat y de frutos

Se aplicó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para definir la normalidad de los datos referentes al número de trogones por tipo de bosque. Se aplicó un ANOVA de dos vías para determinar si existían diferencias significativas en el número de trogones registrados en



cada tipo de bosque durante las temporadas seca (abril-junio) y lluviosa (julio-septiembre). Se estimó la abundancia relativa de los trogones entre los dos tipos de hábitat durante cada mes de muestreo, dividiendo el número de individuos en cada tipo de bosque entre el total de individuos

#### Tasa de visita a los árboles y consumo de frutos

Se obtuvo el porcentaje de visitas realizadas por especie [(# visitas de la especie) (100) / suma de las visitas de todas las especies]; y el porcentaje de frutos consumidos [(# frutos consumidos por la especie) (100) / suma de frutos consumidos por todas las especies). La tasa de consumo de frutos para cada especie de ave en cada especie de árbol se evaluó dividiendo el número de frutos consumidos por los individuos de la especie entre el tiempo (min) que para ello requirieron. Para los casos en que se observó más de un árbol de la misma especie, las tasas de consumo por especie de ave se promediaron para obtener una sola.

#### Pruebas de germinación de semillas

Se determinó el porcentaje y la tasa de germinación de semillas con y sin endozoocoria. Se aplicó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para definir la normalidad de los datos, posteriormente se aplicó una prueba de *t* pareada por especies de planta para determinar si había diferencias en el porcentaje de germinación. Se utilizó el estadístico no paramétrico de Kruskal-Wallis dado que los datos de tiempo de germinación no presentaron una distribución normal, con el fin de observar si había diferencias entre el tiempo de germinación de las semillas de los lotes control y experimental. Adicionalmente se hizo un ajuste de Bonferroni, esta es una técnica estadística que ajusta el nivel de significación en relación al número de pruebas estadísticas realizadas simultáneamente sobre un conjunto de datos y consiste en sustituir el error alfa por  $\alpha/nc$ , siendo  $nc$  el número de comparaciones.



## RESULTADOS

### Disponibilidad de frutos

#### Variación temporal

Se observó una variación temporal en disponibilidad de frutos durante las épocas seca (abril – junio) y lluviosa (julio – septiembre). Hacia el final de la temporada seca se observó la mayor disminución en el número de árboles con frutos, mientras la mayor riqueza específica se encontró en el mes de agosto durante la temporada lluviosa (Fig. 4). El número de especies en fructificación fue menor y casi constante durante la temporada seca, aumentando considerablemente en las lluvias (Fig. 4).

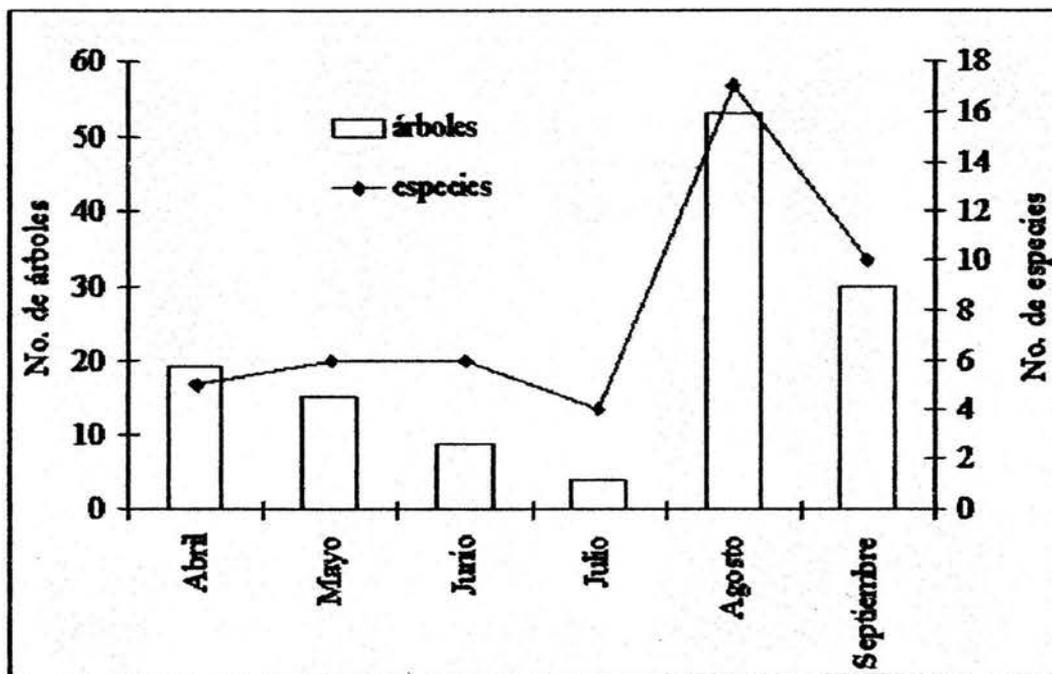


Figura 4. Variación temporal en el número de árboles y especies con frutos consumidos por el trogon citrino durante las temporadas seca (abr-jun) y lluviosa (jul-sep) de 2003, en el bosque tropical seco, obtenidos a partir de transectos de fenología mensuales.

Aunque durante la temporada seca el número de árboles o especies en fructificación se mantuvo relativamente constante (Fig 4), la abundancia de frutos, expresada por la suma



del DAP de árboles en fructificación y los rangos de abundancia de frutos, se vio disminuida conforme avanza la temporada seca (Fig 5).

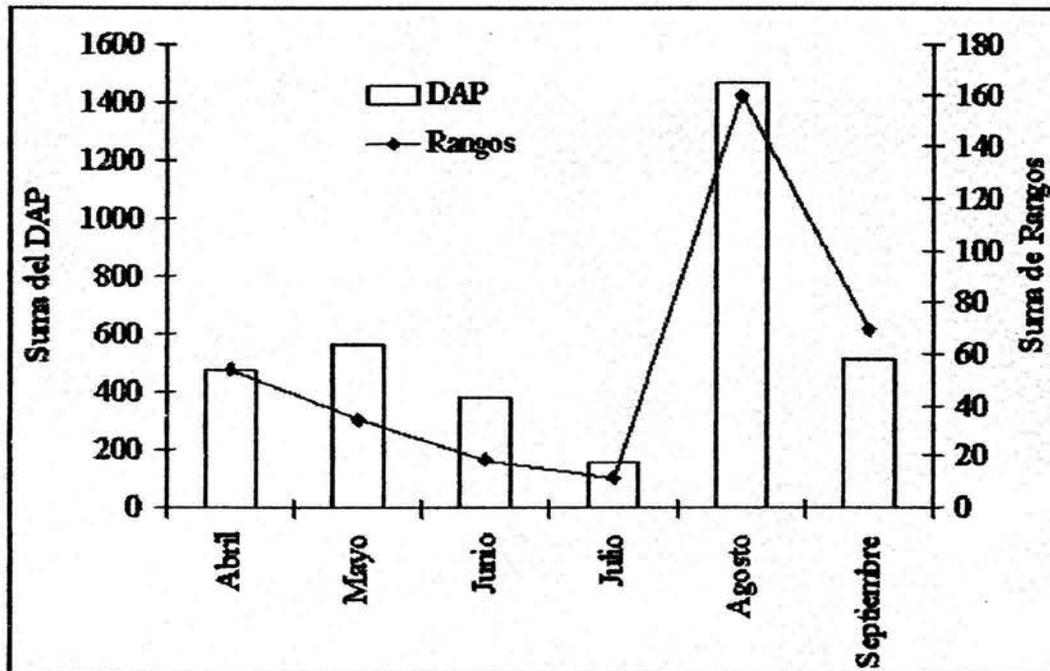


Figura 5. Variación temporal en la suma del DAP y los rangos de abundancia de árboles con frutos consumidos por los trogones durante las temporadas seca (abr-jun) y lluviosa (jul-sep) de 2003, en el bosque tropical seco, obtenidos a partir de transectos de fenología mensuales.

La disponibilidad de frutos en el bosque tropical seco es menor durante la temporada seca en comparación con la época de lluvias (Hipótesis 1). La menor disponibilidad de recursos se observó en junio y julio, las especies disponibles en junio fueron *Ficus insipida*, *Sciadodendron excelsum* y *Licaria nayaritensis*, y en julio *S. excelsum*. El pico de abundancia se observó en el mes de agosto, durante este periodo destacaron los individuos de *S. excelsum*, *Bursera instabilis*, *B. arborea*, *Sapium pedicellatum*, *Casearia arguta*, *C. tremula*, *Ficus trigonata*, *F. cotinifolia*, *Guettarda elliptica* y *Coccoloba barbadensis*. No se encontraron especies que se mantuvieran fructificando durante las dos temporadas. Durante toda la temporada seca *L. nayaritensis* fructificó todo el tiempo y durante la de lluvias lo hizo *S. excelsum* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Fenograma mensual de especies de plantas con frutos consumidos por los trogones durante abril-septiembre de 2003 en el bosque tropical seco de la EBCH.

Familia	Especie	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep
Anacardiaceae	<i>Comocladia engleriana</i>	X					
	<i>Spondias purpurea</i>		X				
Araliaceae	<i>Sciadodendron excelsum</i>			X	X	X	X
Burseraceae	<i>Bursera arborea</i>					X	X
	<i>Bursera excelsa</i>	X	X				
	<i>Bursera instabilis</i>					X	X
Capparaceae	<i>Capparis indica</i>					X	
Euphorbiaceae	<i>Sapium pedicellatum</i>					X	X
Flacourtiaceae	<i>Casearia arguta</i>					X	X
	<i>Casearia tremula</i>					X	X
Lauraceae	<i>Licaria nayaritensis</i>	X	X	X	X		
Moraceae	<i>Ficus cotinifolia</i>	X	X			X	
	<i>Ficus insipida</i>		X	X			
	<i>Ficus trigonata</i>					X	
Nyctaginaceae	<i>Guapira macrocarpa</i>	X	X		X		
Polygonaceae	<i>Coccoloba barbadensis</i>					X	X
Rubiaceae	<i>Guettarda elliptica</i>					X	

### Variación espacial

Durante ambas épocas (seca y lluviosa) se observó un mayor número de especies y de árboles con frutos en el bosque tropical subcaducifolio, en comparación con el caducifolio. La prueba de  $\chi^2$  mostró diferencias significativas en la disponibilidad de frutos observada en comparación con la esperada [número de árboles ( $\chi^2 = 7.7$ ,  $P < 0.01$ ,  $df = 1$ ), la suma del DAP ( $\chi^2 = 17$ ,  $P < 0.001$ ,  $df = 1$ ) y suma de rangos de abundancia ( $\chi^2 = 12$ ,  $P < 0.001$ ,  $df = 1$ )] en los dos tipos de bosque y épocas del año.



La disponibilidad de frutos en el bosque tropical seco es mayor en el bosque subcaducifolio en comparación con el caducifolio (Hipótesis 2). En la época seca el mayor número de árboles con frutos ocurrió en el bosque subcaducifolio en comparación con el caducifolio, durante las lluvias el número de árboles fue similar en ambos tipos de bosque. Asimismo, durante la temporada seca el número total de árboles con frutos en ambos bosques fue mucho menor en comparación con las lluvias (Fig 6).

