



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**FUENTES DE PROTEÍNA EN TRECE ESPECIES DE AVES EN ZAPOTITLÁN
DE LAS SALINAS PUEBLA, MEDIANTE EL ANÁLISIS DE ISÓTOPO
ESTABLES DE N Y C.**

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
MALINALI RODRÍGUEZ GALINDO

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO

MÉXICO, D.F.

FEBRERO 2009

MI MAYOR AGRADECIMIENTO AL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS POR APOYAR ESTE PROYECTO, OJALA SEA DE UTILIDAD PARA OTROS ESTUDIANTES.

A CONACyT por la beca otorgada en el proyecto SEP-2003-C02-43343

(Aspectos ecológicos y fisiológicos relacionados con el uso del polen y el néctar por los murciélagos nectarívoros filostómidos).

MUCHAS GRACIAS AL COMITÉ TUTORIAL:

Dr. Ernesto Schondube Friedelwold, por las sugerencias al trabajo que lo enriquecieron mucho, si no se logró, solo yo soy la responsable.

Dra. Patricia Escalante por sus revisiones y sugerencias.

Dr. Gerardo Herrera, especialmente por la oportunidad, la dirección, la paciencia y el apoyo que fue muy grande GRACIAS Gerardo.

A LAS DRAS. ROCÍO Y AURORA, POR SUS SUGERENCIAS Y COMENTARIOS, QUE CONTRIBUYERON A MEJORAR ESTE TRABAJO, LES AGRADEZCO SU COOPERACIÓN Y BUENA DISPOSICIÓN.

A MI MADRE POR QUE HA SIDO MUY PACIENTE, POR QUE TE QUIERO Y ADORO CON TODA MI VIDA PACHAMAMA Y SABES QUE SIN TI NO HUBIERA PODIDO TERMINAR
MUCHAS GRACIAS.

A MI HERMANA ROSA, ROSITA MI PIGAS POR TU APOYO QUE SIEMPRE HA SIDO INCONDICIONAL EN TODO, ALGUN DÍA CUANDO SEA COMO VAN GOGH TE PROMETO.....

A BAR Y A CARI QUE SE TRANSFORMO DE MAFALDA A FELIPITO, POR SU APOYO.

A ROGELIO, POR FIN DEJE DE “DISCUTIR”.

A NALLELI Y FERNANDA ,QUE LAS EXTRAÑAMOS MUCHO.

A ROCO, ALE Y RICARDO, LOS GRANDES CONQUISTADORES .

A MI PONPOM Y KALINA (GREÑAS) QUE SON DE ADMIRAR , POR SU VOLUNTAD Y FORTALEZA, A YUMA (CHUMI, MI PEQUEÑO CEBU), A MAURICIO POR AVISAR CUANDO DESPERTABA LA MENINA, TE QUEREMOS MUCHO MORENO, A BLASTA BURRY “LA AMAZONA”, A LOS HERMANITOS: WICHI, JUANITO Y LA PEQUE CANELA (“EL GRAN MASTIN”), A YOYO, YOKO Y PECAS POR SER PARTE DE UNA GRAN FAMILIA.

A LAS CHATS, PICHI, PRINCESA, BENGELA Y KURO LOCURA.

A MIS AMIGOS: SI UNA COPLA COMO EL VIENTO A DONDE QUIERAN ESCUCHARLA, LES RECLAMA, SERÁ PLURAL, POR QUE LO EXIGE EL SENTIMIENTO CUANDO SE LLEVA A LOS AMIGOS EN EL ALMA, GRACIAS; PATI, ALE, WALDE, JOSÉ JUAN, BALDO, GUSTAVO Y DANIEL.

AL DR. EMILIO POR SU APOYO Y PERMITIRME CONOCER OTRO MUNDO DE LA CIENCIA

AI DR. CARLOS MANCINA, LE AGRADEZCO ENORMEMENTE SU AMISTAD, ASESORÍA Y CONSEJOS.

A MI AMIGO GUMARO.

A LA INIGUALABLE QUIETUD DEL VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN QUE GUARDA TANTOS SECRETOS POR ESTUDIAR.

FINALMENTE A TODA LA GENTE QUE FORMO PARTE DE MI VIDA, Y POR ALGUNA RAZÓN SE DESVANECIÓN EN EL TIEMPO.

CONTENIDO

	Páginas
Agradecimientos	
Resumen y Abstract	1
Introducción	2
Fenología del hábitat y variación de la dieta	3
Isótopos estables	4
Objetivo General	7
Hipótesis	7
Materiales y Métodos	8
Área de estudio	8
Sitios de muestreo	9
Método de colecta de aves	10
Colecta de frutos e insectos	10
Análisis del contenido de las excretas	11
Análisis de isótopos estables	11
Cotribución relativa de frutos y artrópodos	12
Análisis estadístico	12
Resultados	14
Análisis de excretas	14
Composición isotópica	17
Cotribución de N por fuentes vegetales y artrópodos	19
Cotribución de fuentes MAC en la dieta del ensamble de aves	23
Discusión	27
Especies granívoras y granívoras-frugívoras	27
Especies frugívoras-insectívoras	29
Especies insectívoras e insectívoras-frugívoras	30
Contribución de fuentes MAC-C4 y C3	31
Comparación de la variación estacional en las fuentes protéicas del ensamble de aves en Zapotitlán de las Salinas con la de otras dos localidades de México	32
Conclusiones	34

Literatura citada	35
Apéndice I. Variación estacional en el consumo de plantas C3 en tres localidades de México	45
Apéndice II. Listado de plantas colectas en Zapotitlán de las Salinas	48
Apéndice III. Listado de insectos colectados en Zapotitlán de las Salinas	50
Apéndice IV. Biología de las trece especies de aves capturadas en Zapotitlán de las Salinas	53

Abstract. The intention of the present investigation was to consider the relative importance of fruits and arthropods like protein sources in the diet of 13 species of birds in Zapotitlán de las Salinas. We evaluated by means of the stable isotope $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ in blood samples and by means of the application of a analysis mixed model (Fleming, 1995), the relative contribution of plants MAC-C4 and C3, and arthropods MAC-C4 and C3 like protein sources and the variation in the contribution of both sources during the periods of major (May-October) and minor (January April) availability of fruits. The $\delta^{15}\text{N}$ allowed to determined that the studied birds can be separated in three groups: I. birds where the protein origin of the diet comes from the plants, II. birds where the main nitrogen source is the arthropods, and III. birds with a mixed diet of fruits and arthropods like protein sources. Only in *carpodacus mexicanus* were seasonal variations in the protein origin of the diet: during the season of low availability of fruits the greater percentage of the protein assimilated by this species came from the arthropods, and in the period of greater primary productivity, this species used the plants like its main protein source. Of general way our results support the unions proposed by Arizmendi y Espinosa (1996) for the birds of Zapotitlán de las Salinas, although we found that for three species considered like frugívorous-insectívorous (*Phainopepla nitens*, *Mimus poyglottos* y *Melanerpes hypopolius*), the arthropods represented the main protein source. Ohe other hand for two species of birds including in the union of insectívorous (*Myiarchus tyrannulus* y *Thryomanes bewickii*) the fruits they represented his majors nitrogen sources. The origin of assimilated carbon is variable between the studied birds' species, four species used a mixture of sources MAC-C4 and C3, five species were fed mainly on sources MAC-C4, and four used the C3 resource. Only were significant seasonal changes in the origin of carbon in *Painopepla nitens* y *Columbina inca*.

RESUMEN

El propósito de la presente investigación fue estimar la importancia relativa de frutos y artrópodos como fuentes de proteína en la dieta de 13 especies de aves en Zapotitlán de las Salinas. Mediante el análisis de isótopos estables $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en muestras de sangre, y mediante la aplicación de un modelo mixto (Fleming, 1995), se evaluó la contribución relativa de plantas MAC-C4 y C3, e artrópodos MAC-C4 y C3 como fuentes de proteína. Adicionalmente se midió la variación en la contribución de ambas fuentes durante los períodos de mayor (mayo–octubre) y menor (enero–abril) disponibilidad de frutos. El análisis de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ permitió determinar que las aves estudiadas pueden ser separadas en tres grupos: I. aves donde el origen protéico de la dieta proviene de las plantas, II. aves donde la principal fuente de nitrógeno son los artrópodos, y III. aves con una dieta mixta de frutos y artrópodos como fuentes de proteína. Sólo en *Carpodacus mexicanus* se encontraron variaciones estacionales en el origen protéico de la dieta. Durante la temporada de baja disponibilidad de frutos el mayor porcentaje de la proteína asimilada por esta especie provino de los artrópodos, sin embargo, en el período de mayor productividad primaria, esta especie utilizó las plantas como su principal fuente protéica. De manera general nuestros resultados apoyan los gremios propuestos por Arizmendi y Espinosa (1996) para la avifauna de Zapotitlán de las Salinas, aunque encontramos que para tres especies consideradas como frugívoras-insectívoras (*Phainopepla nitens*, *Mimus polyglottos*, y *Melanerpes hypopolius*), los artrópodos representaron la principal fuente de proteínas. Por otra parte para dos especies de aves incluidas en el gremio de insectívoros (*Myiarchus tyrannulus* y *Thryomanes bewickii*) los frutos representaron sus mayores fuentes de nitrógeno. El origen del carbono asimilado es variable entre las especies de aves estudiadas, cuatro especies utilizaron una mezcla de fuentes MAC-C4 y C3, cinco especies se alimentaron principalmente de fuentes MAC-C4, y cuatro utilizaron el recurso C3. Sólo se encontraron cambios estacionales significativos en el origen del carbono en *Phainopepla nitens* y *Columbina passerina*.

Introducción

El estudio de la alimentación de las aves es importante para entender sus interacciones con la comunidad en que viven (Loiselle y Blake, 1990). La alimentación de las aves es muy variada e incluye diferentes partes de plantas y animales (Foster, 1987), lo que hace que diferentes especies actúen como organismos depredadores, polinizadores y dispersores de plantas. Estos procesos son importantes en el mantenimiento de la heterogeneidad espacial y temporal, y de la diversidad de las selvas, bosques y desiertos (Snow, 1981; Puebla-Olivares y Winker, 2004). Algunos miembros de las familias Cotingidae, Pipridae, Tyrannidae, Muscicapidae y Emberizidae pueden presentar variaciones en el uso que hacen del hábitat, alimentándose de dietas mixtas de artrópodos y frutos que se encuentran disponibles no sólo en el hábitat en que viven, sino que tienen que realizar desplazamientos a hábitats contiguos para la localización de recursos (Moermond y Denslow, 1985). Esta búsqueda de alimento depende de otros factores como la estacionalidad de las especies de plantas en el hábitat, y sus períodos de fructificación, floración y abundancia, y la relación de estos con los períodos de anidación y crianza del conjunto de aves que habitan en el ecosistema (Cody, 1985; Izhaki y Safriel, 1989; Wiens, 1989; Blake y Loiselle, 1991).

Si bien los frutos pueden ser un recurso relativamente abundante que requiere un tiempo de búsqueda menor que los artrópodos, ambas fuentes de alimento difieren notablemente en valores nutricionales (Morton, 1973; Bairlein, 1996). Los frutos son una fuente rica de carbohidratos y agua, pero en general son considerados pobres en proteínas e inadecuados para satisfacer las necesidades diarias de este nutriente en las aves (Foster, 1978; Levey y Karasov, 1989; Worthington, 1989; Mack, 1990; Bairlein, 1996; Witmer, 1998; Bosque y Pacheco, 2000). El nitrógeno es un componente indispensable de los aminoácidos que forman las proteínas (White, 1993), mismas que son requeridas principalmente para la formación de nuevos tejidos y plumas (Foster, 1978), así como una forma de asegurar la sobrevivencia y el éxito reproductivo (Mattson, 1980). En la mayoría de las especies de aves frugívoras, una dieta exclusiva de frutos representa un reto para su estado nutricional y deben ingerir otro tipo de alimentos ricos en proteínas, como los artrópodos (Mack, 1990).

Sin embargo, es probable que algunas especies de aves puedan sobrevivir exclusivamente de frutos debido a que sus requerimientos de proteína son excepcionalmente bajos (Bairlein, 1996). Por ejemplo, el chinito *Bombycilla cedrorum* es capaz de mantener la masa del cuerpo en una dieta baja

en proteínas (requerimientos de mantenimiento de nitrógeno = $264.3 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$; Witmer, 1998) al igual que el perico común (*Melopsittacus undulatus*; $\text{RMN} = 380 \text{ mg N}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$; Pryor, 2003), el loro aguileño (*Psittichas fulgidus*; $\text{RMN} = 320 \text{ mg N}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$; Pryor, 2003), el loro rojo (*Eos bornea*, $\text{RMN} = 130 \text{ mg N}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$; Pryor, 2003), el loro arcoiris (*Trichoglossus haematodus*; $\text{RMN} = 240 \text{ mg N}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$; Frankel y Avram, 2001) y el ruiseñor (*Pycnonotus xanthopygos*; $\text{RMN} = 580 \text{ mg N kg}^{-0.75} \text{ día}^{-1}$; Izhaki, 1994). Alternativamente, las aves frugívoras pueden resolver este problema alimentándose de una mezcla selectiva de frutos que proporcione los niveles adecuados de proteínas (Bosques y Pacheco, 2000).

Fenología del hábitat y variación de la dieta

El Valle de Tehuacán, es considerado como el centro de diversidad más importante de cactáceas columnares, las cuales producen una gran biomasa de frutos carnosos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet, *et al.*, 1991a; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998) disponibles para una vasta variedad de animales (Gibson y Nobel, 1986). Las cactáceas columnares constituyen los elementos dominantes de la vegetación con densidades que pueden alcanzar de 1200 a 1800 individuos por hectárea (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Valiente-Banuet *et al.*, 1991a; Godínez-Álvarez, 1998).

En los ecosistemas áridos del centro de México, en especial el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Río Balsas, habitan 45 de las 70 especies de cactáceas columnares distribuidas en México (Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Estos ecosistemas se caracterizan por presentar condiciones limitantes de humedad, lluvias impredecibles y altos niveles de radiación solar (Nobel, 1989; Valiente-Banuet, *et al.*, 1991a,b). El norte del Valle de Tehuacán está caracterizado por cactáceas que florecen en primavera y verano (Rzedowski, 1981; Valiente-Banuet *et al.*, 1996), mientras que en la parte sur del valle la vegetación es selva baja caducifolia, con especies que florecen en invierno y otoño (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Las plantas que se encuentran distribuidas en el Valle de Tehuacán presentan un amplio período de fructificación entre abril y agosto (Dávila *et al.*, 1993; Paredes, *et al.*, 2007) además de una alta producción de frutos los cuales son utilizados como alimento por las aves (Cortez-Díaz, 1997).

Comprender los hábitos alimentarios en las aves es fundamental para entender su comportamiento y ecología (Fleming, 1995; Puebla-Olivares y Winker, 2004). En aves adultas, la reproducción frecuentemente depende de los niveles de proteínas en la dieta (Fogden, 1972; Crome, 1975a; Fogden y Fogden, 1979) y está estrechamente relacionada con la abundancia y cualidades de los recursos alimentarios (Morton, 1973). Es de esperar que los hábitos alimentarios de las aves varíen durante el año en función de sus necesidades nutricionales y de la oferta de recursos alimentarios (Klasing, 1998). Por ejemplo, algunas aves australianas nectarívoras incrementan el consumo de artrópodos durante la reproducción (White, 1993), los colibríes incrementan el consumo de artrópodos justo antes de los períodos de incubación (Daniels *et al.*, 2001), y las palomas australianas (*Macropygia phasianella*) obtienen proteínas adicionales consumiendo frutos parasitados por larvas de artrópodos (White, 1993).