En la Figura 7 se puede observar que durante las lluvias la suma del DAP de árboles en fructificación aumentó en ambos bosques, sin embargo el incremento fue mayor en el bosque subcaducifolio. También se observa que en ambas temporadas la suma del DAP de árboles en fructificación fue mayor para el bosque subcaducifolio.

La suma de rango de abundancia de frutos fue parecida entre los dos tipos de bosque, aunque ligeramente mayor en el bosque subcaducifolio durante la época seca (Fig 8). A mitad de la época lluviosa se registró la mayor suma de rango de abundancia de frutos, mientras que la menor abundancia fue en junio – julio, al final de la época seca (Fig. 8).

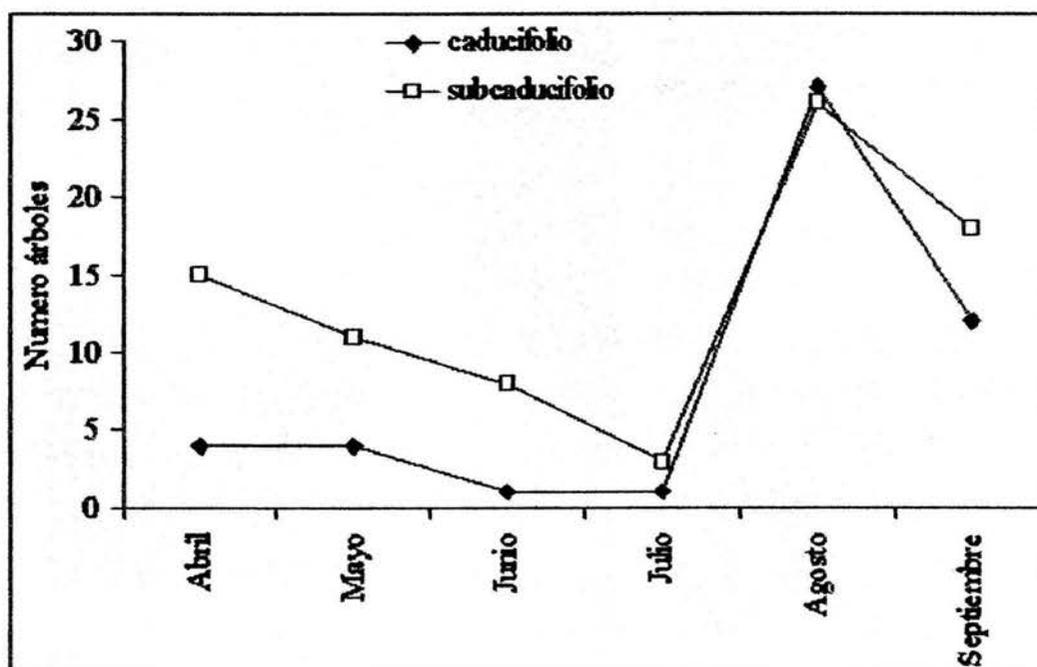


Figura 6. Variación espacial en el número de árboles con frutos consumidos por los trogones en el bosque tropical seco durante abril-septiembre de 2003.

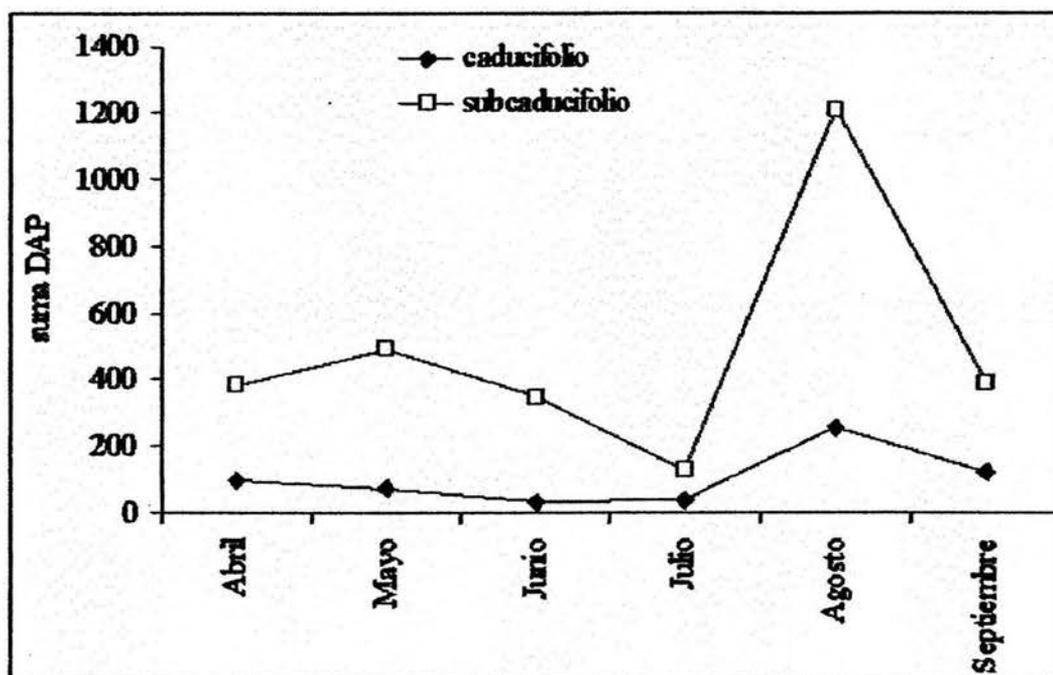


Figura 7. Variación espacial en la suma del diámetro a la altura del pecho (DAP) de árboles con frutos consumidos por los trogones en el bosque tropical seco durante abril-septiembre de 2003.

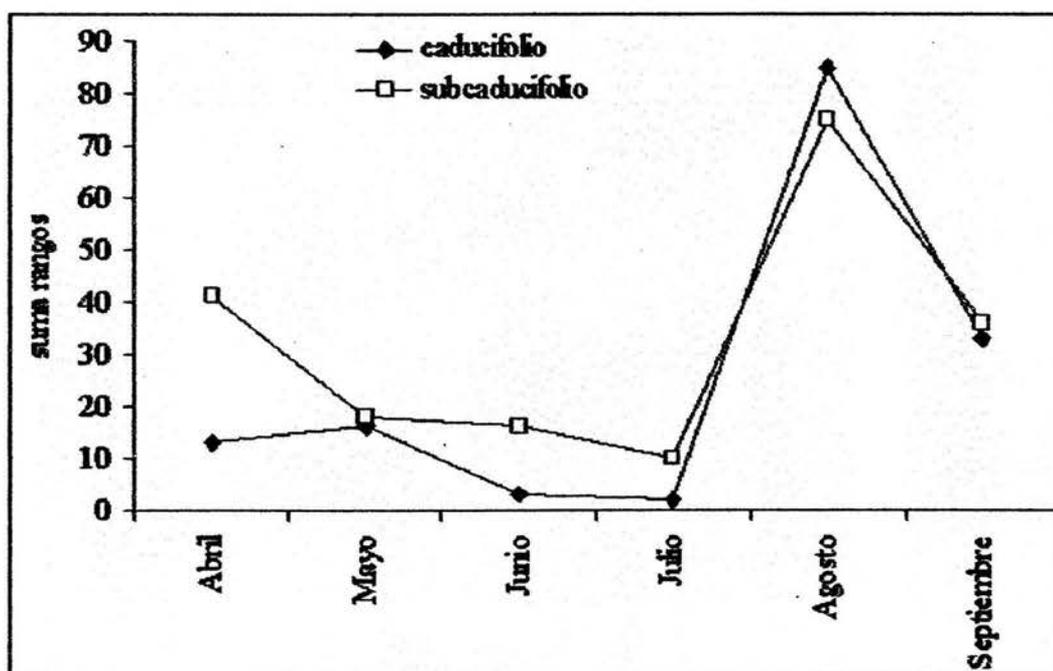


Figura 8. Variación espacial en la suma de rangos de abundancia de frutos consumidos por los trogones en el bosque tropical seco durante abril-septiembre de 2003.



## Utilización de hábitat y frutos

### Uso del hábitat

En ambos tipos de bosque se encontró un aumento en el número de trogones durante las lluvias con respecto a la temporada seca, sin embargo en ambas temporadas la mayor abundancia ocurrió en el bosque subcaducifolio. Los datos obtenidos presentaron una distribución normal ( $K - S = 0.132$ ,  $n = 12$ ,  $P = 0.2$ ). El ANOVA de dos vías mostró diferencias significativas en el número de trogones por tipo de bosque ( $F_{1,8} = 10.6$ ,  $P = 0.01$ ) y por temporada ( $F_{1,8} = 18.1$ ,  $P = 0.003$ ). Durante la época seca el 70% a 100% de los trogones se registró en el bosque subcaducifolio, en cambio, durante las lluvias la abundancia relativa se mantuvo entre el 32 y 64% en ambos tipos de bosque (Fig. 9). Hacia la temporada seca se observó que el 23% de los trogones registrados se encontró en el bosque caducifolio, con un ligero aumento de los registros en la temporada lluviosa (37.5%). El trogon citrino presentó mayor actividad en los sitios con mayor disponibilidad de recursos (Hipótesis 3).

### Tasa de visita a los árboles

Se observó al trogon citrino consumiendo los frutos de 10 especies de plantas, de las cuales *Casearia arguta*, *C. tremula*, *Sapium pedicellatum* y *Jacaratia mexicana* no habían sido reportadas antes. Cabe destacar que se observó un individuo de trogon alimentándose de los frutos de *J. mexicana* (Caricaceae) durante el periodo más bajo de disponibilidad de recursos alimenticios en un sitio caducifolio. El modo de alimentación en esta especie fue diferente a la forma común de revoloteo-captura del fruto, pues se observó que el trogon "picoteaba" el fruto desde su percha (muy cercana al fruto). Se hicieron observaciones en siete especies de árboles que fueron visitados por trogon citrino (Cuadro 2).

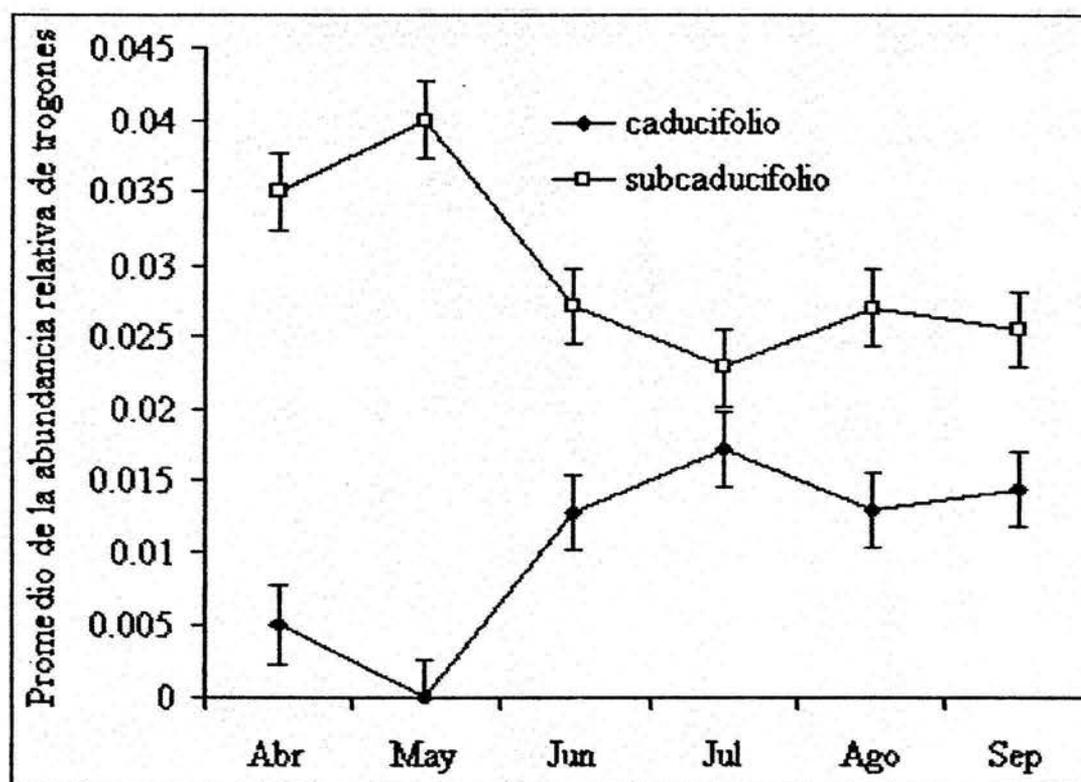


Figura 9. Promedio de la abundancia relativa de trogones por tipo de bosque acompañado del error estándar, datos obtenidos a partir de 50 puntos de conteo mensuales de 10 minutos de duración, durante abril-septiembre de 2003 en el bosque tropical seco.