El estudio de los hábitos alimentarios en aves se ha realizado tradicionalmente a partir del análisis de contenido estomacal, revisión de excretas, regurgitación forzada, el uso de egagropilas o bolas de alimento (*pellets*), la observación directa y la fotografía (Rosenberg y Cooper, 1990). Estos métodos proporcionan información taxonómica del alimento ingerido por el animal en las horas o minutos previos a su captura (Hobson y Clark, 1992a, Kelly, 2000). Una limitante de estos métodos, es que no es posible determinar la contribución nutricional de estos recursos a largo o mediano plazo (Rosenberg y Cooper, 1990, Fleming, 1995).

Isótopos estables

El análisis de las variaciones naturales de isótopos estables (Allen, 1998; Roth y Hobson, 2000), es una alternativa a los métodos tradicionales para determinar la dieta, que permite inferir patrones alimentarios generales, basados en la asimilación de nutrientes en los tejidos del animal por lo que ofrece información de la importancia nutricional de diferentes grupos de alimento (De Niro y Epstein, 1978; Tieszen *et al.*, 1983; Hobson y Clark, 1992a). Además, permite obtener información de las dietas durante distintos períodos de tiempo dependiendo de la tasa metabólica del tejido analizado (Tieszen *et al.*, 1983; Hobson y Clark, 1992a, 1992b), desde unos pocos días en el hígado, semanas en músculo y sangre (Hobson y Clark, 1993), y años en el colágeno de hueso (Hobson y Sealy, 1991; Hobson y Clark, 1992a). Además, el análisis de las variaciones naturales de isótopos estables se basa en la existencia de diferencia en la composición isotópica de grupos funcionales de alimento (Roth y Hobson, 2000), tales como fuentes de alimento terrestre vs. marino (Hobson y Wassenaar, 1999), alimento bentónico vs. pelágico (Hobson, 1993), alimento marino vs.

dulceacuícola (Hobson *et al.*, 1997), y alimento de ambientes terrestre mésico vs xérico (Hobson, 1999). En la evaluación de los hábitos alimentarios de las aves, la mayoría de los estudios están basados en el análisis de la variación natural de isótopos estables de nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) y carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$; Hobson *et al.*, 1993).

Los isótopos estables son las distintas formas de un elemento químico que se diferencia en el número de neutrones, por lo que, aún perteneciendo al mismo elemento químico, tienen distinta masa atómica (Webb, 1997; Schoeller, 1999). Los isótopos se han empleado como “marcadores” que permiten seguir las rutas de elementos (C, H, O, N) en plantas (Köerner *et al.*, 1991), suelos (Steele y Daniel, 1978; Wada *et al.*, 1981; Nadelhoffer y Fry, 1994), agua o atmósfera (Peterson y Fry, 1987). Generalmente el análisis de isótopos estables se ha centrado en estudios de geología, biogeoquímica, fisiología, ecología (cadenas tróficas, contaminantes, trazar movimientos en animales migratorios, determinar el origen de los señal nutrientes asimilados por los animales) y paleoecología (Gannes *et al.*, 1997; Hobson y Wassenaar, 1999). En el caso del nitrógeno, una de las aplicaciones más comunes es determinar el nivel trófico del animal gracias a un proceso denominado enriquecimiento trófico (Hobson, 1993). El enriquecimiento trófico de los isótopos de nitrógeno consiste en el aumento de la proporción $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ en los tejidos de los consumidores con relación a su alimento debido a que los organismos excretan nitrógeno preferentemente en forma de ^{14}N (Steele y Daniel, 1978; Peterson y Fry, 1987). El enriquecimiento de nitrógeno en animales es alrededor de 3.5 a 5‰ por nivel trófico (Figura 1) Peterson *et al.*, 1985; Kwak y Zedler, 1997; Anderson y Polis, 1998; Vander Zanden y Rasmussen, 2001).

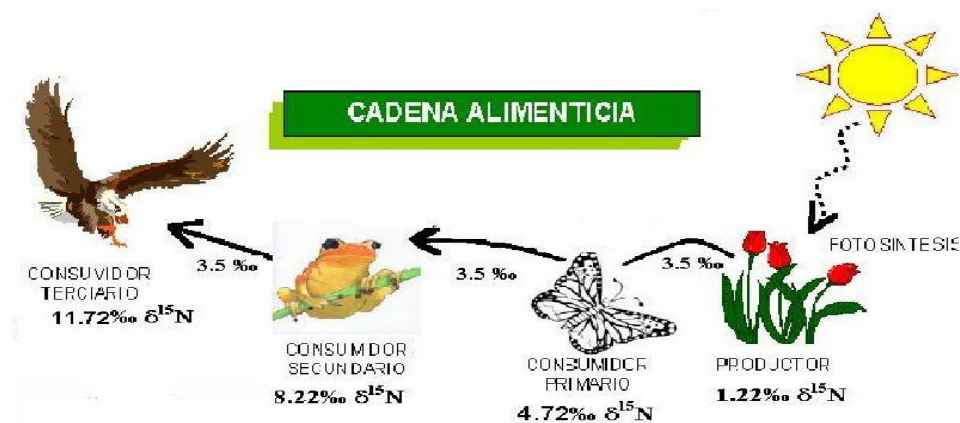


Figura 1. Enriquecimiento de $\delta^{15}\text{N}$ para cada nivel trófico de 3.5‰

El análisis de los isótopos estables de carbono ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$) es empleado, principalmente para determinar el origen fotosintético (C3 y MAC-C4) de distintas fuentes de alimento (Hobson y Clark, 1992a). Las plantas tienen diferentes proporciones de isótopos $\text{C}^{13}/\text{C}^{12}$ de acuerdo a la ruta fotosintética que utilizan, las cuales son incorporadas en los tejidos de los consumidores (Vander Zanden y Rasmussen, 1999). Por ejemplo las plantas que emplean la vía metabólica C3 (árboles y arbustos) tienen un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -27‰, con un rango de -34 a -22‰, a diferencia de las que siguen el ciclo del Metabolismo del Ácido Crasuláceo (MAC; cactáceas) y de las plantas C4 (la mayoría de los pastos) que tienen un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -13‰ con un rango de -20 a -9‰ (Ambrose y DeNiro, 1986). El fraccionamiento trófico de los isótopos estables de carbono ($\text{C}^{13}/\text{C}^{12}$) no es tan marcado como el caso del nitrógeno (1‰ por nivel trófico; Schoeninger y De Niro, 1984; Fry, 1988) y ocurre en la respiración por la pérdida preferencial de C en forma de $^{12}\text{CO}_2$ durante la oxidación del grupo Acetyl CoA derivado del catabolismo de lípidos, proteínas y carbohidratos (Hobson *et al.*, 1993).

En la actualidad son pocos los trabajos realizados con isótopos estables en aves paserinas (Kelly, 2000). Por ejemplo, Hobson (1999), examinó la composición isotópica de C y N en plumas de aves paserinas en un bosque boreal y un área de cultivo. La composición isotópica de C en las plumas no presentó diferencias significativas entre los sitios de estudio, pero sí hubo diferencias significativas en la composición isotópica de N que separó distintos grupos tróficos dentro de cada sitio. Herrera *et al.* (2003) utilizaron los isótopos estables de N y C para determinar los niveles tróficos y las fuentes de proteína en la dieta de 23 especies de aves en la selva tropical de "Los Tuxtlas" Veracruz. Los isótopos de N separaron varios niveles tróficos, desde especies que obtienen sus proteínas principalmente de plantas, artrópodos o por una combinación de ambas fuentes. Por su parte, el análisis de los isótopos de C mostró que la mayoría de las aves se alimentan de fuentes fotosintéticas C3 aunque el mosquero pico chato (*Platirhynchus cancrminus*) presentó individuos especialistas en fuentes fotosintéticas MAC-C4, e individuos que consumen preferentemente fuentes C3. La presente investigación se realizó con el propósito de cuantificar en qué medida las aves de la zona de Zapotitán de las Salinas, ubicada dentro del Valle de Tehuacán, depende de fuentes animales y/o vegetales de diferente origen fotosintético (MAC-C4 y C3) para satisfacer sus requerimientos proteínicos a lo largo del año. El estudio se basó en el uso del análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono. El trabajo se complementó con el análisis de excretas para identificar taxonómicamente el tipo de alimento ingerido.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la contribución relativa de plantas o artrópodos como fuente de proteína asimilada en la dieta de trece especies de aves en el Valle de Tehuacán, a lo largo de un año.

OBJETIVOS PARTICULARES

- ❖ Determinar la composición isotópica de nitrógeno y carbono en muestras de sangre de trece especies aves pertenecientes a diversos grupos tróficos, y de sus fuentes potenciales del alimento (frutos, semillas e artrópodos) en las diferentes épocas del año.
- ❖ Determinar el aporte de proteína asimilada de fuentes vegetales y animales de origen fotosintético MAC- C₄ y C₃ en las trece especies de aves.
- ❖ Complementar el análisis isotópico mediante el examen del contenido de restos alimenticios en las excretas.

Hipótesis

En el matorral xerófilo el período de mayor fructificación de cactáceas, ocurre entre los meses de mayo y octubre con una disminución importante entre enero y abril por lo que las aves presentarán variaciones estacionales en sus fuentes de proteína asimilada de acuerdo a las siguientes predicciones:

1.- Las plantas MAC-C₄ serán la principal fuente de proteína asimilada por las aves fitófagas (frugívoras y granívoras) durante el período de mayor abundancia de frutos; en contraste, los artrópodos C₃ serán la principal fuente de es nutriente para estas especies de aves en el período de baja abundancia de frutos.

2.-Los artrópodos MAC-C₄ serán la principal fuente de proteína asimilada por las aves insectívoras durante el período de mayor abundancia de frutos; en contraste, los artrópodos C₃ serán la principal fuente de este nutriente para estas especies de aves en el período de baja abundancia de frutos.

MATERIALES Y METODOS

Área de Estudio

El estudio se realizó en la comunidad de Zapotitlán de las Salinas (Figura 2). Esta región se ubica en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán que se localiza entre el Eje Volcánico Transversal y la Sierra Mazateca, al NE del estado de Oaxaca ($17^{\circ}48' - 18^{\circ}58' \text{ N}$ y $96^{\circ}48' - 97^{\circ}43' \text{ W}$) y al SE del estado de Puebla y presenta un rango de elevación de 1000-1500 msnm. Esta región árida de México está aislada de los desiertos centrales del altiplano. En la zona central del valle la precipitación media anual es de 495 mm por año con una temperatura media anual de 18.6 a 21° C (García, 1986; García y Falcón, 1993; Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Presenta un régimen de lluvias de tipo monsoónico de verano con dos máximos de precipitación (mayo y septiembre), el mes de agosto es el más consistente en cuanto a la presencia de lluvia (Conagua, 2006-2007, Figura 3). El clima es cálido y semiárido, determinado en gran parte por la Sierra Madre Oriental, localmente llamada Sierra de Zongólica, que detiene los vientos húmedos provenientes del Golfo de México formando una sombra de lluvia sobre el Valle y creando condiciones de aridez (Zavala, 1980).



Figura 2. Localización geográfica del área de estudio.

La comunidad de Zapotitlán de las Salinas, se encuentra enclavada en la porción occidental del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, ocupando una superficie de 485 km². En la mayor parte del área los suelos son someros, pedregosos, halomárficos con diferentes estados de alcalinidad y salinidad, entre los cuales encontramos litosoles, cambisoles clásicos y xerosoles clásicos derivados de evaporitas del Cretácico inferior y medio (Dávila *et al.*, 1993; Valiente-Banuet *et al.*, 1991b; Osorio-Berinstain *et al.*, 1996). Las comunidades vegetales localizadas en la región de Zapotitlán son el mezquital o selva baja perennifolia con espinas laterales (con presencias de *Prosopis laevigatas*), el matorral espinoso (con *Mimosa luisana*, *Acacia farnesiana*, *Cordia curassavica* y *Fouquieria formosa*), las tetecheras (asociación con abundancias de *Neobuxbaumia tetezo*), el cardonal (en el que destaca *Cephalocereus columna-trajani*), el izotal (matorral con *Yuca periculosa*), el chaparral o mexical (con *Brahea nítida* y *Dasylyrion serratifolium*), y la selva baja caducifolia (con *Myrtillocactus geometrizzans*, *Bursera schlechtendalii* y *Bursera aptera*; Osorio-Berinstain *et al.*, 1996; Oliveros-Galindo, 2000; Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

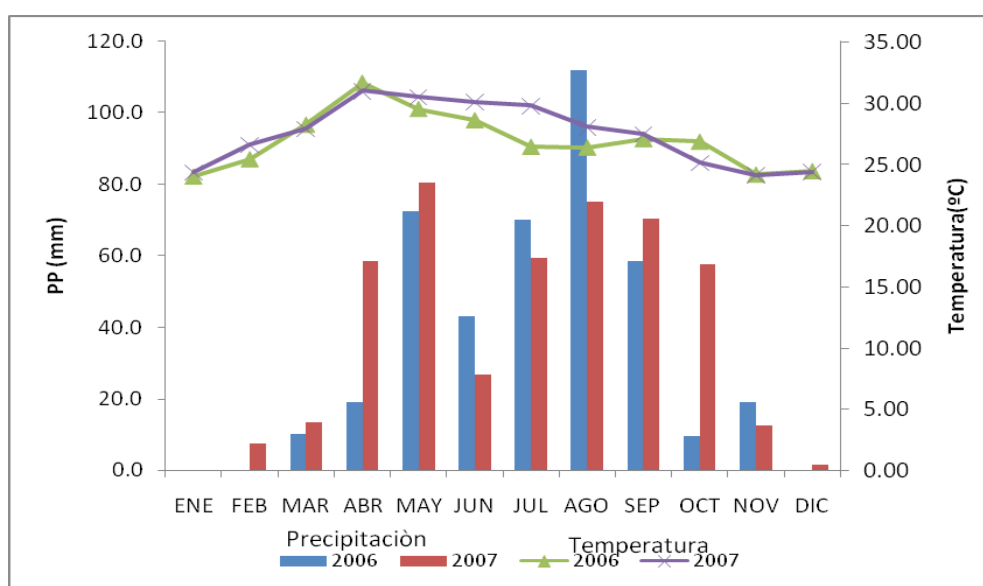


Figura 3. Diagrama ombrotérmico, valores de precipitación (PP) y temperatura registrados para el Valle de Tehuacán, Zapotitlán (Conagua, 2006-2007).

Sitios de muestreo

Este estudio se llevó a cabo en Zapotitlán de las Salinas. Se realizaron capturas de aves en el Cerro de Cuthá (18° 19.5' N y 97°26' W), en una zona cercana al río del mismo nombre. En general, es una zona perturbada con un terreno de cultivo abandonado. La vegetación dominante consiste de

mezquite (*Prosopis laevigata*), con algunas, cactáceas como *Neobuxbaumia tetezo*, *Myrtillocactus geometrizan*, *Stenocereus stellatus*, *S. pruinosus*, *Pachycereus hollianus* y arbustos como *Vallesia glabra*. También se capturaron aves en una zona conocida como “Mezquital” (18° 19.5' N y 97°27' W), que está localizada en un terreno ejidal de cultivo, donde se encuentran especies como *Myrtillocactus geometrizans*, *Stenocereus pruinosus*, *Pachycereus marginatus*, *P. hollianus*, *Agave marmorata*, *A. peacoki*, *Opuntia tunicata*, *O. pilifera* y *Yucca* sp.