Cuadro 2. Especies de plantas visitadas por el trogon citrino, esfuerzo de observación realizado por especie de planta y tipo de hábitat en el que se encontraba.

Especie de planta	Esfuerzo de obs. (Hrs)	Tipo de Hábitat
<i>Ficus pertusa</i>	2	Bosque subcaducifolio perturbado
<i>Ficus cotinifolia</i>	20 y 6	Bosque subcaducifolio y caducifolio
<i>Guapira macrocarpa</i>	7	Bosque subcaducifolio
<i>Sapium pedicellatum</i>	3	Bosque subcaducifolio
<i>Casearia arguta</i>	4	Bosque subcaducifolio y caducifolio
<i>Paullinia coruru</i>	4	Bosque caducifolio
<i>Paullinia sessiliflora</i>	2	Bosque subcaducifolio



*Ficus insipida* presentó el mayor número de especies de aves alimentándose. La menor riqueza específica de especies de aves se observó en *Guapira macrocarpa*, *Sapium pedicellatum*, *Paullinia coruru* y *P. sessiliflora*. En todas las especies de plantas el trogon citrino presentó los porcentajes más altos de frutos consumidos y de visitas en comparación con otras aves. *Ficus cotinifolia* fue la especie de planta que tuvo el mayor número de registros de trogones visitantes promedio (Cuadros 3 y 4). Durante las observaciones se registraron algunas relaciones agonísticas entre trogones e individuos de otras especies en el árbol de *F. pertusa*.

#### Tasa de consumo e intervalos de consumo de frutos

De las observaciones de consumo de frutos se registró que el número máximo de frutos consumidos por un trogon fue de 28 frutos en 31 minutos en *F. cotinifolia*. En todas las especies de plantas, el trogon citrino presentó la mayor tasa de consumo de frutos por minuto que las otras especies de aves registradas (Hipótesis 4, Cuadro 5). La mayor tasa de consumo por los trogones se observó en la especie *S. pedicellatum*, y la menor en *P. sessiliflora* (Cuadro 5).

El intervalo de consumo promedio más alto se observó en *F. pertusa* con un promedio de  $1.4 \pm 1.2$  min entre el consumo de un fruto al otro. El intervalo promedio mínimo se encontró en *P. coruru* ( $0.18 \pm 0.35$  min). La mayor cantidad de frutos consumidos se observó en *F. cotinifolia* (Cuadro 6).



Cuadro 3. Datos de visita y consumo de frutos por el trogon citrino y otras aves. Porcentaje y número de frutos consumidos por especies, porcentaje y número de visitas hechas por especie, obtenidos a partir de especies observadas en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.

ARBOL	AVE	% FRUTOS	No. DE FRUTOS	% VISITAS	No. DE VISITAS
<i>F. pertusa</i>	<i>Trogon citreolus</i>	36.7	11	45.45	15
	<i>Tityra semifasciata</i>	16.7	5	12.12	4
	<i>Icterus wagleri</i>	13.3	4	12.12	4
	<i>Turdus rufopalliatu</i>	10	3	9.09	3
	<i>Cacicus melanicterus</i>	6.7	2	6.06	2
	<i>Icterus galbula</i>	6.7	2	6.06	2
	<i>Trogon elegans</i>	3.3	1	3.03	1
	<i>Turdus assimilis</i>	3.3	1	3.03	1
	<i>Turdus migratorius</i>	3.3	1	3.03	1
<i>F. cotinifolia</i>	<i>Trogon citreolus</i>	94.8	73	90.7	39
	<i>Camptostoma imberbe</i>	1.3	1	2.33	1
	<i>Icterus wagleri</i>	1.3	1	2.33	1
	<i>Turdus rufopalliatu</i>	1.3	1	2.33	1
	<i>Melanerpes uropygialis</i>	1.3	1	2.33	1
<i>G. macrocarpa</i>	<i>Trogon citreolus</i>	94.6	35	92.85	13
	<i>Turdus assimilis</i>	5.41	2	7.14	1
<i>S. pedicellatum</i>	<i>Trogon citreolus</i>	100	8	100	2
<i>C. arguta</i>	<i>Trogon citreolus</i>	100	3	100	2
<i>P. coruru</i>	<i>Trogon citreolus</i>	100	10	100	4
<i>P. sessiliflora</i>	<i>Trogon citreolus</i>	100	2	100	2

Cuadro 4. Datos de visita y consumo de frutos por el trogon citrino y otras aves. Promedio de individuos por especie de planta con su respectiva desviación estándar ( $\pm$ ), y número promedio de frutos consumidos por individuo  $\pm$  su desviación estándar, obtenidos a partir de especies observadas en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.

ARBOL	AVE	IND (Media $\pm$ SD)	No. DE INDIVIDUOS	FRUTOS CONSUMIDOS / IND (Media $\pm$ SD)
<i>F. pertusa</i>	<i>Trogon citreolus</i>	6 $\pm$ 1.3	6	1.83 $\pm$ 0.6
	<i>Tityra semifasciata</i>	8 $\pm$ 2.4	8	0.63 $\pm$ 0.02
	<i>Icterus wagleri</i>	4 $\pm$ 1.1	4	1
	<i>Turdus rufopalliatus</i>	4 $\pm$ 0.07	4	0.75
	<i>Cacicus melanicterus</i>	2	2	1
	<i>Icterus galbula</i>	2	2	1
	<i>Trogon elegans</i>	1	1	1
	<i>Turdus assimilis</i>	1	1	1
	<i>Turdus migratorius</i>	1	1	1
<i>F. cotinifolia</i>	<i>Trogon citreolus</i>	15 $\pm$ 4.8	15	4.87 $\pm$ 0.36
	<i>Camptostoma imberbe</i>	1	1	1
	<i>Icterus wagleri</i>	1	1	1
	<i>Turdus rufopalliatus</i>	1	1	1
	<i>Melanerpes uropygialis</i>	1	1	1
<i>G. macrocarpa</i>	<i>Trogon citreolus</i>	4 $\pm$ 0.08	4	8.75 $\pm$ 0.9
	<i>Turdus assimilis</i>	1	1	2
<i>S. pedicellatum</i>	<i>Trogon citreolus</i>	3	3	1.33
<i>C. arguta</i>	<i>Trogon citreolus</i>	1	1	3
<i>P. coruru</i>	<i>Trogon citreolus</i>	2	2	2.5
<i>P. sessiliflora</i>	<i>Trogon citreolus</i>	1	1	1



Cuadro 5. Tasa de consumo (frutos/min) promedio con su respectiva desviación estándar ( $\pm$ ) a partir de especies observadas en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.

ARBOL	AVE	FRUTOS/MIN (Media $\pm$ SD)	TIEMPO (min) (Media $\pm$ SD)
<i>F. pertusa</i>	<i>Trogon citreolus</i>	0.80 $\pm$ 0.05	1.5 $\pm$ 0.9
	<i>Tityra semifasciata</i>	0.11 $\pm$ 0.03	1 $\pm$ 0.6
	<i>Icterus wagleri</i>	0.09 $\pm$ 0.06	1 $\pm$ 0.06
	<i>Turdus rufopalliatus</i>	0.05 $\pm$ 7E-10	0.5 $\pm$ 0.09
	<i>Cacicus melanicterus</i>	0.9	2.3 $\pm$ 1.6
	<i>Icterus galbula</i>	0.9	2.4 $\pm$ 1.8
	<i>Trogon elegans</i>	0.25	4
	<i>Turdus assimilis</i>	0.33	2.9
	<i>Turdus migratorius</i>	0.5	2.2
<i>F. cotinifolia</i>	<i>Trogon citreolus</i>	2.08 $\pm$ 1.34	11.1 $\pm$ 8.9
	<i>Camptostoma imberbe</i>	0.6	0.6
	<i>Icterus wagleri</i>	0.7	0.7
	<i>Turdus rufopalliatus</i>	0.95	0.95
	<i>Melanerpes uropygialis</i>	1.56	1.56
<i>G. macrocarpa</i>	<i>Trogon citreolus</i>	2.2 $\pm$ 1.72	19.25 $\pm$ 8.3
	<i>Turdus assimilis</i>	2.2 $\pm$ 0.3	1
<i>S. pedicellatum</i>	<i>Trogon citreolus</i>	3.4 $\pm$ 0.9	9.06 $\pm$ 0.8
<i>C. arguta</i>	<i>Trogon citreolus</i>	1.55 $\pm$ 1.04	4.65
<i>P. coruru</i>	<i>Trogon citreolus</i>	0.6 $\pm$ 0.4	6.2
<i>P. sessiliflora</i>	<i>Trogon citreolus</i>	1.94	4.2 $\pm$ 0.5



Cuadro 6. Tiempo promedio (min) que transcurre entre el consumo de un fruto y el siguiente (intervalo de consumo) con su respectiva desviación estándar ( $\pm$ ), intervalo de consumo máximo (min) y frutos totales consumidos por el trogon citrino en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.

ARBOL	INTERVALO DE CONSUMO (min) (Media $\pm$ SD)	MAXIMO INTERVALO (min)	FRUTOS TOTALES
<i>Ficus pertusa</i>	1.4 $\pm$ 1.2	5.45	42
<i>Ficus cotinifolia</i>	0.9 $\pm$ 0.9	10.33	262
<i>Guapira macrocarpa</i>	0.93 $\pm$ 0.91	3.47	35
<i>Sapim pedicellatum</i>	0.26 $\pm$ 0.08	0.47	8
<i>Casearia arguta</i>	0.4 $\pm$ 0.38	0.8	3
<i>Paullinia coruru</i>	0.18 $\pm$ 0.35	0.2	2

Aun cuando el esfuerzo de observación para las tasas de consumo en cada temporada fue el mismo (24 horas por temporada), el número de frutos consumidos, así como el número de trogones observados fue mucho mayor en la temporada seca que en la lluviosa.

El 71.9% de los trogones visitaron los árboles por periodos de tiempo de 0.9 a 10 minutos (Fig. 10), en *F. cotinifolia* se registró la mayor frecuencia de visita por los trogones. Durante la época seca, el tiempo de visita por los trogones en los árboles varió hasta 31 minutos duración, mientras en las lluvias la máxima duración de visita fue de 14.7 minutos. Del total de frutos consumidos ( $n = 639$ ), el 50.9% fueron ingeridos por los trogones durante visitas de menos de 10 minutos de duración (Fig. 11).