Método de captura de aves

Se realizaron diez visitas a la zona de estudio en el período comprendido entre marzo del 2006 y febrero del 2007. El método de captura de las aves fue la red ornitológica, en cada salida para cada sitio se colocaron entre siete y ocho redes (6 ó 12 x 2.5 metros) en áreas con actividad de aves (Juárez *et al.*, 1980). Las redes se mantuvieron abiertas durante ocho horas, el esfuerzo de muestreo total fue de 6778 hrs/red. Todas las aves capturadas fueron identificadas (Peterson y Chalif, 1994; Howell y Webb, 1995) y se les registraron sus datos merísticos (longitud total, cuerda alar, peso) además de la fecha de captura y el sexo (en caso de ser posible). Las aves se mantuvieron en bolsas individuales por 30 minutos para coleccionar sus excretas. Las aves que no defecaron en ese tiempo fueron liberadas. Las excretas coleccionadas se preservaron en alcohol etílico al 70% en viales rotulados con datos de la especie, sitio, y fecha de captura, para posteriormente determinar su composición. Para el análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono, se coleccionaron 80µl de sangre con un capilar mediante una punción en la vena del antebrazo de cada animal y se preservó en un vial con etanol al 70%. La sangre es de origen protéico por lo que el análisis de este tejido nos proporciona información sobre el origen de este nutriente en la dieta de las aves. El tiempo de recambio del N y el C en la sangre nos permite reconstruir patrones alimentarios a mediano plazo. La colecta de este tejido es poco invasiva y no es necesario el sacrificio de las aves.

Colecta de frutos y artrópodos

Al mismo tiempo se coleccionaron frutos carnosos de cactáceas y arbustos en transectos de 500 m de longitud en cada período de muestreo. Sin embargo no se coleccionaron frutos de origen fotosintético C₄, ya que en el área de colecta no se encontraron plantas con frutos de esta vía fotosintética. Los frutos se identificaron taxonómicamente en la colección de frutos y semillas del Herbario Nacional del Instituto de Biología de la UNAM. Posteriormente se separaron la pulpa y semillas del fruto para secarlos en una estufa a 45° C, triturarlos y tomar una muestra de 3-4 mg de cada material para su

análisis isotópico. Además, se colectaron artrópodos diurnos con trampas malaise y redes de golpeo, así como artrópodos nocturnos que se capturaron con trampas de luz negra en condiciones adecuadas (sin viento, ni lluvia). Los artrópodos fueron preservados en alcohol al 70%. Posteriormente se identificaron taxonómicamente, se secaron a 45° C en una estufa, y se trituró el abdomen (cuando fue posible) para tomar una muestra de 1mg para el análisis isotópico.

Análisis del contenido de las excretas

Cada muestra se vació en una placa de Petri y se le agregó agua para separar el contenido. El material de origen animal (restos de artrópodos) y el material vegetal (semillas y pulpa) se identificaron con la ayuda de un microscopio óptico (Olympus CH30, ocular x10). Para cada muestra se hizo una estimación visual del área porcentual representada por cada tipo de alimento (Whitaker, 1988).

Análisis de los isótopos estables

Las muestras de sangre, así como la pulpa de frutos, semillas e artrópodos de referencia fueron enviados a la Universidad de Miami en los Estados Unidos de América. Estas muestras se sometieron a combustión en un analizador elemental Robo-Prep a 1800°C. Los gases resultantes se separaron y analizaron en un espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo Europa 20:20, para estimar las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno de la misma muestra. El espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo involucra la medición secuencial automatizada de las muestras junto con el material de referencia. Se utilizaron como referencia dos estándares de laboratorio (albúmina de huevo) por cada cinco muestras.

La variación de los isótopos estables fue expresada en delta δx notación:

$$\delta x(\text{‰}) = \left(\frac{R_{\text{de la muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right) \times 1000$$

dónde x corresponde al isótopo más pesado (^{13}C / ^{15}N) y $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ó $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Los estándares internacionales para el carbono fueron la piedra caliza Peedee Belemnite (PDB) y para el nitrógeno, el nitrógeno atmosférico (Craig, 1957; Kelly, 2000).

Contribución relativa de frutos y artrópodos

La contribución relativa de plantas e artrópodos se evaluó con un modelo mixto (Fleming, 1995). La primera relación (1) se utilizó para estimar la contribución relativa del alimento originado a partir de diferentes vías fotosintéticas (C3 o CAM-C4) y de los artrópodos que se alimentan de fuentes con estas vías.

1.- $\delta^{13}\text{C}_{\text{ave}} = *P(\delta^{13}\text{C}_{\text{(alimentoC3)}} + \alpha f) + (1-*P)(\delta^{13}\text{C}_{\text{(alimentoCAM-C4)}} + \alpha f)$ donde:

*P = es la contribución del alimento de origen CAM-C4

$\delta^{13}\text{C}_{\text{(alimentoC3)}}$ = valor promedio de plantas C3

$\delta^{13}\text{C}_{\text{(alimentoCAM-C4)}}$ = valor promedio de plantas CAM y C4, debido a que estas vías fotosintéticas no difieren en $\delta^{13}\text{C}$.

$\delta^{13}\text{C}_{\text{ave}}$ = valor del $\delta^{13}\text{C}$ del ave.

αf = factor de enriquecimiento para el carbono; en este estudio asumimos que este valor fue de 1‰ (Schoeninger y De Niro, 1984; Fry, 1988).

La segunda relación (2) se utilizó para estimar la contribución relativa de fuentes vegetales o animales.

(2) $\delta^{15}\text{N}_{\text{ave}} = *P(\delta^{15}\text{N}_{\text{(plantas)}} + \alpha f) + (1-*P)(\delta^{15}\text{N}_{\text{(artrópodos)}} + \alpha f)$.

*P = es la contribución de las plantas (frutos y semillas)

$\delta^{15}\text{N}_{\text{(plantas)}}$ = valor promedio de los frutos y semillas

$\delta^{15}\text{N}_{\text{(artrópodos)}}$ = valor promedio de los artrópodos.

$\delta^{15}\text{N}_{\text{ave}}$ = valor del $\delta^{15}\text{N}$ del ave.

αf = factor de enriquecimiento para el nitrógeno; en este estudio asumimos que este valor fue de 3‰ (Vander Zanden y Rasmussen, 2001).

Análisis estadístico

Se analizó la variación de la contribución relativa de fuentes de proteína vegetal (frutos y semillas) y animales (artrópodos) entre especies de aves, y para cada especie la variación entre dos temporadas que difieren en la disponibilidad de alimentos. Durante el período comprendido entre los meses de mayo y octubre en esta zona existe la mayor biomasa de frutos y el mayor número de especies de plantas en fructificación (Paredes *et al.*, 2007). Ésto está directamente relacionado con la mayor cantidad de precipitación que ocurre durante este período (ver Figura 2, Conagua, 2006-2007). Este período se asumió como el período de alta productividad. Mientras que el período comprendido

entre enero y abril se clasificó como de baja disponibilidad de frutos. Para analizar la variación entre especie, y la interacción especie–temporada, se utilizó un análisis de varianza de dos vías, debido a que la contribución relativa de las plantas y de artrópodos están expresados en porcentajes no son independientes uno del otro, por lo que el análisis solo se hizo con la contribución relativa de las plantas como variable dependiente (Fleming, 1995). De manera similar, se analizó la variación de las fuentes de proteína MAC-C4 y C3 por medio de un ANOVA de dos vías en temporada baja y alta tomando como variable dependiente la contribución relativa de fuentes MAC-C4. En ambos casos, las variables fueron transformadas a arcoseno para garantizar la normalidad de los datos (Townend, 2002). Cuando el ANOVA indicaba diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) se usó una prueba de comparación múltiple de medias (Post-hoc) para muestras con diferentes n . El grupo de los alimentos posiblemente consumidos por las aves se analizó con un ANOVA de una sola vía, porque el tamaño de muestra de los alimentos colectados en temporada baja disponibilidad de frutos fue menor en comparación con la temporada alta disponibilidad de frutos. Se utilizó estadística descriptiva para la presentación de datos de contribución relativa (%), y composición isotópica (‰) de las muestras de sangre, y del porcentaje de alimento encontrado en las excretas de las aves.

Se realizó un análisis de agrupamiento (cluster analysis) para identificar niveles de similitud entre especies de aves en cuanto a la contribución de plantas y recursos MAC-C4 como fuente de proteínas, para esto se empleó el valor promedio de contribución de cada especie para cada temporada. Las especies fueron agrupadas usando el método de ligamiento promedio no ponderado y el coeficiente de distancia euclidiana (Sokal y Rohlf, 1981). Las ramificaciones resultantes de este análisis vinculan a las especies de mayor similitud en cuanto al uso de las plantas como fuentes de proteínas. Todos los datos fueron analizados mediante el paquete estadístico “Statistica” versión 6.0 (StatSoft, 2001)

RESULTADOS

Se capturaron 365 individuos de 13 especies pertenecientes a 10 familias (*Columbina inca*, *Columbina passerina*, *Momotus mexicanus*, *Melanerpes hypopoli*, *Picoides scalaris*, *Myiarchus tyrannulus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Thryomanes bewickii*, *Mimus polyglottos*, *Phainopepla nitens*, *Aimophila mystacalis*, *Passerina versicolor* y *Carpodacus mexicanus*), de las cuales se obtuvieron 227 muestras de excretas. De estas especies, nueve son residentes, dos migratorias invernales y dos migratorias locales (Arizmendi y Espinosa, 1996). Los datos relacionados con la composición sexual y los datos merísticos promedios de cada especie capturada se presenta en el Apéndice IV.

Análisis de excretas

Los datos relacionados con la composición de las excretas de las aves se presentan en la Tabla 1. Restos de semillas e artrópodos fueron encontrados en la mayoría de las especies. En el total de excretas analizadas para *Columbina passerina*, *Thryomanes bewickii*, *Aimophila mystacalis*, *Passerina versicolor*, *Picoides scalaris* y *Myiarchus tyrannulus*, correspondiente al período de baja productividad, se encontraron exclusivamente restos de artrópodos (Tabla 1). Estos pertenecieron principalmente a los órdenes Himenoptera y Diptera. Se identificaron semillas de al menos 12 especies de plantas (Tabla 2), siendo las especies de la familia Cactaceae las más frecuentes. Las especies de plantas más comunes en las muestras de excretas fueron dos especies de cactaceas: *Myrtillocactus geometrizans* y *Stenocereus* sp. En excretas de tres especies de aves se encontraron más de cinco especies de plantas *Melanerpes hypopoli* (siete especies), *Mimus polyglottos* (siete especies) y *Phainopepla nitens* (seis especies). Además de las especies de plantas listadas en la Tabla 2, se encontró pulpa de frutos no identificados en las excretas de *Columbina inca*, *Thryomanes bewickii*, *Passerina versicolor* y *A. mystacalis*.

Tabla 1. Porcentaje de ítems hallados en excretas de 13 especies de aves en Zapotitlán de las Salinas. Los valores corresponden al porcentaje promedio. Entre paréntesis se presentan los rangos máximos y mínimos para cada especie.

Especie	N	Temporada Baja (enero-abril)		N	Temporada Alta (mayo-octubre)	
		Artrópodos	Pulpa y semillas		Artrópodos	Pulpa y semillas
<i>Columbina inca</i>	5	70 (103-21)	30 (79-3)	9	74 (98-50)	26 (50-2)
<i>Columbina passerina</i>	2	100	0	23	79 (104-54)	21 (46-4)
<i>Momotus mexicanus</i>	3	40 (93-13)	60 (113-7)	2	24 (44-16)	76 (84-56)
<i>Melanerpes hypopolius</i>	10	20 (53-11)	80 (112-48)	22	22 (56-12)	78 (112-44)
<i>Picoides scalaris</i>	3	50 (100-0)	50 (100-0)	7	37 (63-11)	63 (89-11)
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	4	87 (110-64)	13 (36-13)	10	90 (106-74)	10 (26-6)
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	3	70 (96-44)	30 (56-4)	12	91 (11-71)	9 (29-11)
<i>Thryomanes bewickii</i>	5	100	0	2	75 (110-39)	25 (60-10)
<i>Mimus polyglottos</i>	5	14 (22-6)	86 (94-78)	14	9 (22-4)	91 (104-78)
<i>Phainopepla nitens</i>	16	4 (10-2)	96 (102-90)	27	3 (11-5)	97 (105-89)
<i>Aimophila mystacalis</i>	2	100	0	2	100	0
<i>Passerina versicolor</i>	6	100	0	7	92 (107-77)	8 (23-7)
<i>Carpodacus mexicanus</i> *				28	86 (110-63)	14 (37-10)

*No se colectaron excretas de *Carpodacus mexicanu* en temporada baja.

Tabla 2. Semillas identificadas en excretas de nueve especies de aves capturadas en Zapotitlán de las Salinas. Para cada temporada se presenta el numero de excretas analizadas y la frecuencia de ocurrencia para cada especie de plantas.

Especie	Planta	Temporada Baja (enero-abril)		Temporada Alta (mayo-octubre)	
		N	Semillas	N	semillas
<i>Columbina passerina</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	0	0	1	1
<i>Momotus mexicanus</i>	<i>Stenocereus marginatus</i>	1	1	0	0
<i>Melanerpes hypopolius</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	5	0.2	11	0.27
	<i>Stenocereus pruinosus</i>		0.4		0.09
	<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>		0.2		0.09
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>		0		0.09
	<i>Pachycereus hollianus</i>		0		0.09
	<i>Opuntia pilifera</i>		0		0.27
	<i>Schinus molle</i>		0.4		0
<i>Picoides scalaris</i>	<i>Stenocereus pruinosus</i>	2	0	7	0.28
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>				0.28
	<i>Pachycereus hollianus</i>		0.5		0.14
	<i>Penicereus viperino</i>		0.5		0.28
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	1	1	0	0
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	1	1	2	0
	<i>Vallesia glabra</i>		0		0.5
	<i>Castela tortuosa</i>		0		0.5
<i>Mimus polyglottos</i>	<i>Stenocereus pruinosus</i>	2	0.5	16	0
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>		0		0.25
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>		0		0.12
	<i>Opuntia pilifera</i>		0		0.06
	<i>Pachycereus hollianus</i>		0		0.12
	<i>Schinus molle</i>		0.5		0
	<i>Vallesia glabra</i>		0		0.18
<i>Phainopepla nitens</i>	<i>Stenocereus pruinosus</i>	10	0.1	17	0.11
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>		0.3		0.11
	<i>Schinus molle</i>		0.1		0.06
	<i>Vallesia glabra</i>		0.4		0.29
	<i>Castela tortuosa</i>		0		0.06
	<i>Phoradendrum californicum</i>		0.2		0.23
<i>Aimophila mystacalis</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	0	0	1	1

Composición isotópica

Se separaron seis tipos de alimentos de acuerdo a sus valores isotopicos de C y N: frutos C3, semillas C3, artrópodos C3, frutos MAC, semillas MAC y artrópodos MAC (Tabla 3). Debido al tamaño reducido de la muestra de las semillas C3 (N =1 en temporada baja) se consideraron como valores anuales. Hubieron diferencias significativas en $\delta^{15}\text{N}$ entre estos grupo de alimentos ($F_{(5,99)} = 6.47$; $p < 0.001$; Anova), aunque solo se encontraron diferencias significativas entre los $\delta^{15}\text{N}$ de artrópodos y frutos C3 ($p < .005$) y entre artrópodos y frutos MAC ($p < .03$). Existieron diferencias significativas en los $\delta^{13}\text{C}$ entre los grupos de alimento ($F_{(5,99)} = 132.3$; $p < .0001$) pero solo existieron diferencias significativas entre los frutos MAC y C3 ($p < .0001$), y los frutos MAC e artrópodos C3 ($p < .0001$), y entre semillas MAC y C3 ($p < .0001$). Las especies colectadas para el análisis se listan en el apéndice II y III. En las figuras 4, 5 y 6 se presenta una distribución bivariada de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de las especies de aves y las muestra de frutos, semillas y artrópodos utilizados como referencia.

Tabla 3. Valores isotópicos de los grupos generales (Media \pm D.S.) de alimento durante períodos de alta y baja disponibilidad de frutos en Zapotilán de las Salinas.

Alimento	N	Temporada Baja (enero-abril)		N	Temporada Alta (mayo-octubre)	
		$\delta\text{N}15 \text{ ‰}$	$\delta\text{C}13 \text{ ‰}$		$\delta\text{N}15 \text{ ‰}$	$\delta\text{C}13 \text{ ‰}$
Frutos C3	2	7.4 \pm 1.5	-25.3 \pm 2.4	10	6.1 \pm 2.1	-25.9 \pm 1.8
Semillas C3	1	8.4	-24	4	5.8 \pm 1.8	-25.4 \pm 2.2
Artrópodos C3	11	8.6 \pm 1.6	-23.4 \pm 0.9	39	8.6 \pm 2.3	-23.1 \pm 1.1
Frutos MAC	2	5.4 \pm 0.9	-14.9 \pm 0.9	9	6.0 \pm 2.4	-14.4 \pm 0.9
Semillas MAC	4	5.5 \pm 0.8	-14.3 \pm 0.8	6	7.3 \pm 2.1	-14.3 \pm 0.8
Artrópodos MAC	3	7.6 \pm 1.5	-19.9 \pm 0.6	13	8.4 \pm 2.2	-18.7 \pm 2.8

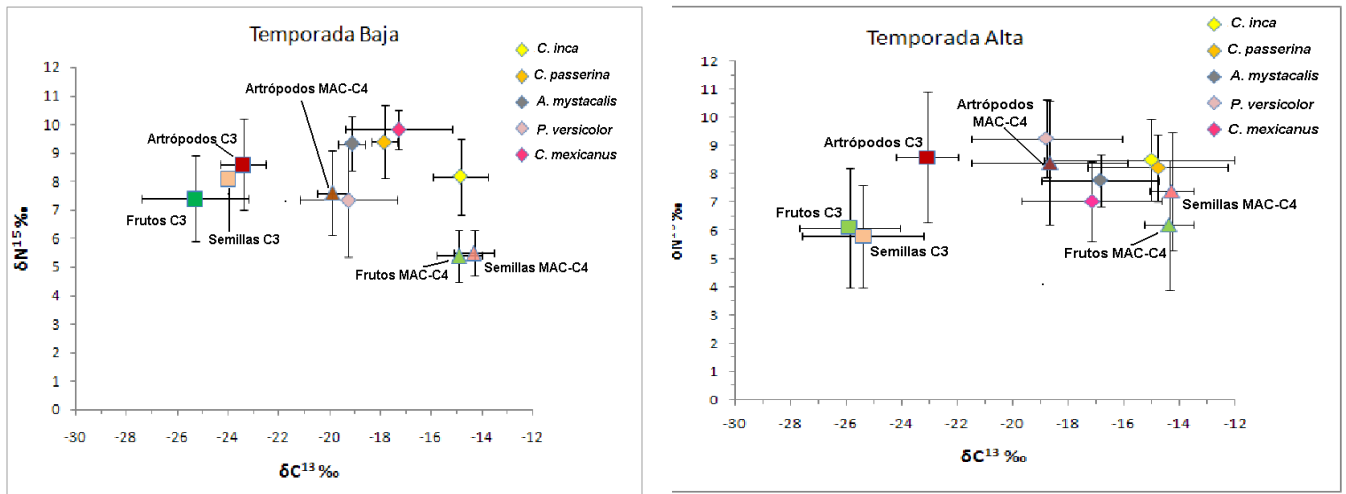


Figura 4. Composición isotópica de muestras de sangre y del material de referencia (artrópodos, frutos y semillas) en dos períodos del año en: *Columbina inca*, *Columbina passerina*, *Aimophila mystacalis*, *Passerina versicolor*, y *Carpodacus mexicanus*. Los valores $\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$ y $\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$ se representan como media \pm desviación estandar de cada uno de los isótopos de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) y nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) en temporada baja y temporada alta.

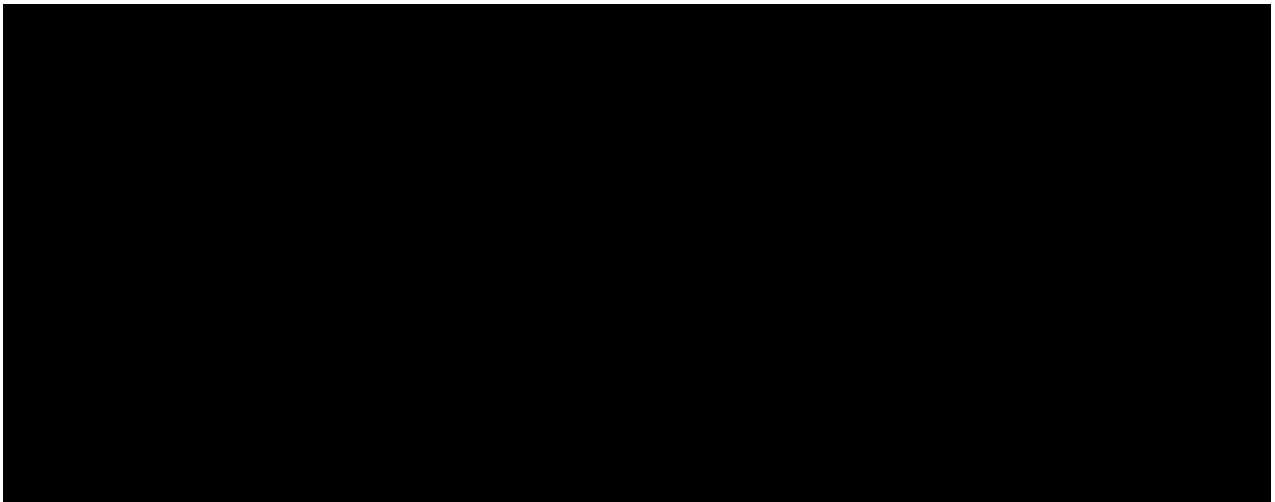


Figura 5. Composición isotópica de muestras de sangre y del material de referencia (artrópodos, frutos y semillas) en dos períodos del año en: *Melanerpes hypopolius*, *Picoides scalaris*, *Mimus polyglottos* y *Phainopepla nitens*. Los valores $\delta^{13}\text{C} \text{ ‰}$ y $\delta^{15}\text{N} \text{ ‰}$ se representan como media \pm desviación estandar de cada uno de los isótopos de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) y nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) en temporada baja y temporada alta.

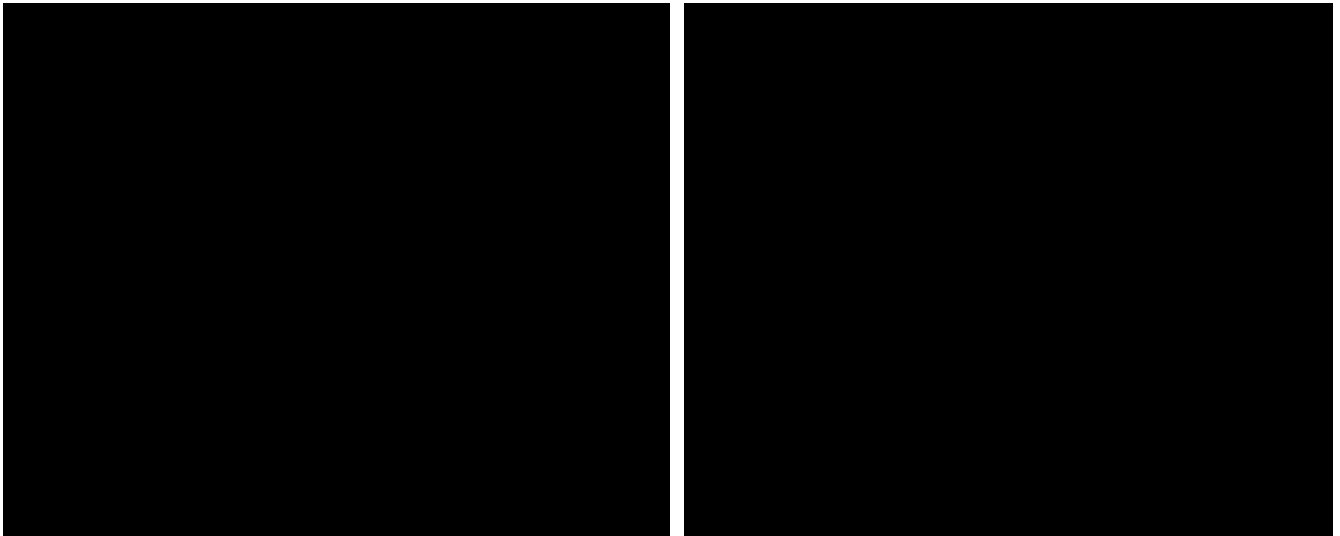


Figura 6. Composición isotópica de muestras de sangre y del material de referencia (artrópodos, frutos y semillas) en dos períodos del año en: *Momotus mexicanus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Myiarchus tyrannulus* y *Thryomanes bewickii*. Los valores $\delta^{13}\text{C} \text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} \text{‰}$ se representan como media \pm desviación estandar de cada uno de los isótopos de carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) y nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) en temporada baja y temporada alta.

Contribución de N por fuentes vegetales y artrópodos

El análisis de varianza de dos factores (especie y temporada) para la contribución relativa de plantas como fuente de proteínas en un ensamble de 13 especies de aves en Zapotitlán de las Salinas mostró diferencias significativa entre las especies de aves ($F_{(12,339)}=12.82$; $p < 0.0001$), entre temporadas ($F_{(1,339)}=4.49$; $p < 0.03$). Para la interacción entre especie y la temporada se observaron diferencias significativas ($F_{(12,339)}=3.02$; $p < 0.0001$; Figura 7). El valor promedio de contribución relativa de plantas como fuente de proteínas en las dos temporadas para cada especie de ave se muestran en la Tabla 4, y la significación entre las especies en las dos temporadas se muestran en la Tabla 5. Se encontraron diferencias significativas en temporada baja en *Columbina inca* y *Passerina versicolor* con *Momotus mexicanus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Mimus polyglottos* y *Phainopepla nitens*. Entre *Passerina versicolor* con *Melanerpes hypopoliis*; *Momotus mexicanus* con *Myiarchus tyrannulus* y *Thryomanes bewickii*, y entre *Myiarchus tyrannulus* con *Mimus polyglottos*. En temporada alta las diferencias se encontraron para *Columbina inca*, *Columbina passerina*, *Aimophila mystacalis* y *Carpodacus mexicanus* con *Momotus mexicanus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Mimus polyglottos* y *Phainopepla nitens*; entre *Carpodacus mexicanus* con *Melanerpes hypopoliis*, *Picoides scalaris*, *Myiarchus tyrannulus*, *Thryomanes bewickii* y *Passerina versicolor*; entre *Columbina passerina* y *Mimus polyglottos*, y entre *Mimus polyglottos* y *Passerina versicolor*. En general, en la época de

mayor disponibilidad de frutos las plantas fueron significativamente más importantes como fuente de proteína ($p < 0.05$) que en la temporada baja. Dentro del ensamble de especies de ave sólo hubo diferencia intraespecificas en la contribución de plantas en *Carpodacus mexicanus*. Esta especie obtuvo valores significativamente ($p < 0.01$) más altos de proteína vegetal que de animal durante la estación de alta productividad (Figura 7).

Tabla 4. Contribución relativa (Media \pm D.S.) de plantas (frutos y semillas) como fuente de proteína en la dieta de 13 especies de aves en temporada baja y temporada alta en Zapotitlán de las Salinas, el porcentaje que falta para alcanzar el 100% en cada una de las temporadas corresponde al % de artrópodos.

Especies de aves	N	Temporada baja	N	Temporada alta
		(enero-abril)		(mayo-octubre)
<i>Columbina inca</i>	11	72.2 \pm 26.1	14	66.2 \pm 29.7
<i>Columbina passerina</i>	4	45.5 \pm 34.2	30	70.4 \pm 21.9
<i>Momotus mexicanus</i> .	6	4.6 \pm 10.4	6	13.9 \pm 15.8
<i>Melanerpes hypopolius</i>	10	36.5 \pm 24.5	27	44.8 \pm 25.3
<i>Picoides scalaris</i>	11	50.7 \pm 28.7	11	56.3 \pm 20.8
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	13	30.5 \pm 27.3	13	23.6 \pm 25.2
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	16	58.5 \pm 22.0	20	53.2 \pm 15.1
<i>Thryomanes bewickii</i>	7	58.0 \pm 10.2	7	47.3 \pm 17.4
<i>Mimus polyglottos</i>	10	19.5 \pm 24.0	20	20.6 \pm 20.3
<i>Phainopepla nitens</i>	18	32.4 \pm 35.6	33	35.0 \pm 24.5
<i>Aimophila mystacalis</i>	10	49.4 \pm 21.6	3	90
<i>Passerina versicolor</i>	13	75.3 \pm 28.7	9	49.6 \pm 28.8
<i>Carpodacus mexicanus</i>	5	38.1 \pm 14.2	38	82.7 \pm 11.8
Total	134	46.2 \pm 31.2	231	52.4 \pm 29.7

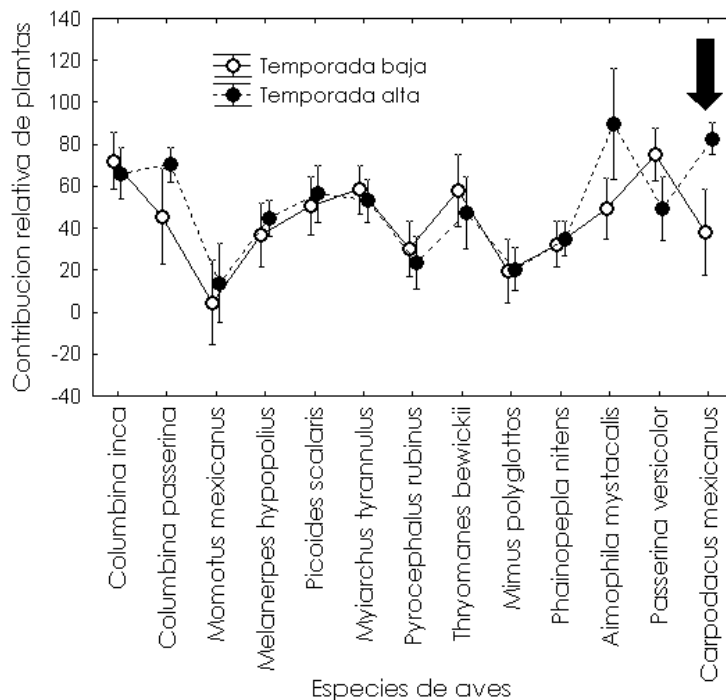


Figura 7. Variación estacional en la contribución relativa de frutos como fuentes de proteínas en un ensamble de aves en Zapotitlán de las Salinas. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95. Sólo en la especie *Carpodacus mexicanus* existieron diferencias significativas (Prueba de Tukey, $p < 0.01$) entre temporadas.