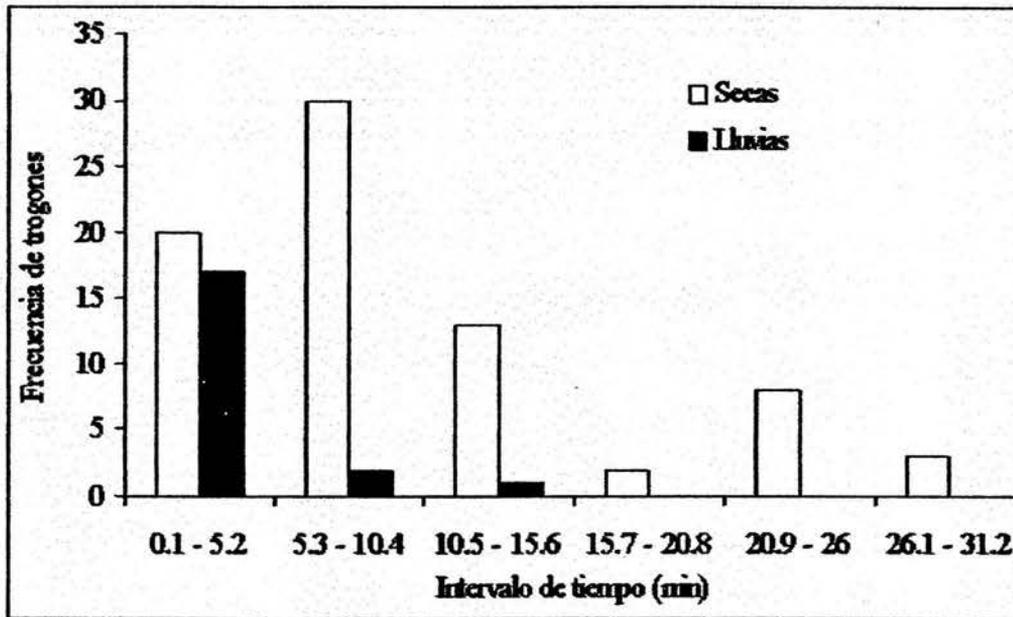


Figura 10. Frecuencias de duración de las visitas realizadas por los trogones, obtenidas a partir de las observaciones en plantas del bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.

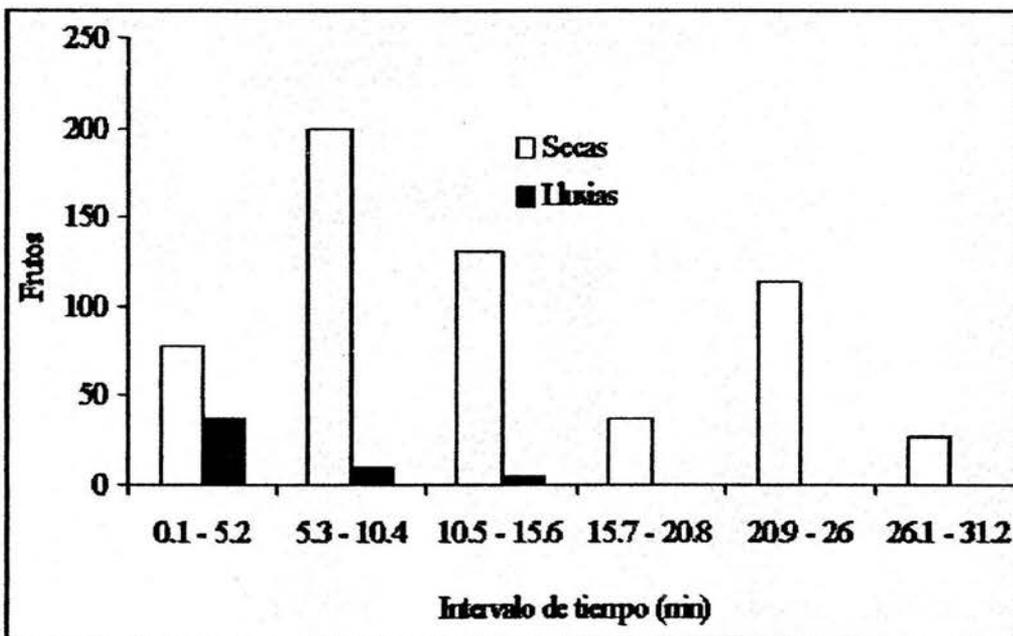


Figura 11. Número total de frutos consumidos durante los periodos de tiempo de visita por los trogones, obtenidos a partir de las observaciones plantas del bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.



La actividad de alimentación de los trogones durante la temporada seca fue mayor por las mañanas, y hacia las 13:00 horas abandonaban los sitios de forrajeo (72 registros de trogones que consumieron 560 frutos). En las observaciones por la tarde hubo menos individuos en los árboles y menor consumo de frutos (4 registros de trogones que consumieron 27 frutos). En la temporada lluviosa, en el bosque subcaducifolio, se registro una cantidad similar de trogones alimentándose en diferentes horas del día (9 registros por la mañana, 8 por la tarde), esto no ocurrió en el bosque caducifolio.

En 19 registros de trogones se observó que después de los 20 minutos de alimentación dejaban esta actividad para acicalarse y defecar, volviéndose a alimentar de 20 a 30 minutos después. En general las defecaciones durante este tiempo fueron pocas; al término del periodo de alimentación los trogones perchaban cerca del eje principal del árbol o en sitios semicubiertos por vegetación. El periodo de "descanso" promedio fue de 30 min ( $\pm 7.8$ ), aunque en dos ocasiones se observo a los individuos descansando por casi dos horas.

## **Germinación de semillas**

### Porcentaje de germinación

La variable germinación de semillas, de todas las especies probadas tuvo una distribución normal ( $K - S = 0.202$ ,  $n = 10$ ,  $P = 0.2$ ). La prueba de  $t$  mostró que no hubo diferencias en el porcentaje de germinación en las semillas provenientes del fruto y las provenientes de las heces en cada especie de planta ( $t = 1.59$ ,  $df = 4$ ,  $P(T \leq t) = 0.187$ ), con este resultado la Hipótesis 5 se invalida. Destacaron por su alto porcentaje de germinación las semillas de *G. macrocarpa* (germinación en heces = 93.3% ( $\pm 4.33$ ); en fruto = 86.7%, ( $\pm 4.2$ ) y *F. cotinifolia* (germinación en heces = 83.7% ( $\pm 4.6$ ); en fruto = 73.3% ( $\pm 3.6$ ). Las semillas de *F. pertusa* provenientes del fruto no germinaron, las que provenían de las heces presentaron un 8.5% ( $\pm 3.3$ ); de germinación. Asimismo, de las cinco especies observadas, sólo *P. coruru* presentó un mayor porcentaje de semillas germinadas



provenientes del fruto en comparación con las provenientes de las heces del trogon aunque el resultado no fue significativo (Fig. 12).

### Tiempo de germinación

Se encontraron diferencias significativas en los dos tipos de tratamientos que recibieron las semillas de las cinco especies de plantas estudiadas (Cuadro 7). El tiempo que tardan las semillas en germinar fue menor para aquellas que pasaron por el tracto digestivo de los trogones en comparación con las semillas extraídas directamente del fruto (Hipótesis 6). Las semillas de *F. cotinifolia*, *P. coruru* y *G. macrocarpa* germinaron dentro de los primeros tres días después de haber sido sembradas. Estos experimentos se realizaron durante la temporada de lluvias. En el caso de *F. insipida* y *F. pertusa*, se colectaron y sembraron las semillas durante la temporada seca y germinaron después del décimo día (Fig. 13). También se sembraron semillas de *F. cotinifolia* durante la época seca, sin embargo, estas semillas tardaron más de quince días en germinar.

Cuadro 7. Prueba de Kruskal-Wallis con ajuste de Bonferroni comparando el tiempo de germinación para semillas con y sin endozoocoria ( $d.f = 1$ ) y número de semillas utilizadas.

Especie	$H_1$	$P$	n control	n experimental
<i>Ficus pertusa</i>	31.4	< 0.001*	200	200
<i>Ficus cotinifolia</i>	40	< 0.001*	1000	443
<i>Ficus insipida</i>	5.29	< 0.02	100	18
<i>Guapira macrocarpa</i>	5.48	< 0.02	30	30
<i>Paulinia coruru</i>	15.8	< 0.001*	60	36

\* Significativo con ajuste de Bonferroni a  $P = 0.01$

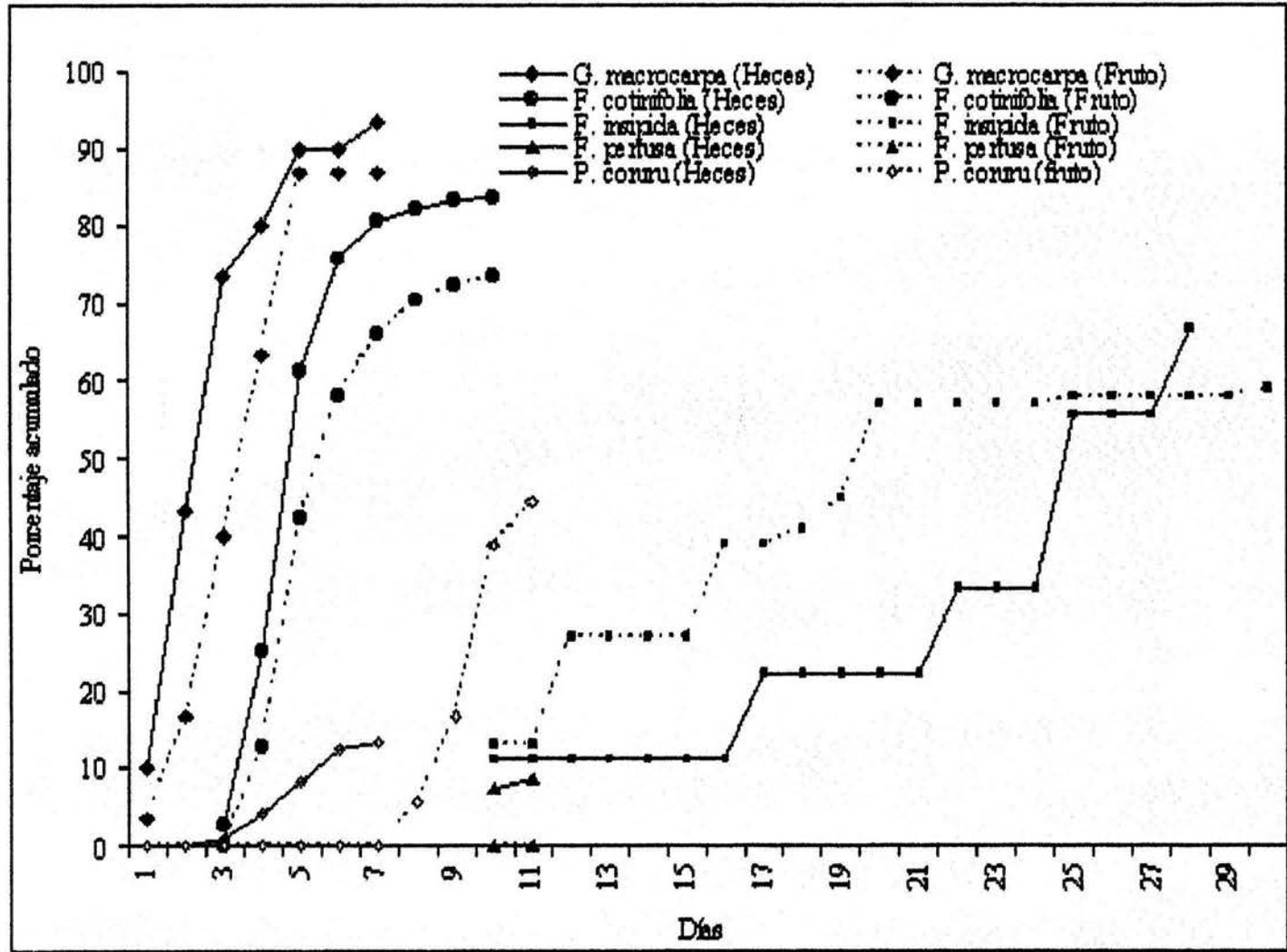


Figura 12. Porcentaje acumulado de semillas germinadas provenientes de heces de los trogones (líneas continuas) y de fruto (líneas discontinúas), las semillas fueron obtenidas durante observaciones en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y el bosque subcaducifolio perturbado de El Palmar, Jalisco.