Basado en los valores de la contribución relativa de las plantas como fuente de proteínas, se apreció que las especies se separaron en dos grupos principales: el primero compuesto por aquellas especies que utilizaron las plantas como su principal fuente de proteínas (grupo 1) y las especies que su fuente de proteína provino de los artrópodos (grupo 2; Figura 8). De manera general, la información isotópica presentó concordancia con lo que se había señalado para la dieta de estas especies de aves en Zapotitlán de las Salinas por Arizmendi y Espinosa (1996), con las especies granívoras y la mayoría de las aves muestran una dieta mixta de artrópodos y frutos que se separaron en dos ramas claramente definidas. Dentro del grupo de especies más dependientes de las plantas como fuentes de proteína (grupo 1) existió un subgrupo (3) constituido por tres especies (*Picoides scalaris*, *Myiarchus tyrannulus* y *Thryomanes bewickii*) que tuvieron un uso intermedio de las plantas como fuentes de proteínas. *Momotus mexicanus* se separa del resto de las especies del grupo (2) y representa la especie de aves dentro del ensamble estudiado más dependiente de los artrópodos como fuente de proteínas.

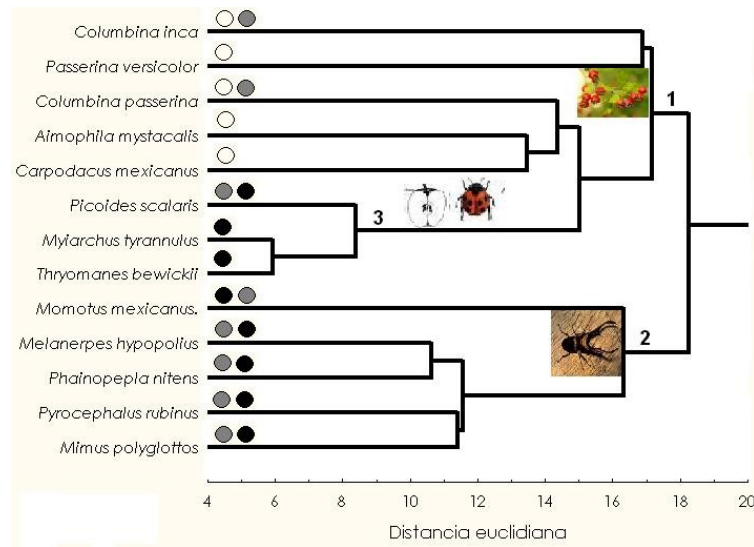


Figura 8. Agrupamiento de las especies acorde a sus valores de contribución relativa de plantas como fuentes de proteínas basado en el análisis de isótopos estables de N. Los símbolos representan los elementos encontrados en la dieta de estas especies en Zapotitlán de las Salinas por Arizmendi y Espinosa (1996): los círculos blancos representan semillas, los grises frutos y los negros artrópodos.

Contribución relativa de fuentes MAC-C4 en la dieta del ensamble de aves

El análisis de varianza de dos vías (especie y temporada) para la contribución relativa de plantas MAC-C4 como fuentes protéicas en el ensamble de 13 especies de aves en Zapotitlán de las Salinas mostró diferencia significativa en la contribución de fuentes MAC-C4 como proteínas entre especies de aves ($F_{(12,339)}=24.98$; $p < .0001$), entre temporada ($F_{(1,339)}=12.64$; $p < .0001$) y en la interacción especie y temporada ($F_{(12,339)}=1.91$, $p < 0.03$; Figura 9). El valor promedio de la contribución de fuentes MAC-C4 en las dos temporadas para cada especie de ave se muestran en la Tabla 6, y la significación entre las especies en las dos temporadas esta en la Tabla 7. Se encontraron diferencias significativas en temporada baja entre *Phainopepla nitens* con *Columbina. inca*, *Columbina passerina*, *Melanerpes hypopolius*, *Picoides scalaris*, *Myiarchus tyrannulus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Mimus polyglottos*, *Aimophila mystacalis*, *Passerina. versicolor* y *Carpodacus mexicanus*; entre *Columbina inca* con *Momotus mexicanus*, *Myiarchus tyrannulus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Thryomanes bewickii*, *Mimus polyglottos*, *Aimophila mystacalis* y *Passerina versicolor*; entre *Melanerpes hypopolius* y *Picoides scalaris* con *Momotus mexicanus*, *Pyrocephalus rubinus*, *Thryomanes bewickii* y *Mimus polyglottos*. En temporada alta las diferencias se encontraron en *Pyrocephalus rubinus* y *Thryomanes bewickii* con *Columbina inca*, *Columbina passerina*, *Melanerpes hypopolius*, *Picoides scalaris* y *Carpodacus. mexicanus*; entre *Columbina inca*,

Columbina passerina y *Melanerpes hypopolius* con *Phainopepla nitens*, *Myiarchus tyrannulus*, *Mimus polyglottos* y *Passerina versicolor*; entre *Columbina inca* y *Columbina passerina* con *Momotus mexicanus*. Para *Carpodacus mexicanus* con *Mimus polyglottos*, *Columbina inca*, y *Columbina passerina*, y entre *Phainopepla nitens* con *Picoides scalaris* y *Myiarchus tyrannulus*. En la época de alta disponibilidad de recursos, los alimentos de origen MAC-C4 fueron significativamente más importantes que en la temporada de baja disponibilidad de frutos ($p < 0.001$). Dentro de la comunidad de aves *Phainopepla nitens* mostró variación estacional en la contribución de fuentes MAC-C4, esta especie obtuvo valores significativamente más altos de proteína C3 durante la estación de baja productividad de frutos ($p < 0.01$). En contraste el recurso MAC-C4 fue la principal fuente de proteína para *Columbina passerina* en la estación de alta productividad de frutos ($p < 0.04$; Figura 9).

Tabla 6. Contribución relativa (media \pm d.s.) de recursos de origen MAC-C4 como fuente de proteína en la dieta de 13 especies de aves en temporada baja y temporada alta en Zapotitlán de las Salinas, el porcentaje que falta para alcanzar el 100% en cada una de las temporadas corresponde al % de plantas C3.

Especies de aves	N	Temporada baja		Temporada alta	
		(enero-abril)		(mayo-octubre)	
<i>Columbina inca</i>	11	64.5 \pm 14.3	14	65.2 \pm 24.6	
<i>Columbina passerina</i>	4	46.2 \pm 2.6	30	66.2 \pm 16.9	
<i>Momotus mexicanus</i>	6	28.7 \pm 13.0	6	43.0 \pm 6.1	
<i>Melanerpes hypopolius</i>	10	52.2 \pm 15.9	27	59.6 \pm 6.2	
<i>Picoides scalaris</i>	11	51.7 \pm 17.3	11	49.1 \pm 11.8	
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	13	33.1 \pm 2.3	13	30.2 \pm 5.1	
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	16	41.4 \pm 15.7	20	45.2 \pm 8.6	
<i>Thryomanes bewickii</i>	7	25.9 \pm 2.4	7	26.2 \pm 2.0	
<i>Mimus polyglottos</i>	10	31.9 \pm 6.8	20	32.9 \pm 12.0	
<i>Phainopepla nitens</i>	18	13.0 \pm 9.8	33	30.5 \pm 13.4	
<i>Aimophila mystacalis</i>	10	39.6 \pm 2.3	3	51.5 \pm 11.1	
<i>Passerina versicolor</i>	13	36.4 \pm 18.6	9	41.2 \pm 15.4	
<i>Carpodacus mexicanus</i>	5	49.4 \pm 11.1	38	51.0 \pm 15.9	
Total	134	38.1 \pm 18.4	231	47.2 \pm 18.8	

Tabla 7. Matriz de niveles de significación (p) entre 13 especies de aves y las temporadas de alta (sobre la diagonal) y baja (bajo la diagonal) para los valores de contribución relativa de plantas MAC-C4 como fuente de proteínas. Diferencias no significativas (ns).

Especies	C. inc	C. pas	M. mex	M. hyp	P. sca	M. tyr	P. rub	T. bew	M. pol	P. nit	A. mys	P. ver	C. mex
C. inc		ns	0,04	ns	ns	0,001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	ns	0,002	0,04
C. pas	ns		0,01	ns	0,02	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	ns	0,0001	0,001
M. mex	0,0001	ns		ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
M. hyp	ns	ns	0,01		ns	0,021345	0,000020	0,0001	0,0001	0,0001	ns	0,02	ns
P. sca	ns	ns	0,01	ns		ns	0,04	0,03	ns	0,001	ns	ns	ns
M. tyr	0,0001	ns	ns	ns	ns		ns	ns	ns	0,01	ns	ns	ns
P. rub	0,0001	ns	ns	0,01	0,01	ns		ns	ns	ns	ns	ns	0,0001
T. bew	0,0001	ns	ns	0,001	0,001	ns	ns		ns	ns	ns	ns	0,001
M. pol	0,0001	ns	ns	0,01	0,01	ns	ns	ns		ns	ns	ns	0,0001
P. nit	0,0001	0,0001	ns	0,0001	0,0001	0,0001	0,001	ns	0,01		ns	ns	0,0001
A. mys	0,0001	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,0001		ns	ns
P. ver	0,0001	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,0001	ns		ns
C. mex	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,0001	ns	ns	

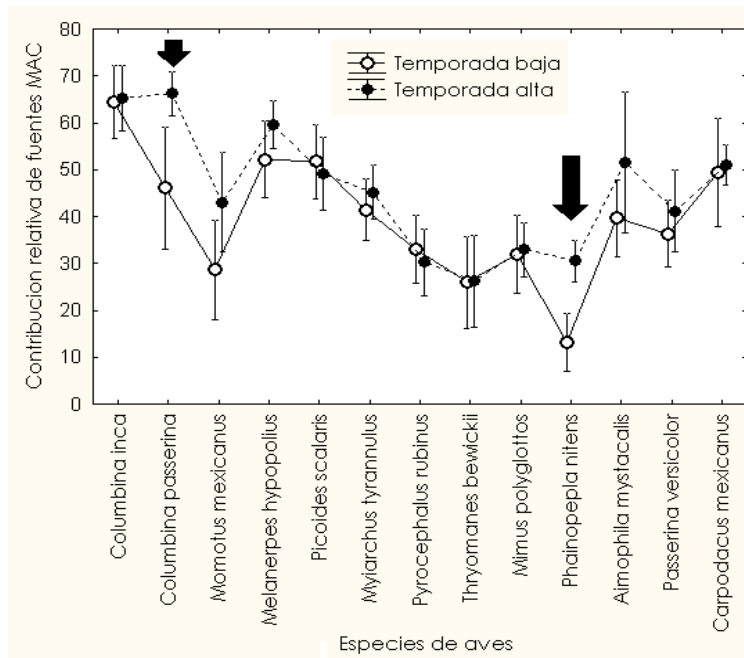


Figura 9. Variación estacional en la contribución relativa de fuentes de proteínas de origen MAC-C4 en un ensamble de aves en Zapotitlán de las Salinas. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95%. Sólo las especies *Phainopepla nitens* y *Columbina passerina* mostraron diferencias significativas entre temporadas (Prueba de Tukey, $p < 0.01$ y $p < 0.04$ respectivamente).

Basado en los valores de la contribución relativa de los recursos MAC-C4. Se observaron cinco grupos principales (Figura 10). En el primer grupo *Columbina inca* derivó sus proteínas de las fuentes MAC-C4 en ambas temporadas, mientras que el otro extremo lo represento el grupo dos donde *Phainopepla nitens* dependió principalmente del recurso C3 tanto en la temporada alta como en la baja. En el grupo 3 encontramos las especies de aves, en las cuales su fuente de proteína se originó de una mezcla con dieta MAC-C4 dominante y menormente elementos de una dieta C3 en ambas temporadas. En el grupo 4 las especies obtuvieron sus proteínas de una dieta mixta de recursos MAC-C4 y C3 en temporada alta y baja. Finalmente, en el grupo 5, las aves utilizaron recursos C3 como la principal fuente de proteína, con un menor consumo de fuentes MAC-C4 en ambas temporadas.

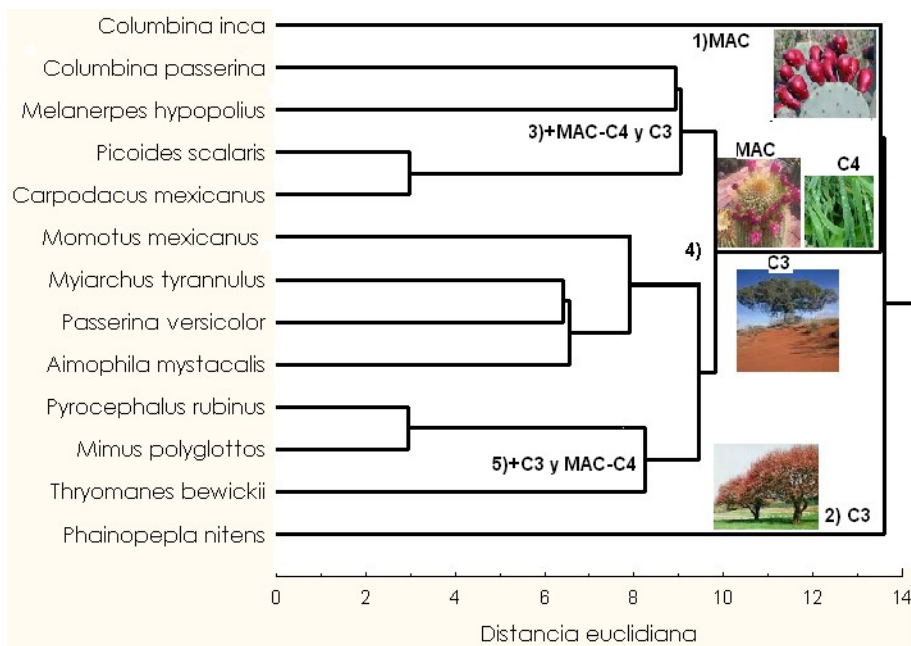


Figura 10. Agrupamiento de las especies acorde a sus valores de contribución relativa de plantas MAC-C4 y C3 como fuentes de proteínas en la dieta de 13 especies de aves en Zapotitlán de las Salinas.

DISCUSIÓN

Tanto en los análisis de excretas como en el de isótopos estables se apreció que las 13 especies de aves en Zapotitlán de las Salinas tienen una dieta mixta de plantas y artrópodos. Sólo 38% de las especies de aves estudiadas que habitualmente consumen plantas obtuvieron más del 60% de la proteína dietaria de fuentes vegetales. Con anterioridad Arizmendi y Espinosa (1996) con base en observaciones de campo incluyeron estas 13 especies de aves en cinco grupos tróficos. De manera general los mayores valores de la contribución relativa de plantas como fuente de nitrógeno correspondieron a las especies incluidas por estos autores en los grupos “granívoros” y “granívoros-frugívoros”, sin embargo basado en los resultados isotópicos se apreció que dentro de estos grupos en algunos individuos toda su proteína provenía de los artrópodos. Por otra parte, especies de aves consideradas como insectívoras obtuvieron un porcentaje importante de su proteína de las plantas. A continuación se presentan los principales grupos tróficos incluido en este estudio relacionado con los resultados obtenidos del análisis de excretas e isótopos estables.

Especies granívoras y granívoros-frugívoras. *Columbina passerina*, *Columbina inca*, *Aimophila. mystacalis*, y *Passerina versicolor* derivaron la proteína asimilada principalmente del consumo de plantas MAC-C4 y C3. Dentro de este grupo de especies fitófagas se observaron

variaciones en el origen fotosintético de sus fuentes vegetales. *Columbina passerina* y *Aimophila mystacalis* en los períodos de alta productividad de frutos de la zona derivaron la proteína asimilada del consumo de plantas de origen MAC-C4; el análisis de excretas demostró que estas especies consumieron con alta frecuencia frutos o semillas de *Myrtillocactus geometrizans* una especie de cactus común en el área. Durante el período de baja disponibilidad de frutos, ambas especies además incluyeron plantas C3. *Aimophila mystacalis* es una especie migratoria de invierno (Arizmendi y Espinosa, 1996) por lo que sus fuentes pudieron ser originadas de localidades en los que estuvieron en las semanas previas a su captura en Zapotitlán de las Salinas. *Passerina versicolor* a diferencia de lo observado en estas dos especies, en el período de alta disponibilidad de frutos de la zona obtuvo su proteína asimilada principalmente plantas MAC y C3, y durante el período de baja disponibilidad de frutos su proteína fue derivada de plantas C3 exclusivamente. *Columbina inca* fue la única especie dentro de estos grupos tróficos que se mantuvo todo el año utilizando plantas de origen MAC-C4 como su fuente principal de proteína. Las variaciones en las fuentes de proteína dentro de este grupo trófico pudieran minimizar el solapamiento dietario interespecífico (*sensu* Howe 1984), lo que pudiera ser un factor crítico sobre todo durante el período de baja disponibilidad de plantas e

De acuerdo a la hipótesis planteada para las aves fitófagas estas obtendrían su proteína asimilada de las plantas MAC-C4 en el período de mayor abundancia de frutos; en contraste, los artrópodos C3 que serían la principal fuente de este nutriente en el período de baja abundancia de frutos, para este grupo trófico, sólo *Carpodacus mexicanus* fue la especie que mostró la mayor variación en la dieta. Durante los períodos de alta productividad más del 95% de la proteína asimilada en esta especie provenía de las plantas, sin embargo, en el período de baja productividad cambia significativamente el origen de su proteína que se origina de los artrópodos. Durante esta etapa las plantas representaron menos del 40% de su proteína asimilada. Posiblemente la capacidad de esta especie de utilizar tanto plantas, como artrópodos (Sallabanks 1992) como fuente de proteína, pudiera explicar la alta abundancia que esta ave presenta todo el año en Zapotitlán de las Salinas.

Para este grupo de aves las semillas pueden ser una importante fuente de proteínas, además de lípidos y carbohidratos (Wolf y Martínez del Río, 2003; Ortega-Nieblas *et al.*, 2001). Algunas especies de aves como *Carpodacus mexicanus* han sido consideradas nocivas, ya que destruyen las semillas de los frutos que consume en lugar de dispersarlas (Pérez-Villafaña 2000 y Godínez-Álvarez *et al.*, 2002). El consumo de artrópodos, en estas aves clasificadas previamente como granívoras, pudiera

estar más relacionada con cambios en la disponibilidad de frutos o semillas (Kattan *et al.*, 1994; Loiselle y Blake, 1994, Rappol *et al.*, 1993), que a fenómenos ecofisiológicos relacionados con la reproducción, dado que el período reproductivo de estas aves comienza en abril, es decir a principios del período de mayor disponibilidad de frutos en el área (Arizmendi y Espinosa, 1996).

Especies frugívoras-insectívoras. Este grupo lo comprenden especies de aves que se alimentaron habitualmente de frutos e artrópodos (Arizmendi y Espinosa, 1996). El análisis de las excretas e isótopos de *Picoides scalaris*, *Melanerpes hypopolius*, *Phainopepla nitens* y *Mimus polyglottos* corroboró la dieta mixta señalada para estas especies. En la mayoría de las muestras de excretas de estas especies se apreció una mayor frecuencia de semillas que de artrópodos. Este hecho se debe a que estas especies al parecer digieren eficientemente el mesocarpo y no degradan las semillas. Se encontró que frutos de al menos cinco especies de cactus son consumidos por estas aves, por lo que pueden actuar como importantes dispersores de semillas, afectando la regeneración natural de la vegetación en Zapotitlán de las Salinas. Otros autores ya han señalado la importancia de estas especies en la dispersión de semillas en esta región (Pérez-Villafaña, 2000; Godínez-Álvarez *et al.*, 2002).

A pesar de la alta frecuencia de semillas observadas en las excretas de *Melanerpes hypopolius*, *Phainopepla nitens* y *Mimus polyglottos* el análisis de isótopos mostró que el origen protéico de su dieta provino fundamentalmente de los artrópodos, tanto en la temporada de alta como de baja disponibilidad de frutos de cactáceas en contraste con mi hipótesis original. En la región de Los Tuxtlas, Herrera *et al.*, (2005) encontraron que dos especies consideradas frugívoras-insectívoras, como *Habia fuscicauda* y *Mionectes oleagineus*, utilizaron como su principal fuente de proteínas a los artrópodos. Dado el bajo contenido protéico de los frutos, al parecer estas especies podrían estar utilizando los frutos como fuente de carbohidratos (energía) y agua (Wendelken, 1988; Silvius, 1995; Pérez-Villafaña, 2000; Wolf y Martínez del Río, 2003). El uso eficiente de artrópodos como fuente de proteínas ha sido encontrado para otras especies de aves frugívoras (Moermond y Denslow, 1985; Bairlein 1996), y otros autores han señalado que una dieta mixta es esencial para muchas de estas especies de aves ya que son incapaces de subsistir con una dieta exclusiva de frutos (Morton, 1973; Izhaki y Safriel, 1989). Dentro del gremio frugívoros-insectívoros *Picoides scalaris* es la que asimiló una mayor proporción de proteína de origen vegetal (sobre todo de plantas MAC-C4) en ambas temporadas.

Especies insectívoras e insectívoras-frugívoras. El análisis de las excretas mostró que *Myiarchus tyrannulus*, *Thryomanes bewickii*, y *Pyrocephalus rubinus* consumieron fundamentalmente artrópodos durante todo el año, aunque en algunos individuos se observaron semillas de cactáceas, principalmente de *Myrtillocactus geometrizans* en sus excretas. Es de destacar que semillas de esta especie de cactus fueron encontradas en ocho de las 13 especies de aves incluidas en este estudio, por lo que esta planta podría representar un elemento importante para las poblaciones de aves residentes en Zapotitlán de las Salinas. Pérez-Villafaña (2000) observó un amplio período de fructificación de esta planta en Tehuacán-Cuicatlán con frutos en casi todos los meses del año, y reportó al menos 25 especies de aves que utilizaban esta planta como parte de su dieta. A diferencia de otras especies de aves consideradas fundamentalmente insectívoras (Arizmendi y Espinosa, 1996), el análisis de las excretas de *Momotus mexicanus* mostró que esta ave consume frutos con alta frecuencia.

El análisis de isótopos evidenció que dentro de este grupo de especies sólo en *Pyrocephalus rubinus* y *Momotus mexicanus* los artrópodos representaron su principal fuente de proteínas en ambas temporadas de acuerdo a la hipótesis planteada para este grupo trófico. En contraste, *M. tyrannulus* dependió de frutos todo el año, mientras que *Thryomanes bewickii* lo hizo de frutos en la temporada baja y de una mezcla de frutos e artrópodos en la temporada alta.

Myiarchus tyrannulus y *Momotus mexicanus* son consideradas especies migratorias locales en el Valle de Tehuacán, que se mueven altitudinalmente siguiendo la abundancia de los recursos entre los habitats (Arizmendi y Espinosa, 1996). Es probable que la señal de sus fuentes alimentarias de proteína podría originarse de las zonas colindantes (e.g. la selva baja de Coxcatlán) antes de ser capturados en Zapotitlán de las Salinas. Por su parte, *Thryomanes bewickii* es una especie residente que aprovechó la disponibilidad de frutos de cactáceas y arbustos (e.g. *Vallesia glabra*, *Castella tortuosa* y *Schinus molle*) en Zapotitlán de las Salinas durante la mayor parte del año (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996; Rojas-Martínez et al., 1999; Rojas-Martínez, 2001; Paredes et al., 2007).

El uso de frutos como fuente de proteína en especies insectívoras también ha sido reportado con el análisis de isótopos estables en selvas secas y húmedas (Herrera et al., 2003, 2006). Aparentemente

el consumo de frutos por especies insectívoras no es raro (Berlanga, 1991; Moermon y Denslow 1985; Poulin *et al.*, 1994; Silvius, 1995; Wolf y Martínez del Río, 2003; Herrera *et al.*, 2005,) e incluso pueden actuar como dispersores en los sitios que habitan (Howe, 1984).

El alto consumo de artrópodos C3 como fuente de proteína entre especies “frugívoras- insectívoras” e “insectívoras-frugívoras” está estrechamente relacionado con la tasa de captura de artrópodos C3 en este estudio y la biomasa de fuente vegetal de origen fotosintético C3 (Flores-Ortiz *et al.*, en prensa), probablemente este recurso sea más abundante en temporada baja.

Contribución de fuentes MAC-C4 y C3

El recurso MAC-C4 fue la principal fuente de proteína para *Columbina inca* en ambas temporadas, y para *Columbina passerina*, *Melanerpes hypopolius*, *Picoides scalaris* y *Carpodacus mexicanus* principalmente en la temporada alta. *Myiarchus tyrannulus*, *Passerina versicolor*, *Aimophila mystacalis*, y *Momotus mexicanus* dependieron de una dieta mixta del recurso MAC-C4 y C3 en ambas temporadas. En contraste *Pyrocephalus rubinus*, *Mimus polyglottos*, *Thryomanes bewickii* y *Phainopepla nitens* obtuvieron su fuente de proteína principalmente del recurso C3 en ambas temporadas. Generalmente los desiertos se describen como ambientes con lluvias no predecibles, suelos con bajo contenido de nutrientes y agua, y altos niveles de radiación solar (Nobel 1989, Bronstein *et al.*, 2007). En contraste, Rojas-Martínez y Valiente Baunet (1996) consideran que el Valle de Tehuacán es diferente a los desiertos extratropicales por su estabilidad térmica (García, 1981) y su predecible estacionalidad pluvial (Valiente, 1991), lo que favorece su compleja estructura y diversidad vegetal (2621 especies de plantas; Dávila *et al.*, 1993). De las 104 especies vegetales en la región semiárida de Zapotitlán de las Salinas, el 61% corresponde a plantas C3, 18% a plantas C4 y 25% a plantas MAC (Flores-Ortiz *et al.*, en prensa). Este patrón se refleja en el consumo de representantes de estas tres categorías fotosintéticas por las especies de aves estudiadas. Algunas especies con movimientos migratorios locales como *Momotus mexicanus* y *Myiarchus tyrannulus*, podrían obtener su alimento de los corredores colindantes de la selva baja de Coxcatlan (Arizmendi y Espinosa, 1996, Dávila *et al.*, 2002). En las selvas bajas los recursos CAM-C4 están menos representados que en el sitio estudiado lo que podría explicar la señal C3 de algunas especies que podrían haberse alimentado en sitios cercanos con diferente tipo de vegetación (Coxcatlán) antes de ser capturadas.

Comparación de la variación estacional en las fuentes protéicas del ensamble de aves en Zapotitlán de las Salinas con la de otras dos localidades de México

En los siguientes párrafos se comparó el uso de fuentes animales y vegetales como fuente de proteína estimado a partir del análisis de isótopos estables sólo de aves frugívoras que habitan tres regiones del país con estructura, fenología y composición florística diferente: 1) la selva seca de Chamela-Cuixmala, 2) la selva húmeda de Los Tuxtlas, y 3) la zona desértica donde se desarrolló el presente estudio. La zona de Chamela-Cuixmala se caracteriza por una marcada estacionalidad climática, con una mayor disponibilidad de frutos durante el período seco (Bullock y Solis, 1990) y una mayor biomasa de artrópodos durante el período lluvioso (Lister y García, 1992). En la región de Los Tuxtlas predomina el bosque tropical lluvioso donde existe una disponibilidad de frutos a través de todo el año, con un pico al comienzo y mediados del período lluvioso. A pesar de no existir información referente a las fluctuaciones en las abundancias de artrópodos, algunos órdenes son más abundantes durante la estación lluviosa (Estrada y Coates-Estrada, 2001; Bueno-Soria y Barba-Alvarez, 1989). En el apéndice I se muestra la contribución relativa de los frutos en la avifauna en los tres sitios comparados.

En los Tuxtlas, de 23 especies de aves evaluadas 60.8% utilizaron las plantas como su principal fuente de proteínas (Herrera *et al.*, 2003), en Chamela, de 11 especies 45% tuvieron su principal aporte de proteína de las plantas (Herrera *et al.*, 2006) mientras que en Zapotitlán de las Salinas de 13 especies, sólo 38% utilizaron fundamentalmente las fuentes de origen vegetal. Las variaciones encontradas en el origen protéico de la dieta entre los tres ensambles de aves podrían ser producto de la variación estacional en la disponibilidad de los frutos entre estos hábitats (Rojas-Martínez, 1996; Rojas-Martínez *et al.*, 1999; Estrada y Coates-Estrada, 2001; Rojas-Martínez, 2001; Herrera *et al.*, 2003). Entre estas tres localidades, en Los Tuxtlas es donde existe mayor disponibilidad de frutos para las poblaciones de aves durante gran parte del año, y por ende muchas especies podrían encontrar en este recurso una fuente estable de proteínas. El análisis de estos datos muestran que las especies pueden cambiar sus fuentes protéicas dependiendo de la disponibilidad de recursos del habitat. Por ejemplo en Los Tuxtlas el origen protéico de la dieta de *Momotus momotus* es mixto pues esta ave utilizó las plantas y artrópodos como fuente de proteínas durante todo el año (Herrera *et al.*, 2003), sin embargo, una especie muy relacionada como *Momotus mexicanus* en Zapotitlán de las Salinas utilizó los artrópodos como fuente protéica.

La dependencia total en el consumo de frutos como fuente de proteína no es un fenómeno común en aves (Moermod y Denslow 1985, Moermond *et al.*, 1987), pero la abundancia y diversidad vegetal de frutos en las selvas húmedas les pudiera permitir a muchas especies usar este recurso de una manera más estable (Herrera *et al.*, 2009). En estudios experimentales se ha encontrado que algunas especies pueden mantener el balance positivo de nitrógeno con una dieta con una composición de proteínas similar a los frutos silvestres (Witmer 1998), motivado en parte por sus altos volúmenes de ingestión, gracias a un tubo digestivo adecuado para procesar grandes cantidades de alimento (Levey y Karasov, 1989), y a sus bajos requerimientos de proteínas (Izhaki 1994; Bairlein 1996). En Los Tuxtlas la frugivoría parcial puede ocurrir en varios grados, aun en especies generalmente consideradas estrictamente insectívoras (Herrera *et al.*, 2003). En habitats estacionales, la disponibilidad de frutos es marcada como en Chamela o Tehuacán. En estos ambientes los artrópodos deben constituir la fuente principal de proteína (Herrera 1984, Levey y Karasov 1989, Worthington 1989, Bairlein 1996, Witmer 1998, Bosque y Pacheco 2000, Pryor *et al.*, 2003) ya que una dieta exclusiva de frutos tendría un bajo valor adaptativo (Van Dorps, 1985).