## DISCUSION

### Disponibilidad del recurso fruto

La disponibilidad de frutos consumidos por los trogones mostró variaciones espaciales y temporales. El patrón fenológico determinado en este estudio concuerda con las observaciones de Bullock y Solis-Magallanes (1990), Renton (2001) y Morán (2002), con un periodo de menor disponibilidad de frutos hacia el final de la temporada seca (mayo – junio) y con mayor disponibilidad durante las lluvias (mediados de julio y agosto). Contrario a lo observado por Renton (2001) y Morán (2002) hacia el mes de septiembre la disponibilidad de frutos tuvo una marcada disminución en ambos tipos de bosque; esto probablemente se debe a las diferencias en la cantidad de lluvia en los diferentes periodos en que se realizaron los trabajos.

Durante la temporada seca el bosque subcaducifolio provee de alimento a los trogones y a otras aves, particularmente al loro corona lila (Renton 2001). Aunque estas dos especies pertenecen a grupos funcionales distintos (frugívoro y granívoro respectivamente), existen similitudes en la disponibilidad de recursos alimenticios. En Chamela, trogones y loros consumen los frutos de varias especies tales como *Ficus* spp., *Guapira macrocarpa*, *Spondias purpurea* y *Comocladia engleriana* (Morán 2002). Adicionalmente, el bosque subcaducifolio puede constituir un refugio para los trogones durante la temporada seca debido a que varias especies de plantas conservan sus hojas.

Existen varios patrones fenológicos en Chamela que pueden tener explicaciones relacionadas con las variaciones en la humedad del suelo o la rehidratación interna (Bullock 2002). La estacionalidad de las plantas varía tanto entre tipos de vegetación como entre formas de vida y taxa. Esto refleja una gran variedad de características estructurales y fisiológicas evolucionadas y su interacción con condiciones recientes, como por ejemplo factores del ambiente físico, la condición de los órganos de la misma planta, y la herbivoría (Bullock 2002).



## **Variación espacio – temporal por el trogon citrino**

Las diferencias en la abundancia de trogones por tipo de hábitat y entre épocas del año resultaron significativas. La mayor cantidad de trogones se encontró en el bosque subcaducifolio durante la estación seca, lo cual parece corresponder a la disponibilidad de frutos. El consumo de frutos de muchas especies aumenta durante la temporada seca, etapa en la que la disponibilidad de frutos y otras fuentes alimenticias tales como los insectos es baja, por ello los frugívoros se concentran en sitios donde el alimento es más abundante (McCarty et al. 2002).

Hacia el final de la temporada seca la disponibilidad de frutos consumidos por el trogon fue casi nula al igual que la presencia de trogones. Berlanga (1991) propone que ante la falta de sus frutos preferidos las aves pueden presentar un cambio en su conducta, o se desplazan a otros sitios a buscarlos o bien se quedan a consumir los que encuentren (como las especies facultativas).

Los trogones realizan una pequeña migración hacia el norte de la reserva en busca de alimento (Renton y Vega-Rivera 2002). Se sabe que un porcentaje de la población de quetzales (*Pharomachrus mocinno*) en Chiapas se desplaza a otros lugares para obtener frutos (Solórzano 1995). En “El Palmar” (bosque subcaducifolio perturbado) se observó una gran cantidad de alimento disponible para el trogon así como un buen número de individuos. Dado que El Palmar se encuentra relativamente cerca de la reserva es factible suponer que para cierto porcentaje de la población es sencillo trasladarse a este lugar y de algún modo evitar la por los pocos recursos en la reserva.

La similitud en la abundancia de trogones en ambos tipos de bosque durante las lluvias, se debe muy probablemente al incremento en la abundancia de artrópodos, tal como sucede con algunas lagartijas de Chamela (García 2002). Aunque la variación espacial no está bien determinada, la mayor abundancia de artrópodos se ha registrado durante las lluvias y la menor al final de la época seca (Pescador-Rubio et al. 2002). Adicionalmente, Eguiarte y



Martínez del Río (1985) indican que el trogon citrino es exclusivamente frugívoro sólo durante la estación seca. Además, el periodo reproductivo del trogon (junio – septiembre), coincide con la temporada de lluvias y el pico de abundancia de insectos y frutos (Arizmendi et al 2002), temporada en la cual se le ha observado alimentándose de orugas y ocasionalmente termitas (Renton y Vega-Rivera 2002).

Se ha demostrado que los frutos de las higueras son importantes para la comunidad frugívora especialmente durante la temporada seca, cuando los frutos carnosos tienden a ser escasos. Los higos desempeñan un papel relevante para los frugívoros en los bosques tropicales deciduos debido a su alta tasa de explotación y a su patrón asincrónico de fructificación (Ragusa 2002). En Chamela se observó este mismo patrón asincrónico en la fructificación del género *Ficus* (*F. cotinifolia*, *F. pertusa*, *F. trigonata* y *F. insipida*), así como su importancia como fuente alimenticia para los trogones en la temporada de menor disponibilidad de alimento.

Las fluctuaciones en abundancia de trogones entre hábitats y épocas del año corresponden a la disponibilidad de frutos, sugiriendo que la dieta y por lo tanto la presencia o ausencia del trogon en cada tipo de bosque, está relacionada con las fluctuaciones fenológicas del mismo. Tales fluctuaciones se rigen por la variación en la precipitación y la duración del periodo seco.

#### **Tiempo de visita y tasa de consumo de frutos**

La mayor riqueza específica de aves visitantes ocurrió en *F. pertusa* y *F. cotinifolia* y puede explicarse por la cantidad de alimento presente en los árboles (Chapman 1988), el tamaño de los mismos y la estación del año en que fueron utilizados (temporada seca). Se sabe que en algunas especies de plantas los árboles más grandes son más visitados que los árboles pequeños (Stevenson et al. 2001). La baja cantidad de individuos de trogon y otras aves en *Guapira macrocarpa*, *Sapium pedicellata*, *Casaeria arguta* y *Paullinia coruru*, también puede estar relacionada con la temporada, ya que estas especies fructificaron



durante las lluvias, época en la cual los artrópodos eran notablemente abundantes, aunado a esto, se debe considerar la etapa reproductiva del trogon.

El número de individuos y el número de frutos consumidos por individuo fue mayor para el trogon en comparación con las otras aves en todas las especies de plantas. Estos parámetros son importantes, ya que tienen una influencia directa en el número de semillas que serán removidas (Herrera y Jordano 1981; Schupp 1993; Loiselle y Blake 1999). En cuanto al número de frutos tomados por individuo, la remoción de semillas sería mayor para el trogon (1.8 a 8.8 frutos/individuo) en comparación con el resto de las aves de este estudio (0.6 a 2 frutos/individuo) y con las aves reportadas por Pérez (2000) de hasta 2 frutos/individuo de *Phainopepla nitens*, *Melanerpes hypopolius* y *Mimus polyglottos*.

El tipo de alimentación también influye en los intervalos de consumo. Debido a que el tamaño de la abertura del pico es una limitante para el consumo de frutos, se puede clasificar a las aves en dos grupos, las aves que tragan todo el fruto y las aves que maceran los frutos para extraer la pulpa. Para el primer caso es cuestión de 4 a 16s entre el consumo de un fruto y otro, y para el segundo caso es de 20 a 40 segundos (M. Pérez comm. pers.).

En este trabajo el trogon presentó intervalos de consumo de 9 segundos, poniéndolo dentro de la primera categoría de aves que toman el fruto en un bocado. Especies como *Icterus wagleri* emplean un tipo de forrajeo más elaborado que incluye el manejo del fruto por lo que el número de frutos que consumen por minuto es menor (0.1 frutos/min) en comparación con el trogon (0.8 frutos/min).

El tiempo durante el cual las aves consumen frutos puede afectar la eficiencia de la dispersión de las semillas. Se ha demostrado que la eficiencia en la alimentación de las aves es diferente dependiendo de su tipo de forrajeo, siendo más eficientes aquellas que toman los frutos de un sólo bocado, pues requieren de unos pocos segundos para alimentarse, lo que les permite consumir un mayor número de frutos por visita o bien hacer un mayor número de visitas a la planta con toma de fruto (Foster 1987; Pérez 2000).



Stevenson et al. (2001) indican que las aves frugívoras tienen tiempos de visita más largos que las especies insectívoras o insectívoro-frugívoras, ya que para estas últimas los frutos son una parte menos importante de la dieta y pueden complementar su alimentación en otros sitios. Esto justifica los tiempos observados por ejemplo en *F. pertusa* en donde el trogon citrino permanece un promedio de 1.5 min por visita y especies como *Turdus assimilis* o *T. elegans* permanecen solo 0.5 min.

Durante el presente trabajo se registro que el 72% de los trogones realizan visitas de 1-10 min de duración. Estos datos fueron en su mayoría para los árboles de *Ficus*, cuyos frutos están desnudos, y son generalmente pequeños y abundantes. El tipo de fruto y la duración de las visitas que realiza el ave están correlacionados. Pratt y Stiles (1983) determinaron que el 72% de las visitas hechas por la especie frugívora *Amblyornis macgregoriae*, tuvieron una duración de 1-10 min. Además observaron que los frutos consumidos estaban desnudos estructuralmente y que las semillas eran defecadas al término de la visita.

La tasa de consumo (frutos/min), el porcentaje de frutos consumidos, el número de visitas y el tiempo de visita del *T. citreolus* se vieron disminuidos durante la temporada lluviosa tal como ocurre con el *T. curucui* y otras aves en el bosque seco de Brasil (Ragusa 2002). Un aspecto que es importante señalar es que el tiempo que las semillas pasan en el tracto digestivo de varias especies de trogonidos es de 10-25 minutos (Howe et al. 1985), las visitas cortas observadas implicarían que la probabilidad de que el trogon regurgite o defeque las semillas bajo el mismo árbol disminuye (aunque esto no fue medido en el presente estudio), contribuyendo a que la dispersión sea más efectiva ya que se reducen los efectos negativos que sufren las semillas que caen bajo la copa del parental. Estos efectos incluyen la depredación por factores dependientes de la densidad, localización de depredadores específicos, competencia intra-específica y mayor propensión a infecciones fúngicas (Janzen 1970; Augspurger 1983; Coates y Estrada 1986).