CONCLUSIONES

1. Las especies de aves estudiadas en Zapotitlán de las Salinas obtuvieron su proteína a partir de una mezcla de plantas y artrópodos.
2. Existió poca variación estacional intraespecífica en el origen protéico de la dieta, del total de especies de aves estudiadas, se observaron cambios significativos sólo en *Carpodacus mexicanus*.
3. Las fuentes de origen MAC-C4 fueron un elemento importante como fuente de proteínas para las aves que se alimentan principalmente de plantas, sobre todo durante el período de máxima disponibilidad de frutos en la zona.
4. Las fuentes de origen C3 fueron el recurso de proteína importante para las aves que se alimentaron principalmente de artrópodos. *Phainopepla nitens* mostró variación significativa con el mayor aporte de este recurso en el período de baja disponibilidad de frutos.
5. Las plantas MAC, como el cactus *Myrtillocactus geometrizans*, representaron ítems importantes en la dieta de las aves durante el período de máxima disponibilidad, algunas de estas aves pudieran representar elementos importantes en la dispersión de sus semillas.
6. Las variaciones en la contribución de proteínas de los diferentes fuentes (artrópodos (MAC-C4 o C3), plantas (MAC-C4 o C3) en las aves pudiera estar influenciado por la heterogeneidad del hábitat, la estacionalidad de los recursos y el efecto de las áreas circundantes.

LITERATURA CITADA

- Allen, P. E. (1998). Factors affecting fractionation of stable carbon and nitrogen isotopes in birds. Master of Science. The University of Montana, 37 pp.
- Ambrose, S.H. y M. J. De Niro (1986). The isotopic ecology of East African mammals. *Oecologia*, 69: 395-406.
- Anderson, W.B. y G. A. Polis. (1998). Marine subsidies of island communities in the Gulf of California: Evidence from stable carbon and nitrogen isotopes. *Oikos*, 81: 75-80.
- Arizmendi, M. C. y A. Valiente-Banuet (2006). Aves de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Ecología UNAM, Facultad de Estudios Superiores Iztacala UNAM, CONABIO, Fundación para la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán A. C. México. 161 pp.
- Arizmendi, M. C., y A. Espinosa de los Monteros (1996). Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana*, 67: 25-46.
- Arizmendi, M. C., H. Berlanga, L. Márquez-Valdelamar, L. Navarijo y J. F. Ornelas (1990). Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Cuadernos del Instituto de Biología No. 4, UNAM, DF. 62 pp.
- Bairlein, F. (1996). Frui-eating in birds and its nutritional consequences. *Comparative Biochemistry Physiology*, vol. 113 a, 3: 215-224.
- Berlanga, H. (1991). Las aves frugívoras de Chamela: su recurso vegetal y su papel en la dispersión de semillas. Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias. UNAM. D.F. 65p.
- Blake, J. G. y A. Loiselle (1991). Variation in resource abundance effects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk* 108: 114-130.
- BosqueS, C. y M. A. Pacheco (2000). Dietary nitrogen as a nutrient in frugivorous birds. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 441-450.
- Bronstein, J.L., I. Izhaki, R. Nathan, J.J. Tewksbury, O. Speigel, and A. Lotan (2007). Fleshy-fruited plants and frugivores in desert ecosystems. in: A.J. Dennis, E.W. Schupp, R.J. Green and D.W. Westcott (ed), Seed dispersal: Theory and its Application in a Changing World. Cambridge University Press 148.
- Bueno-Soria, J. y R. Barba-Álvarez (1989). Preliminary studies of caddisflies from los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Pages 239-242 in Proceedings of Sixth International Symposium on trichoptera (C. Tomaszewski, Ed.) Adam Mickiewicz University Press, Poland.

-
- Bullock , S. H., y M. A. Solis (1990). Phenology of canopy tree of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22: 22-35.
- Cortez-Díaz, V(1997). El papel de los visitantes en la biología de la polinización de *Stenocereus pruinosus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México Tesis de licenciatura. FES Iztacala. Edo de México.
- Coates-Estrada R, y A. Estrada (1985). Lista de Aves de la Estación de Biología. LOS TUXTLAS. Instituto de Biología, UNAM, DF. 41pp.
- Cody, M. L (1985). Habitat Selection in birds. Academic Press, Inc.
- Craig, H (1957). Isotopic standars for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 12: 133-149.
- Crome, F. J (1975 a). The ecology of fruit pigeon in tropical northern *Queensland Australia Wildlife Research*, 2: 155-185.
- Daniels, C. L., C. T. Downs., y G. L. Maclean (2001). Arthropods in the diet of nectarivoros sunbirds (Passeriformes:Nectariniidae) and sugarbirds (Passeriformes: Promeropidae). *Durban Museum Novitates*, 26: 45-48.
- Dávila, A. P., J. L. Villaseñor, L. R. Medina, R. A. Ramírez, T. A. Salinas, J. Sánchez-Ken y L.P. Tenorio (1993). Listado florístico de México. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. U.N.A.M. Instituto de Biología, 195 pp.
- Dávila, P., M. C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas, y R. Lira (2002). Biological diversity in the Tehuacán–Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-442.
- De Niro, M. J., y S. Epstein (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42: 495-506.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada (2001). Species composition and reproductive phenology of bats in tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 627-646.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada (1985). Species composition and reproductive phenology of bats in tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 627-646.
- Fleming, T. H. y E. R. Heithaus (1981). Frugivorous bats, seed shadow, and the structure of tropical forests. *Biotropica*, 13 (suppl.): 45-53.
- Fleming, T. H (1995).T he use of stable isotopes to study the diets of plants-visiting bats. *Symposia of the Zoologica Society of London*, 67: 99-110.

-
- Flores-Ortíz, C. M., J. Medrano, I. P. Castro, H. Álvarez, V. Hernández, L. Portilla, M. Moreno, C. Morin, O. Oliveros, R. Quintanar, M. Urzua, y R. Lira (2001). Environmental deterioration and photosynthetic pathways in a Mexican semi-arid region. En prensa.
- Fogden, M. L. y P. M. Fogden (1979). The role of fat and protein reserves in annual cycle of the Grey-backed Camaroptera in Uganda (Aves: Sylviidae). *Journal Zoology (London)*, 189: 233-258.
- Fogden, M. L. (1972). The seasonality and population dynamics of equatorial forest birds in Sarawak. *Ibis*, 114: 307-343.
- Foster, M. S. (1978). Total frugivory in tropical passerines: A reappraisal. *Tropical Ecology*, 2: 131-151.
- Foster, M. S. (1987). Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology*, 58: 73-85.
- Frankel, T. L. y D. Avram (2001). Protein requirements of rainbow lorikeets, *Trichoglossus haematodus*. *Australian Journal of Zoology*, 49: 435-443.
- Fry, B. (1988). Food web structure on Georges Bank from stable C, N and S isotopic compositions. *Limnology and Oceanography*, 33 (5): 1182-1190.
- Gannes, Z. L., M. D. O'Brien., y C. Martínez del Río (1997). Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*, 78: 1271-1276.
- García, E. (1981). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, UNAM. México. 239 pp.
- García, E. (1986). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 4ª ed. Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México, 219p.
- García, E. y Z. Falcon (1993). Nuevo Atlas Porrúa de la República Mexicana. 9ª ed. Editorial Porrúa, Ciudad de México, 219 pp.
- Godínez-Álvarez, H. O. y A. Valiente-Banuet (1998). Germination and early seedling growth of Tehuacán Valley cacti species: the role of soil seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*, 39: 21-31

-
- Godínez-Álvarez, H. O., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez (2002). The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetezo*. *Ecology*, 89(9): 2617-2629.
- Gibson A. C. y P. S. Nobel (1986). *The cactus primer*. Harvard University Press. London.
- Herrera, C. M (1984). Adaptation to frugivory of mediterranean avian seed disperser. *Ecology*, 65: 609-617.
- Herrera M. G., K. A. Hobson, M. Rodríguez., y P. Hernández (2003). Trophic partitioning in tropical rain forest birds: Insights from stable isotope analysis. *Oecologia*, 136: 439-44.
- Herrera M. G., K. A. Hobson, P. Hernández y M. Rodríguez (2005). Quantifying differential responses to fruit abundance by two rainforest bird using long-term isotopic monitoring. *Auk*, 122: 735-792.
- Herrera M. G., K. A. Hobson, J. C. Martínez, y G. Méndez (2006). Tracing the origin of dietary protein in tropical dry forest birds. *Biotropica*, 38: 735-742.
- Herrera M. G., K. A. Hobson, M. Rodríguez., y P. Hernández (2009). Sources of assimilated protein in a specialized tropical frugivorous bird: the yellow-throated euphonia (*Euphonia hirundinacea*). *Auk*, 126(1):175-180.
- Hobson K. A. y S. G. Sealy (1991). Marine protein contribution to the diet of northern saw-wet owls on the Queen Charlotte Islands: a stable-isotope approach. *Auk*, 108: 437-440.
- Hobson K. A. y R. G. Clark (1992 a). Assessing avian diets using stable isotopes.I: turnover of ^{13}C in tissue fractionation. *Condor*, 94: 181-188.
- Hobson, K. A. y R. G. Clark (1992 b). Assessing avian diets using stable isotopes.II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor*, 94: 189-197.
- Hobson, K. A., R. T. Alisauska. y R. G. Clark (1993). Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *Condor*, 95: 388-394.
- Hobson, K. A (1993). Trophic relationships among high Arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Mar Ecology Progress Series*, 95: 7-18.
- Hobson, K. A. y R. G. Clark (1993). Turnover of ^{13}C in cellular and plasma fractions de blood: Implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. *Auk*, 110: 638-641.
- Hobson, K. A., K. D. Hughes. y P. J. Ewins (1997). Using stable isotope analysis to identify endogenous and exogenous sources of nutrients in eggs of migratory birds: Applications to great lakes contaminats research. *Auk*, 114: 467-478.

-
- Hobson, K. A (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia*, 120: 314-326.
- Hobson, K. A., y L. I. Wassenaar (1999). Stable isotope ecology: An introduction. *Oecologia*, 120: 312-313.
- Howe, H (1984). Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation*, 30: 261-281.30
- Howell, S. G. y Webb (1995). A guide to the birds of México and Northern Central America. Oxford University Press, Nueva York, 851pp. Juaréz, C., S. Arriaga.,y F. Lozano. (1980). Instructivo para estudios ornitológicos en el campo y el laboratorio. UNAM. México 81pp. Libros de México.
- Izhaki, I. (1994). A comparative analysis of the nutritional quality of mixed and exclusive fruit diets for yellow-vented bulbuls. *Condor*, 94: 912-923.
- Izhaki I.y U. N. Safriel (1989). Why are there so few exclusively frugivorous birds? Experiments on fruit digestibility. *Oikos*, 54: 23-32.
- Kattan, G. H., H. Álvarez-López y M. Giraldo (1994). Forest fragmentation and bird extinction: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology*, 8:138-146.
- Kelly, J. F (2000). Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal. Zoology*, 78: 1-27.
- Klasing, K. C. (1998). Comparative avian nutrition. Ed. Cab International, New York. 350 pp.
- Körner, C., G. D. Farquhar. y S. C. Wong (1991). Carbon isotope discrimination follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, 88: 30-40.
- Kwak T. J. y J.B. Zedler (1997). Food web analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes. *Oecologia*, 110: 262-277.
- Juaréz, C., S. Arriaga.y F. Lozano (1980). Instructivo para estudios ornitológicos en el campo y el laboratorio. UNAM. México 81pp. Libros de México.
- Levey, D. J. y W. H. Karasov (1989). Digestive responses of temperate birds switched to fruit or insect diets. *Auk*, 106: 675-686.
- Lister, B. C. y A. García (1992). Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *J. Anim. Ecol.* 61: 717-733.
- Loiselle, B. A. y J. G. Blake (1990). Diets of understory fruit-eating birds in Costa Rica: Seasonality and resource abundance. Pp91-103 in: Avian Foraging: Theory,

-
- Methodology and applications studies in avian. No. 13 (Morrison M. L., C. J. Ralph., J. Verney., y R. Johl Jr. eds.).
- Loiselle, B. A. y J. G. Blake (1994). Population variation in tropical bird community. *Bioscience*, 11: 823-624.
- Mack, L. A.(1990). Is frugivory limited by secondary compounds in fruits?. *Oikos*, 57: 135-138.
- Mattson, W. J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 119-161.
- Morton, E. S (1973). On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. *American Naturalist*, 953: 8-22.
- 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 (1987). The influence of Context on Choice Behavior: Fruit Selection by Tropical Birds. Pp. 229-254 in: Quantitative Analysis of Behavior, vol VI (M.L: Commons, S. J. Shettleworth and A. Kacelnik, eds.) New York.
- Nadelhoffer, K. J., y B. Fry (1994). Nitrogen isotope studies in forest ecosystems. Pp. 22-44. in: Stable Isotopes en Ecology and Enviromental Science. (K. Lajtha and R.H. Michener eds.) Blackwell Scientific. Oxford.
- Nobel, P. S (1989). Temperatura water availability, and nutrient at various soil-consequences for shallow-rooted desert succulents. *American Journal Botany*,. 76 (10): 1486-1492.
- Paredes, F., R. Lira. y P. Dávila (2007). Estudio Etnobótico de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. *Acta Botánica Mexicana*. 79: 13-61.
- Peréz-Villafaña, M. G (2000). Dispersión de semilla biótica de *Myrtillocactus geometrizan* en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. 47pp.
- Peterson, R.T., y E. L. Chalif (1994). Aves de México. Editorial Diana México, 473 pp.
- Peterson, B.J., R. W. Howart., y R. H. Garritt (1985). Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science*, 227: 1361-1363.
- Peterson, B.J. y B. Fry (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review Ecology and Systematics*, 18: 293-320.
- Poulin, B. G. Lefebvre y R. McNeil (1994). Characteristics of feeding guilds and variation in diets of birds species of three tropical sites. *Biotropica*, 26: 187-197.

-
- Pryor, G. S (2003). Proteins requirements of three species of parrots with distinct dietary specializations. *Zoo Biology*, 22: 163-177.
- Puebla-Olivares, F. y K. Winker (2004). Dieta y dispersión por dos especies de tangara (*Habia*) en dos tipos de vegetación en los Tuxtlas, Veracruz, México. *Ornitología Neotropical*, 15: 1-12.
- Oliveros-Galindo, O (2000). Descripción estructural de las comunidades vegetales en las terrazas aluviales del río salado, en el valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores-Iztacala, UNAM; Tlalnepantla. México 87 pp.
- Ortega-Nieblas, M. F. Molina-Freaner, M. Robles-Burgueño., y L. Vázquez-Moreno (2001). Proximate composition, protein quality and oil composition in seeds of columnar cacti from the Sonora Desert. *Journal of Food Composition and Analysis*, 14:575-584.
- Osorio-Beristain, O., A. Valiente-Banuet , P. Dávila y R. Medina (1996). Tipos de vegetación y diversidad β en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 59:35-58.
- Rappol, J. H., E. S. Morton. T. E. Lovejoy., y J. L. Rous (1993). Aves migratorias neárticas en los neotrópicos. Smithsonian Institution Washington D.C.
- Rojas-Martínez, A. E., y A. Valiente-Banuet (1996). Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana*, 18: 87-93.
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet. A., Arizmendi, C. M., Alcántara-Eguren, A., y Arita, H. T. (1999). Seasonal distribution of the long-nosed bat (*leptonycteris curasoae*) in North America: does e generalized migration pattern really exist?. *Journal of Biogeography*, 26: 1065-1077.
- Rojas-Martínez, A. E (2001). Determinación de los movimientos altitudinales estacionales de tres especies de murciélagos nectarívoros (Phyllostomidae: Glossophaginae) en el Valle de Tehuacán y la Cuenca del Balsas, México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. UNAM .
- Rosenberg, K. V., y R. J. Cooper (1990). Approaches to avian diet analysis. Pp80-90 in: Avian Foraging: Theory, Methodology and applications studies in avian. No. 13 (Morrison M. L., C. J. Ralph., J. Verney., y R. Johl. eds.).