Estas observaciones en los tiempos de forrajeo también pueden corresponder a la cantidad de luz incidente en los sitios y a la temperatura del ambiente, al costo metabólico de la



actividad, la disponibilidad y calidad de recursos alimenticios alternos o a la localización y actividad de depredadores y/o competidores (Kantak 1981; Augspurger 1984).

En comparación con otras especies de aves observadas en este trabajo, tales como *Icterus wagleri*, *Camptostoma imberbe* y *T. elegans*, durante la época seca el trogon citrino puede considerarse como un frugívoro dispersante (mutualista), en términos de la cantidad de semillas que remueve de los árboles de los cuales se alimenta (Schupp 1993; Loiselle y Blake 1999; Herrera 2001).

### **Efecto de la endozoocoria**

Uno de los componentes de la calidad de dispersión se refiere al procesamiento de semillas por parte del ave. En el presente estudio se encontró que la velocidad de germinación para las semillas ingeridas por los trogones fue significativamente mayor en comparación con aquellas que provenían de los frutos de los árboles. Una de las explicaciones a este hecho es que la selección natural ha favorecido la fortificación de la cubierta de la semilla y en consecuencia, las semillas que son ingeridas germinan más rápido que aquellas que no lo son, debido a que la testa es modificada al pasar por el tracto digestivo del animal (Lieberman y Lieberman 1986). Cabe mencionar que todas las semillas del lote experimental provenían de las heces de los trogones, no se obtuvieron semillas por regurgitación, es posible que los resultados cambien de acuerdo con el método en que las semillas son expelidas por el ave. En algunos trabajos se ha encontrado que la germinación es diferente según el método por el cual son expelidas las semillas, pero no se sabe con certeza si se debe al método o a las condiciones en que se siembran las mismas (Clergeau 1992).

El porcentaje de germinación fue similar para las semillas ingeridas y para las provenientes del fruto. Este mismo fenómeno se ha observado en otras plantas de sitios tropicales y templados que al ser ingeridas no presentan cambios en el porcentaje de germinación pero sí en la velocidad de germinación (Julliot 1996; Naranjo et al. 2003). La latencia de la semilla depende de las condiciones ecológicas del hábitat donde usualmente viven las



especies (Baskin y Baskin 1998 en Traveset y Verdú 2002). Por otro lado, cada especie frugívora tiene un efecto particular en las semillas de cada planta que consume, lo cual tiene diferentes efectos en la sobrevivencia de las plántulas (Traveset et al. 2001b; Izhaki y Safriel 1990). Además, la naturaleza de la testa y la habilidad de la semilla para sobrevivir a la digestión, son de importancia primordial en el aumento o disminución del porcentaje de germinación (Lieberman y Lieberman 1986).

Es importante destacar algunas variables no manejadas en los experimentos de germinación tales como latencia, estrés hídrico, pH, y temperatura, variables que podrían afectar los resultados obtenidos. Las semillas de todas las especies estuvieron expuestas a la misma cantidad de luz y a las fluctuaciones climáticas diarias durante el experimento ya que no hay trabajos que especifiquen a nivel de especie la metodología a utilizar ni se contó con aparatos que evitaran dichas fluctuaciones. Algunos factores como la temperatura, el grado de humedad y las propiedades químicas del sustrato tienen efectos diferentes en la germinación de las semillas tanto en el campo como en el laboratorio (Traveset et al. 2001a).

En el caso del género *Ficus*, la germinación de las semillas viables se efectúa en un lapso de 1 a 6 semanas (Ibarra 1992). Esto concuerda con la germinación de semillas durante la temporada seca, sin embargo, la germinación durante la temporada lluviosa ocurrió en los primeros dos días de haber sido plantadas. Aunque no hay estudios sobre la variación estacional en la germinación de semillas en el área de estudio, podríamos atribuir este fenómeno a la humedad del ambiente la cual aumento en gran medida durante la temporada lluviosa. El menor porcentaje de germinación para las semillas provenientes de las heces se observó en *F. insipida*, asimismo, las semillas provenientes del fruto no germinaron. Banack et al. (2002) sugieren que esta especie es dispersada principalmente por murciélagos y peces, e indican que sus semillas germinan con éxito bajo intensidades luminosas altas y con pH casi neutro. Tomando en cuenta estos dos parámetros, y dado que durante el presente trabajo se observó que bajo una intensidad luminosa alta las semillas no germinaban, resta suponer que el pH no era el adecuado para la especie.



El procesamiento de las semillas por el tracto digestivo de los trogones puede acelerar la velocidad de germinación de las semillas, contribuyendo a la efectividad del trogon como dispersor de semillas. Aunque es importante mencionar, que aun falta determinar el papel del trogon en términos de la distancia de dispersión y de los sitios en el que deposita las semillas para su posterior germinación.

### **La conservación**

Las interacciones planta – frugívoro son un componente clave de las comunidades tropicales. Por varias razones, la modificación o pérdida de tales interacciones tiene implicaciones profundas para la conservación, especialmente en los trópicos (Silva et al. 2002). La dispersión de semillas por los frugívoros puede contribuir a la restauración y manejo de hábitats degradados. Muchas especies frugívoras se ven atraídas por parches de vegetación cultivada en áreas degradadas, facilitando la regeneración por incremento de la lluvia de semillas (McDonell y Stiles 1983; Guevara y Laborde 1993).

Algunas plantas son de suma importancia para mantener las poblaciones de frugívoros durante los periodos de escasez de alimento (Howe 1981). En el presente estudio destaca la importancia del genero *Ficus* tanto dentro de la reserva como fuera de ella. Durante la temporada de menor disponibilidad de alimento, el trogon citrino aumentó el rango de elementos incluidos en su dieta, de modo que puede tolerar la fragmentación y los sitios perturbados, siempre y cuando exista una cobertura vegetal donde pueda encontrar recursos alimenticios (Morán 2002).

Las especies frugívoras afectan directamente el número de semillas viables removidas de una planta, así como su dispersión espacial en el ambiente (Schupp 1993). Los trogones realizan movimientos dentro y fuera de la reserva utilizando corredores de vegetación caducifolios y subcaducifolios. El consumo de frutos del trogon fue menor en El Palmar en comparación con lo obtenido dentro de la reserva, sin embargo fue mayor que el de otras



aves. Esto es importante para la regeneración de los corredores o manchones de vegetación utilizados por el trogon durante su recorrido (Moran 2002).

El trogon citrino actualmente se considera una especie abundante en la región de Chamela y no aparece bajo ninguna categoría de protección (Arizmendi et al. 2002). Debido a que es una especie sin atractivo comercial y de difícil manejo no se tienen noticias de su explotación. Sin embargo, aunque no hay estudios previos, la población podría en un momento dado ser dañada debido a la deforestación y al cambio de uso de suelo en corredores y zonas aledañas a la reserva, en donde el trogon pasa la temporada crítica de disponibilidad de alimento. Por otro lado debido a su abundancia el trogon citrino puede considerarse como una especie apta para el estudio de interacciones ecológicas, comparable en varios aspectos de su alimentación con el quetzal, una especie de importancia cultural y económica fuertemente amenazada.



## CONCLUSIONES

Los movimientos del trogon citrino en el bosque tropical seco están determinados presumiblemente por la disponibilidad de frutos. Hacia la temporada seca la disponibilidad se concentró en el bosque subcaducifolio mientras que durante las lluvias la disponibilidad fue similar en ambos tipos de bosque. La etapa crítica para el trogon con menor disponibilidad de recursos alimenticios se presenta al final de la temporada seca.

Durante la temporada lluviosa el trogon utiliza de manera similar ambos tipos de bosque, pero durante la temporada seca se distribuye en el bosque subcaducifolio en donde se encontró la mayor disponibilidad de frutos.

A través de este estudio se demuestra la efectividad del trogon citrino como especie dispersora en términos de cantidad de frutos removidos de los árboles. El trogon citrino presentó un alto porcentaje de visitas y frutos consumidos, así como una alta tasa de consumo de frutos ( $0.6 \pm 0.1$  a  $5.8 \pm 1.2$  frutos/minuto) en comparación con 11 especies de aves diurnas en siete especies de plantas. Durante la temporada seca, el trogon citrino se comporta como una especie frugívora dispersante.

La ingestión de semillas por el trogon citrino tiene efectos en la velocidad de germinación de cinco especies de plantas, sin embargo no se observaron efectos en el porcentaje de germinación. La endozoocoria es el mecanismo de dispersión utilizado por el trogon citrino, dicho mecanismo es de suma importancia en la dinámica de varias especies de plantas omitocoras del bosque tropical seco.



## LITERATURA CITADA

- AGAMI, M. y Y. WAISEL. 1988. The role of fish in distribution and germination of seeds of the submerged macrophytes *Najas marina* L. & *Ruppia maritima* L. *Oecologia* 76: 83-88.
- ALVAREZ DEL TORO, M. 1980. Las aves de Chiapas. Publicaciones de la Universidad Autónoma de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION. 2003. Check-List of North American Birds. American Ornithologists' Union, Washington, DC.
- ARIZMENDI, M. C., H. A. BERLANGA, L. MÁRQUEZ, L. NAVARIJO, y F. ÓRNELAS. 1990. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Cuadernos del Instituto de Biología 4, UNAM, México DF.
- ARIZMENDI, M. C., L. MARQUEZ-VALDELAMAR y J. F. ORNELAS. 2002. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Pp 297-329. *En* Historia Natural de Chamela (F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño Eds.). Instituto de Biología, UNAM, México.
- AUGSPURGER, C. K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771.
- AUGSPURGER, C. K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795.
- AVILA, H. M. DE L. y B. H. HERNÁNDEZ. 1990. Contribución a la biología y distribución del quetzal *Pharomachrus mocinno mocinno* en la reserva "El Triunfo" Chiapas, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.

- BAIRD, J. W. 1980. The selection and use of fruit by birds in an eastern forest. *The Wilson Bulletin* 92: 63-73.
- BAIRLEIN, F., y E. GWINER. 1994. Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. *Annual Review of Nutrition* 14: 187-225.
- BANACK, S. A., M. H. HORN y A. GAWLIKA. 2002. Disperser- vs. Establishment-limited distribution of a riparian fig tree (*Ficus insipida*) in a Costa Rican tropical rain forest. *Biotropica* 34: 232-243.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV y J. FRIEDMAN. 1990. Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos* 57: 222-228.
- BARNEA, A., Y. YOM-TOV y J. FRIEDMAN. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination?. *Functional Ecology* 5: 394-402.
- BASKIN, C. C. y J. M. BASKIN. 1998. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. 1<sup>st</sup> edn. Academic Press, San Diego, 666 pp.
- BEGON, M., J. L. HARPER, y C. R. TOWNSEND. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications. London. 876 p.
- BERLANGA, H. A. 1991. Las aves frugívoras de Chamela Jalisco: su recurso vegetal y su papel en la dispersión de semillas. Tesis de Licenciatura. UNAM. México DF.
- BERTHOLD, P. 1976. The control and significance of animal and vegetable nutrition in omnivorous songbirds. *Ardea* 64: 140-154.
- BIBBY, C. J., N. D. BURGESS, D. A. HILL, y S. H. MUSTOE. 2000. *Bird Census Techniques*. 2a Ed. Academic Press, London.

- BLAKE, E. R. y H. C. HANSON. 1942. Notes on a collection of birds from Michoacan, Mexico. *Field. Mus. Natl. Hist.* 12: 513-550.
- BLAKE, J. G., y B. A. LOISELLE. 1991. Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk* 108: 114-127.
- BRADBEER, J. W. 1988. *Seed Dormancy and Germination*. Chapman and Hall, New York.
- BRAVO, P. S., M. M. KOWALEWSKI y G. E. ZUNINO. 1995. Dispersión y germinación de semillas de *Ficus monckii* por el mono aullador negro (*Alouatta caraya*). *Boletín de Primatología Latinoamericano* 5: 25-27.
- BULLOCK, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology* 36:297-316.
- BULLOCK, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. Pp 5-17. *En La Entomofauna de Chamela, Jalisco*. (M. A. Moron, Ed.). *Folia Entomológica Mexicana* 77.
- BULLOCK, S. H. 2002. La fenología de plantas de Chamela. Pp 491-498. *En Historia Natural de Chamela* (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño Eds.). Instituto de Biología, UNAM, México.
- BULLOCK, S. H., y J. A. SOLÍS-MAGALLANES. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- CEBALLOS, G. A., A. PÉREZ, A. GARCÍA, H. BERLANGA, M. C. ARIZMENDI y F. ORNELAS. 1987. *Estudio Ecológico en la región de Cuixmala, Jalisco*. Fundación Ecológica de Cuixmala.



- CEBALLOS, G. y A. GARCIA. 1995. Conserving neotropical biodiversity: the role of dry tropical forests in western Mexico. *Conservation Biology* 9: 1349-1356.
- CHALLENGER, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México, pasado, presente y futuro. CONABIO, Instituto de Biología, UNAM, Agrupación Sierra Madre, S. C., 847 p.
- CHAPMAN, C. 1988. Patch use and Patch depletion by the Spider and Howling Monkeys of Santa Rosa National Park, Colombia. *Behaviour* 105: 99-116.
- CHAPMAN, C. A., L. J. CHAPMAN, R. WRANGHAM, K. HUNT, D. GEBU, y L. GARDNER. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24: 527-531.
- CHAPMAN, C. A., R. WRANGHAM, y L. J. CHAPMAN. 1994. Indices of habitat-wide fruit abundance in tropical forests. *Biotropica* 26: 160-171.
- CIPOLLINI, M. L. y D. J. LEVEY. 1997. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *American Naturalist* 150: 346-372.
- CLERGEAU, P. 1992. The effect of birds on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate farmland. *Acta Oecologica*. 13: 679-686.
- CLOUT, M. N. y J. A. V. TILLEY. 1992. Germination of miro (*Prumnopitys ferruginea*) seeds after consumption by New Zealand pigeons (*Hemiphaga novaeseelandiae*). *New Zealand Journal of Botany* 30: 25-28.
- COATES, E. R. y A. ESTRADA. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal Tropical Ecology* 2: 349-357.

- COLLAR, N. J., L. P. GONZAGA, N. KRABBE, A. MADROÑO-NIETO, L. G. NARANJO, T. A. PARKER III, y D. G. WEGE. 1992. Threatened birds of the Americas. Red Data Book. 3rd. Edition. Cambridge, England.
- COLWELL, R. K. 1974. Predictability, constancy, and contingency of periodic phenomena. *Ecology* 55: 1148-1153.
- COTLER, H., E. DURÁN y C. SIEBE. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. Pp 16-79. *En Historia Natural de Chamela* (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño Eds.). Instituto de Biología, UNAM, México.
- DALE, V. IL, S. M. PEARSON, H. L. OFFERMAN, y R. V. O'NEILL. 1994. Relating patterns of land-use change to faunal biodiversity in the central Amazon. *Conservation Biology* 8: 1027-1036.
- DEBUSSCHE, M., y P. ISENMANN. 1985. Frugivory of transient and wintering European robins *Erithacus rubecula* in a Mediterranean region and relationship with ornithochory. *Holarctic Ecology* 8: 157-163.
- DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN 1994. Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de Reserva de la Biosfera, la región conocida como Chamela-Cuixmala, ubicada en el municipio de la Huerta, Jalisco. Jueves 30 de diciembre de 1993. México D. F. Tomo CDLXXXIII.
- DURAN, E., P. BALVANERA, E. LOTT, G. SEGURA, A. PEREZ-JIMENEZ, A. ISLAS y M. FRANCO. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. Pp 443-472. *En Historia Natural de Chamela* (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño Eds.). Instituto de Biología, UNAM, México.

- EGUIARTE, L. E., y C. MARTÍNEZ DEL RÍO. 1985. Feeding habits of the Citreoline Trogon in a tropical deciduous forest during the dry season. *Auk* 102: 872-874.
- EISENMANN, E. 1961. Favorite foods of neotropical birds: flying termites and *Cecropia* catkins. *Auk* 78:636-637.
- ESPINOSA, H. I. 1999. Distribución de la riqueza, endemismo y rareza: criterios para la conservación de las aves de la Sierra de San Juan, Nayarit, México. Tesis de Licenciatura. UNAM. México DF.
- FIGUEROA, J. A. y S. A. CASTRO. 2002. Effects of birds' ingestion on seed germination of four woody species of the temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. *Plant Ecology* 160: 17-23.
- FLEMING, T. H. 1992. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources?. Pp 355-391. *En* Effects of resource distribution on animal-plant interactions (M. D. Hunter, T. Ohgushi, y P. W. Price, Eds). Academic Press. California.
- FLORES, V. O. y P. GEREZ. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. UNAM. México D. F. 439 p.
- FOSTER, M. S. 1987. Feeding methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *Condor* 89: 566-580.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER, y P. A. OPLER. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 62: 881-919.
- GARCÍA, A. 1991. La dispersión de semillas. *Ciencias* 24: 3-6.



- GARCÍA, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México D. F.
- GARCÍA-OLIVA, F., A. CAMOU y J. M. MASS. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. Pp 3-10. *En* Historia Natural de Chamela (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño Eds.). Instituto de Biología, UNAM, México.
- GARCIA, A. 2002. *Sceloporus melanorhinus* Bocourt 1876 Roño de árbol. Pp 273-274. *En* Historia Natural de Chamela (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño Eds.). Instituto de Biología, UNAM, México.
- GRANADOS, S. D. 1994. Ecología y dispersión de las plantas. Universidad Autónoma de Chapingo. 111 p.
- GROOMBRIDGE, B. 1992. Global biodiversity, status of the earth's living resources. (Chapman y Hall Ed.). Londres. 585 p.
- GUEVARA, S. y J. LABORDE. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. Pp. 319-338. *In* Frugivores and seed dispersal: Ecological and evolutionary aspects (T. H. Fleming y A. Estrada, Eds.) Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- HERRERA, C. M. y P. JORDANO. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs* 51: 203-218
- HERRERA, C. M. 1984a. Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65: 609-617.

- HERRERA, C. M. 1984b. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.
- HERRERA, C. M. 1985. Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. Pp 341-365. *In* *Habitat selection in birds* (M. L. Cody, Ed.). Academic Press, New York.
- HERRERA, C. M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecological Monographs* 57: 305-331.
- HERRERA, C. M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 705-727.
- HERRERA, C. M. 2001. Dispersión de semillas por animales en el Mediterráneo: ecología y evolución. Pp 125-152. *En* *Aspectos Funcionales de los Ecosistemas Mediterráneos* (R. Zamora y F. I. Pugnaire Eds.). Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, España.
- HOWARD, R. y A. MOORE. 1980. A complete checklist of the birds of the world. Oxford University Press. Oxford.
- HOWE, H. F. 1981. Dispersal of a tropical nutmeg *Virola sebifera* by birds. *Auk* 98: 88-98.
- HOWE, H. F. 1984. Constraints on the evolution of mutualisms. *American Naturalist* 123: 764-777.
- HOWE, H. F., E. W. SCHUPP y L. C. WESTLEY. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- HOWE H. F. y G. F. ESTABOOK. 1977. On intraespecific competition for avian dispersers in tropical trees. *The American Naturalist* 3: 817-832.



- HOWE, H. y L. C. WESTLEY. 1988. Ecological relationships of plants and animals. Oxford University. Oxford. 273 p.
- HOWE, H. F. y VAN DER KERCKHOVE. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science* 210: 925-927.
- HOWELL, S. N. G., y S. W. WEBB. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, New York, USA.
- HUERTA, O. S. 1994. Aspectos biológicos de *Trogon elegans* y *T. citreolus* en la presa Cajón de Peña, Municipio de Tomatlán, Jalisco, México. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Guadalajara. Jalisco, México. 87 pp.
- HUTTO, R. L., S. M. PLETSCHE, y P. HENDRICKS. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *Auk* 103: 593-602.
- IBARRA, M. G. 1992. Las plántulas de *Ficus*, subgenero *Pharmacosycea* (Moraceae), en Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana* 18: 55-69.
- INEGI. 1994. Carta Topográfica Manzanillo, Colima, Jalisco. Escala 1:250,000.
- IZHAKI, I., y U. N. SAFRIEL. 1989. Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit digestibility. *Oikos* 54: 23-32.
- IZHAKI, I., y U. N. SAFRIEL. 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78: 56-65.
- IZHAKI, I., C. KORINE y Z. ARAD. 1995. The effect of bat (*Rousettus aegyptiacus*) dispersal of seed germination in eastern Mediterranean Habitats. *Oecologia* 101: 335-342.

- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- JANZEN, D. H. 1988. Tropical dry forests: the most endangered tropical ecosystem. Pp 130-137. *In Biodiversity* (E. O. Wilson, Ed.). National Academy Press, Washington.
- JOHNSGARD P. 2000. Trogons and Quetzals of the World. Smithsonian Institution Press. Washington and London. 223 p.
- JORDANO, P. 1985. El ciclo anual de los paseriformes frugívoros en el matorral mediterráneo del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. *Ardeola* 32: 69-94.
- JORDANO, P. 1987. 1987. Frugivory, external morphology and digestive system in mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis* 129: 175-189.
- JORDANO, P. 1989. Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscos* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55: 375-386.
- JORDANO, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp 105-156. *In Seeds. The ecology of regeneration in plant communities* (M. Fenner, Ed.). CAB International, Wallingford, Inglaterra.
- JULLIOT, C. 1996. Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest French Guiana. *International Journal of Primatology* 17(2): 239-258.
- KANTAK. G. E. 1981. Temporal feeding patterns of some tropical frugivores. *Condor* 83: 185-187.



- KARR, J. R. 1976. Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *American Naturalist* 110: 973-994.
- KARR, J. R., y K. E. FREEMARK. 1985. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the "stable" tropics. *Ecology* 64: 1481-1494.
- LAMBOURNE, M. 1992. *Birds of the World*. Rizzoli International Publications. Nueva York.
- LECK, C. F. 1969. Observations of birds exploiting a Central American fruit tree. *Wilson Bulletin* 81: 264-269.
- LECK, C. F. 1972. Seasonal changes in feeding pressures of fruit and nectar eating birds in the neotropics. *Condor* 74: 54-60.
- LEON, S. T. 2000. Estatus y conservación de los trogonidos mexicanos (Aves). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 113 p.
- LEVEY, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 129: 471-485.
- LEVEY, D. J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58: 251-269.
- LIEBERMAN, M. y D. LIEBERMAN. 1986. An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* 2: 113-126.
- LIVINGSTON, R. B. 1972. Influence of birds, stones and soils on establishment of pasture juniper *Juniperus communis*, and red cedar *J. virginiana* in New England pastures. *Ecology* 53: 1141-1147.

- LOISELLE, B. A., y J. G. BLAKE. 1991. Temporal variation in birds and fruits along an elevational gradient in Costa Rica. *Ecology* 72: 180-193.
- LOISELLE, B. A., y J. G. BLAKE. 1992. Population variation in a tropical bird community: implications for conservation. *BioScience* 42: 838-845.
- LOISELLE, B. A., y J. G. BLAKE. 1994. Annual variation in birds and plants of a tropical second-growth woodland. *Condor* 96: 368-380.
- LOISELLE, B. A., y J. G. BLAKE. 1999. Dispersal of Melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology* 80: 330-336.
- LÓPEZ-RAMOS, E. 1995. Carta Geológica de los Estados de Jalisco y Aguascalientes. Escala 1:750 000. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Geología. México, D. F.
- LORD, J. M. y D. A. NORTON. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4: 197-202.
- LOTT, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 148: 1-60.
- LOTT, E. J., S. H. BULLOCK, y J. A. SOLIS-MAGALLANES. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- LUGO-HUBP, J. 1990. El relieve de la República Mexicana. *Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México* 9(1): 82-111.



- MAASS, J. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp. 399-422. *In: Seasonal dry forest.* (S. Bullock, H. Mooney y E. Medina, Eds.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- MARSHALL, J. T. 1957. Birds of pine-oak woodland in southern Arizona and adjacent Mexico. Berkeley Cooper Ornithological Society (Pacific coast Avifauna 32).
- MASERA, O. R., M. J. ORDÓÑEZ, y R. DIRZO. 1997. Carbon emissions from Mexican forests: current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35: 265-295.
- MAYER A. y POLJAKOFF-MAYBER A. 1975. The germination of seeds. Pergamon Press, Oxford.
- McCARTY, J. P., D. J. LEVEY, C. H. GREENBERG y S. SARGENT. 2002. Spatial and temporal variation in fruit use by wildlife in a forested landscape. *Forest Ecology and Management* 164: 277-291.
- McDONELL, M. J. y E. W. STILES. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116.
- McVAUGH, R. 1974. Flora Novogaliciana. Ann. Arbor, Univ. Michigan Press.
- MILLER, B., R. READING, J. STRITTHOLT, C. CARROLL, R. NOSS, M. SOULÉ, O. SANCHEZ, J. TERBORGH, D. BRIGHTSMITH, T. CHEESEMAN, y D. FOREMAN. 1999. Using focal species in the design of nature reserve networks. *Wild Earth* 8: 81-92.
- MOERMOND, T. C. 1983. Suction-drinking in tanagers and its relation to fruit handling. *Ibis* 125: 545-549.

- MOERMOND, T. C. y J. S. DENSLow. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs* 36: 865-897.
- MOERMOND, T. C., J. S. DENSLow, D. J. LEVEY, y E. SANTANA. 1986. The influence of morphology on fruit choice in neotropical birds. Pp 137-146. *En Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada y T. H. Fleming, Eds.). Dr. W. Junk Pub. Dordrecht.
- MORAN, D. M. A. 2002. Disponibilidad y uso de recursos alimenticios por el trogon citrino (*Trogon citreolus*) en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco. Tesis profesional. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México. 55 pp.
- NARANJO, M. E., C. RENGIFO y P. J. SORIANO. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 19 (1): 19-25.
- OPLER, P. A., G. W. FRANKIE, y H. G. BAKER. 1980. Comparative phenology studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in lowland Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.
- ORTIZ-PULIDO, R. 1994. Frugivoría y dispersión de semillas por aves en el Morro de la Mancha, Ver. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. México 108 p.
- ORTIZ-PULIDO, R. 2000. Abundance of frugivorous birds and richness of fruit resource: Is there a temporal relationship? *Caldasia* 22 (1): 93-107.

- ORTIZ-PULIDO, R., J. LABORDE, y S. GUEVARA. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32: 473-488.
- PEARSON, D. L. 1971. Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. *Condor* 73: 46-55.
- PÉREZ, V. M. G. 2000. Dispersión de semillas biótica de *Myrtillocactus geometrizans* en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 47 p.
- PESCADOR-RUBIO, A., A. RODRIGUEZ-PALAFox y F. A. NOGUERA. 2002. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. Pp. 183-201. *En* Historia Natural de Chamela (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño Eds.). Instituto de Biología, UNAM, México.
- PETERSON, R. T. y E. L. CHALIF. 1989. Aves de México. Guía de campo. Diana. México.
- POULIN, B., G. LEFEBVRE, y R. MCNEIL. 1993. Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. *Ibis* 135: 432-441.
- POWELL, G. V. N., y R. BJORK. 1995. Implications of intratropical migration on reserve design: a case study using *Pharomachrus mocinno*. *Conservation Biology* 9: 354-362.
- PRATT, T. K. y E. W. STILES. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed : implications for seed dispersal. *American Naturalist* 122: 797-805.
- RAGUSA N. J. 2002. Fruiting phenology and consumption by birds in *Ficus calyptroceras* Miq. (Moraceae). *Brazilian Journal Biology* 62: 339-346.

- RAMOS, O. M. F. 2002. Análisis y evaluación ecológica de la avifauna marina y acuática del occidente de Nayarit. Tesis de Licenciatura. UNAM. México D. F. 92 p.
- REBON, G. M. F. 1987. Observación de frugivoría sobre un árbol neotropical y aspectos avifaunísticos en un bosque de niebla de Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. UNAM. México DF. 111 p.
- REMSEN, J. V., M. A. HYDE y A. CHAPMAN. 1993. The diets of neotropical trogons, motmots, barbets and toucans. *Condor* 95: 178-192.
- RENTON, K. 1998. Reproductive ecology and conservation of the Lilac-crowned Parrot (*Amazona finschi*) in Jalisco, Mexico. Tesis de Doctorado. University of Kent, Canterbury, Inglaterra.
- RENTON, K. 2001. Lilac-crowned Parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator. *Condor* 103: 62-69.
- RENTON, K. y J. H. VEGA-RIVERA. 2002. Trogon citrino (*Trogon citreolus* Gould 1835). Pp 345-346. *En* Historia Natural de Chamela (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño Eds.). Instituto de Biología, UNAM, México.
- RZEDOWSKI, J. 1992a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Pp. 313-335. *En* Acta Zoológica Mexicana, volumen especial. La diversidad biológica de Iberoamérica I (G. Halffter, Comp.). Xalapa, Ver.
- RZEDOWSKI, J. 1992b. El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. Pp. 337-359. *En* Acta Zoológica Mexicana, volumen especial. La diversidad biológica de Iberoamérica I (G. Halffter, Comp.). Xalapa, Ver.
- RZEDOWSKI, J. 1994. Vegetación de México. 6ª Ed. Limusa Noriega Editores, México.



- SANTANA, C. E. y N. CHÁVEZ C. 2000. El quetzal (*Pharomachrus mocinno*). En Las aves de México en peligro de extinción (Ceballos G. G. y L. Márquez-Valdelamar, Eds.). UNAM, CONABIO y Fondo de Cultura.
- SANTANA, C. E. y B. G. MILLIGAN. 1984. Behavior of tucanets, bellbirds, and quetzals feeding on laurantaceas fruits. *Biotropica* 16: 152-154.
- S.A.H.O.P. 1981. Plano de políticas ecológicas y plano de vegetación y uso del suelo. Escala 1:4 millones. 2 cartas. Programa Nacional de Desarrollo Ecológico de los Asentamientos Humanos. México, D. F.
- SARH. 1992. Inventario Nacional Forestal de Gran Visión. México, 1991-1992. SARH-Subsecretaría Forestal. D. F.
- SCHAAF, P. 2002. Geología y geofísica de la costa de Jalisco. Pp 11-16. En Historia Natural de Chamela (F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. García Aldrete, y M. Quesada Avendaño Eds.). Instituto de Biología, UNAM, México.
- SCHUPP, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetation*. 107/108: 15-29.
- SILVA, W. R., DE MARCO, P., E. HASUI, y V. S. M. GOMES. 2002. Patterns of fruit-frugivore interactions in two atlantic forest bird communities of south-eastern Brazil: Implications for conservation. Pp 423-436. In *Seed dispersal and frugivory: Ecology and conservation* (D. J. Levey, W. R. Silva Y M. Galletti, Eds.)
- SKUTCH, A. F. 1972. Studies on tropical american birds. *Nutt Ornithol. Club*. 10: 69-87.
- SNOW, D. W. 1981. Tropical frugivores and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13: 1-14.



- SOLÍS J. A. 1980. Leguminosas de Chamela, Jalisco. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- SOLÓRZANO, L. S. 1995. Fenología de 22 especies arbóreas y su relación con la migración altitudinal del quetzal (*Pharomachrus mocinno mocinno* De la Llave 1832), en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- SORENSEN, 1984. Nutrition, energy, and passage times: Experiments with fruit preference in european blackbirds. *Journal Animal Ecology* 53: 545-557.
- STEVENSON P. R., M. C. CASTELLANOS, M. S. AGUDELO y M. A. SUESCÚN. 2001. Remoción de semillas de chilco (*Henriettella fissanthera*) en el Parque Tinigua: factores que influyen en el tiempo de visita. *Universitas Scientiarum* 6: 9-14.
- STILES, F. G. y SKUTCH, A. F. 1989. A guide the birds of Costa Rica. Comstock, Cornell Univ. Press, Ithaca. New York.
- TAMAYO, J. 1962. Geografía general de México. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas, México.
- TÉLLEZ, V. O. 1995. Flora, vegetación y fitogeografía de Nayarit, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. 166 p.
- TRAVESET, A., N., RIERA y R. E. MAS. 2001a. Ecology of fruit-colour polymorphism in *Myrtus communis* and differential effects of birds and mammals on seed germination and seedling growth. *Journal of Ecology* 89: 749-760.

- TRAVERSE, A., N., RIERA y R. E. MAS. 2001b. Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology* 15: 669-675.
- TRAVERSE, A. y M.E. WILLSON. 1997. Effect of birds and bears on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate rainforests of southeast Alaska. *Oikos* 80: 89-95.
- TRAVERSE, A. y M. VERDÚ. 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. Pp 339-350. *In* Seed dispersal and frugivory: Ecology and conservation (D. J. Levey, W. R. Silva Y M. Galletti, Eds.)
- TREJO, I. y R. DIRZO. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- VALENZUELA, D. 1998. Efectos de la estacionalidad ambiental en la densidad, la conducta de agrupamiento y el tamaño del área de actividad del coati (*Nasua narica*) en selvas tropicales caducifolias. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, UNAM. México.
- WHEELWRIGHT, N. T. 1983. Fruits and the ecology of Resplendant Quetzals. *Auk* 100: 286-301.
- WIENS, J. A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology & Systematics* 7: 81-120.
- WIENS, J. A. 1985. Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semi-arid ecosystems. Pp. 169-192. *In* The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. (S. T. A. Pickett y White, Eds.). Academic Press.
- WIENS, J. A. 1994. Habitat fragmentation: island vs landscape perspectives on bird conservation. *Ibis supplement* 137: S97-S104.