-
- Roth, J. D., y K. A. Hobson (2000). Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissue of captive red fox: implications for dietary reconstruction. *Canadian Journal Zoology*, 78 : 848-852.
- Rzedowski, J (1981). Vegetación de México. Editorial Limusa. México. 432pp.
- Sallabanks, R (1992). Eating more fruits as dusk approaches: observations on an avian frugivore. *Wilson Bulletin*, 91: 296-304.
- Schoeller, D. A (1999). Isotope fractionation: why aren't we what we eat? *Journal of Archaeological Science*, 26: 667-673.
- Schoeninger, M. J., y M. J. De Niro (1984). Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48: 625-639.
- Snow, D. W (1981). Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, 13: 1-14.
- Silvius, M. K (1995). Avian consumers of cardón fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica*, 27(1): 96-105.
- Sokal, R. R., y F. J. Rohlf (1981). *Biometry*. W. H. Freeman and Co., New York .
- StatSoft, Inc. (2001). *STATISTICA* (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Tieszen, L. L., T. W. Boutton, K. G. Tesdahl., y N. A. Slade. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, 57: 32-37.
- Steele, K. W., y R. J. Daniel (1978). Fractionation of nitrogen isotopes by animals: A further complication to the use of variations in the natural abundance of ^{15}N for tracer studies. *Journal Agricultural Science*, 90: 7-9.
- Townend, J (2002). Practical statistics for environmental and biological scientists. (John Wiley and Sons ed.). England 276 p.
- Valiente-Banuet, A (1991). Dinámica del establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodrizas en desiertos. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, UNAM. Páginas
- Valiente-Banuet, A., y E. Ezcurra (1991). Shade as a cause of the association between the cactus *Neubuxbamia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehucán Valley, Mexico. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.

-
- Valiente-Banuet, A., F. Vite, y J.A. Zavala-Hurtado (1991 a). Interaction between the cactus *Neubuxbamia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science*, 2: 11-14.
- Valiente-Banuet, A., O. Briones, A. Bolognaro-Crevenna, M. Rosas, H. Nuñez, G. Barnard, E. Vázquez y E. Ezcurra (1991 b). Spatial relations between Cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in Central Mexico. *Journal of Vegetation Science*, 2: 15-20.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, A., del Ma. C., Rojas-Martínez, A. y L. Domínguez-Canseco (1996). Ecological relationships between columnar cacti and néctar bats in México. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 103-119
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Villaseñor, J. L., Ortega-Ramírez, J. y J. A. Soriano (2000). La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 67: 25-74.
- Vander Zanden, M. J. y J. B. Rasmussen (1999). Primary consumer $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 80: 1395-1404.
- Vander Zanden, M. J. y J. B. Rasmussen (2001). Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology Oceanography*, 46: 2061-2066.
- Van Dorps, D (1985). Frugivoría y dispersión de semillas por aves. Pp 333-364 en: Investigaciones sobre regeneración de las Selvas altas en Veracruz México Vol II (Gómez-Pompa A. y R. S. Del Amo ed.) Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México. Editorial Alhambra, México.
- Wada, E., T., R. Shibata., y T. Torril (1981). ^{15}N abundance in Antarctica: origin of soil nitrogen and ecological implications. *Nature (London)*, 292: 327-329.
- Webb, S. C (1997). Stable carbon and nitrogen isotopes in insects: The influence of diet. Thesis submitted for the degree Doctor of Philosophy. 194pp.
- Wendelken, P. y R. Martin (1988). A vian consumption of the cacti *Stenocereus eichlamii* and *Pilosocereus mexonii* in Guatemala. *American Midland Naturalist*. 119: 235-243.
- White T. R (1993). The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals. Impresiones Berlin. 425 pp.
- Whitaker, J. y O. Jr. (1988). Food habit analysis of insectivorous bats. P 171- 189 in: Ecological and behavioral methods for the study of bats. (T.H. Kunz ed.). Smithsonian Institute Press. Washington.
- Wiens, J. A (1989). Ecology of Bird Communities, vol. 1. Cambridge University Press.

-
- Witmer, C. M (1998). Ecological and evolutionary implications of energy and protein requirements of avian frugivores eating sugary diets. *Physiological Zoology*, 71(6): 599-610.
- Wolf, B.O. y C Martínez del Río (2003). How importante are columnar cacto as sources of water and nutrients for desert consumers? A review. *Isotopes Environ. Health Stud*, 39 (1): 53-67.
- Worthington, A. H (1989). Adaptations for avian frugivory: Assimilation efficiency and gut transit time of *Manacus vitellinus* and *Pipra mentalis*. *Oecologia*, 80: 381-389.
- Zavala, H. J (1980). Estudios ecológicos en el Valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, Clasificación de la Vegetación . Tesis de Licenciatura. Ciencias. UNAM. 158 pp.

.Apéndice I. Variación estacional en el consumo de plantas C3 (fuentes de proteína) reportados para Los Tuxtlas; Veracruz (Herrera *et al.*, 2003), Chamela, Jalisco (Herrera *et al.*,2006) y Zapotitlán de las Salinas, Puebla (este trabajo) mediante el análisis de Isótopos estables de N y C.

Familia	Los Tuxtla, Veracruz			Chamela, Jalisco			Zapotitlán de las Salinas		
	Selva alta	Frutos	C3	Selva baja	Frutos	C3	Desierto	Frutos	C3
Columbidae	<i>Geotrygon montana (SF)</i>	91(3)	85 (3)	<i>Leptotila verreauxi (GF)</i>	80 (6)	70 (6)	<i>Columbina inca (GF)</i>	78 (25)	22(25)
	<i>Leptotila verreauxi (FS)</i>	86(2)	75(2)	<i>Columbina talpacoti (GF)</i>	72 (6)	43 (6)	<i>Columbina passerina (GF)</i>	68 (34)	35 (34)
	<i>Leptotila plumbeiceps (FS)</i>	61 (3)	90(3)						
Momotidae	<i>Momotus momota (IFV)</i>	24(6)	85(6)				<i>Momotus mexicanus (IF)</i>	7 (12)	64(12)
Ramphastidae	<i>Pteroglossus torquatus (FIV)</i>	75(1)	85(1)						
Picidae							<i>Picoides scalaris (FI)</i>	61(22)	41(22)
							<i>Melanerpes hypopolius (FI)</i>	41(37)	35(37)
Tyrannidae	<i>Leptopogon amaurocephalu (I)</i>	56(2)	95 (2)	<i>Myiarchus tuberculifer (IF)</i>	68 (6)	62 (6)	<i>Pyrocephalus rubinus (I)</i>	29 (36)	52 (36)
	<i>Tolmomyias sulphurencens (I)</i>	38(1)	81 (1)	<i>Myiarchus tyrannulus (IF)</i>	37 (6)	33 (6)	<i>Myarchus tyrannulus (I)</i>	65(26)	56 (26)
	<i>Platyrinchus cancrominus (I)</i>	56(26)	79(26)	<i>Pitangus sulphuratus (IF)</i>	60 (6)	53 (6)			
	<i>Attila sapdiceus (IFV)</i>	19(1)	76 (1)	<i>Myiozetetes similis (IF)</i>	44 (12)	42 (12)			
Pipridae	<i>Shiffornis turdinus (FI)</i>	47(1)	82(1)						
	<i>Pipra mentalis (FI)</i>	68 (13)	98 (13)						

Troglodytidae	<i>Thryotorus maculipectus</i> (I)	33 (1)	90(1)	<i>Thryotorus sinaloa</i> (I)	4 (28)	3 (28)	<i>Thryomanes bewickii</i> (I)	64 (14)	80(14)
	<i>Henicorhina leucosticta</i> (I)	52 (23)	82 (23)	<i>Thryotorus felix</i> (I)	19 (6)	8 (6)			
				<i>Uropsila leucogastra</i> (I)	32 (14)	29 (14)			
Musicapidae	<i>Turdus assimilis</i> (IF)	75 (9)	95(9)						
Mimidae							<i>Mimus polyglottos</i>	20 (30)	67(30)
Bombycillidae	<i>Hylophilus decurtatus</i> (IF)	49 (4)	82 (4)						
Ptilonotidae							<i>Phainopepla nitens</i>	35(51)	81 (51)
Emberizida	<i>Basileuterus culicivorus</i> (I)	54 (3)	88 (3)	<i>Arremonops rufivirgatus</i> (IG)	21 (14)	19 (14)	<i>Passerina versicolor</i> (G)	70(22)	58(22)
	<i>Cyanerpes cyaneus</i> (NFI)	79(1)	77(1)	<i>Casicus melanicterus</i> (FI)	72 (6)	63 (6)	<i>Aimophila mystacalis</i> (G)	77(13)	49(13)
	<i>Eufonia affinis</i> (FI)	100 (2)	80 (2)	<i>Saltator coerulescens</i> (GFI)	73 (8)	64 (8)			
	<i>Eufonia hirundinaceae</i> (FI)	100 (10)	84(10)	<i>Icterus pustulatus</i> (FI)	27 (22)	26 (22)			
	<i>Eufonia gouldi</i> (FI)	66 (2)	83 (2)						
	<i>Chlorospingus ophthalmicus</i> (IF)	72(1)	89 (1)						
	<i>Icterus dominicensis</i> (IF)	17 (1)	77 (1)						
Fringillidae							<i>Carpodacus mexicanus</i> (G)	68(43)	42(43)
	<i>Habia rubica</i> (FI)	52 (25)	93(25)						

Lo números entre paréntesis corresponde al tamaño de muestra. Las letras entre paréntesis corresponden a los gremios alimenticios, asignados con base a la bibliografía para Los Tuxtlas (Estrada y Coates-Estrada, 1985), Chamela (Arizmendi *et al.*, 1990) y Zapotitlán (Arizmendi y Espinosa, 1996). FG especies que se alimentan de frutos y semillas. IF corresponden a especies que se alimentan principalmente de artrópodos complementando sus dietas con el consumo de frutos. FI son especies que se alimentan primeramente de frutos y consumen artrópodos como complemento de su dieta. I son especies consideradas principalmente insectívoras. G especies que sólo consumen semillas. V corresponde a especies que integran a su dieta vertebrado.

Apéndice II. Listado de plantas (semillas y frutos) colectados en Zapotitlán de las Salinas, durante el período marzo del 2006, a Febrero del 2007, con sus valores de $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ y $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ y porcentaje de N y C.

FAMILIA	ESPECIE	Nombre común	Período	Temporada		$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	N%	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	C%
Agavaceae	<i>Agave marmorata</i> Roezl	Pitchomel	Abr-06	TB	Semilla	4.5	5.7	-13.1	54.3
	<i>Agave marmorata</i> Roezl?		Abr-06	TB	Pulpa	4.7	2.0	-15.5	43.2
Anacardiaceae	<i>Schinus molle</i> L.	Pirúl	May-06	TA	Pulpa	7.7	1.1	-27.4	49.8
Apocynaceae	<i>Vallesia glabra</i> (Cav.) Link	Chintoborrogo	Jun-06	TA	Semilla	7.8	3.3	-27.2	53.9
	<i>Vallesia glabra</i> (Cav.) Link		Abr-06	TA	Pulpa	5.8	2.2	-26.4	50.9
	<i>Vallesia glabra</i> (Cav.) Link		Jun-06	TA	Pulpa	6.9	2.4	-26.6	47.7
Cactaceae	<i>Echinocactus platyacanthus</i> Link y Otto.	Biznaga	Abr-06	TB	Semilla	5.3	3.0	-13.7	51.4
	<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton y Rose	Biznaga del dulce	Jun-06	TA	Semilla	9.0	3.5	-12.8	56.5
	<i>Ferocactus latispinus</i> (Haw.) Britton y Rose	Biznaga del dulce	Jun-06	TA	Pulpa	3.0	1.7	-12.6	43.9
	<i>Ferocactus robustus</i> Britton y Rose	Biznaga (piñita)	Jun-06	TA	Semilla	6.3	2.1	-14.4	56.4
	<i>Ferocactus robustus</i> Britton y Rose	Biznaga (piñita)	Jun-06	TA	Pulpa	6.7	2.5	-15.8	40.2
	<i>Hylocereus undatus</i> Britton y Rose	Pitaya o Pitajaya	Jun-06	TA	Pulpa	9.9	3.8	-15.2	50.4
	<i>Mamillaria sphacelata</i> C. Martius	Caca de perro	Jun-06	TA	Semilla	8.1	2.8	-15.1	51.4
	<i>Mamillaria sphacelata</i> C. Martius	Caca de perro	Jun-06	TA	Pulpa	7.3	3.1	-14.9	45.3
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (C. Martius)	Garambullo	Jun-06	TA	Semilla	5.9	2.0	-14.4	54.6
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> (C. Martius)	Garambullo	Jun-06	TA	Pulpa	3.7	1.2	-14.8	37.6
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (F.A.C. Weber)	Tetecho	Abr-06	TB	Semilla	6.2	4.0	-15.3	67.6
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (F.A.C. Weber)	Tetecho	May-06	TA	Pulpa	5.9	3.3	-13.5	29.2
	<i>Opuntia depressa</i> Rose.	Nopal del monte	Jun-06	TA	Semilla	8.3	2.2	-14.4	49.7
			Jun-06	TA	Pulpa	7.3	2.2	-14.0	35.7
	<i>Opuntia pilifera</i> F.A.C. Weber	Tapa culito	Jul-06	TA	Pulpa	7.5	1.1	-14.3	35.3
	<i>Wilcoxia viperina</i>	organito de víbora	May-06	TA	semilla	6.3	2.4	-14.7	59.3
	<i>Wilcoxia viperina</i>		May-06	TA	pulpa	2.8	1.9	-14.4	36.0
	<i>Piloseocereus crysacanthus</i> F.A.C. Weber	Tuna de viejo	Abr-06	TB	Semilla	6.1	2.6	-15.4	47.8
	<i>Piloseocereus crysacanthus</i> F.A.C. Weber		Abr-06	TB	Pulpa	6.0	4.6	-14.3	40.1
Loranthaceae	<i>Phoradendrum californicum</i> Macbr.	Muérdago	Ene-07	TB	pulpa	8.5	2.0	-27.0	44.3
	<i>Phoradendrum californicum</i> Macbr.		May-06	TA	pulpa	9.7	1.9	-27.0	44.7
Mimosaceae	<i>Acacia constricta</i> Benth	Guajillo	Jul-06	TA	pulpa	2.1	3.3	-24.2	49.6
	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb.y Bonpl)	Mezquite	Jul-06	TA	semilla	3.4	5.7	-26.8	58.1
Rhamnaceae	<i>Zyzyphus amole</i> (Sessè y Muciño)	Cholulo de monte	Jun-06	TA	semilla	5.7	2.9	-23.3	53.3

	<i>Zyzyphus amole</i> (Sessè y Muciño)		Jun-06	TA	pulpa	4.9	3.1	-24.7	42.1
Simaroubaceae	<i>Castela tortuosa</i> Liemb	Venenillo	Ene-07	TB	semilla	8.4	3.7	-24.0	56.5
	<i>Castela tortuosa</i> Liemb		Ene-07	TB	pulpa	6.3	1.9	-23.6	41.3
	<i>Castela tortuosa</i> Liemb		Jun-06	TA	pulpa1	6.9	1.6	-23.6	47.8
	<i>Castela tortuosa</i> Liemb		May-06	TA	pulpa2	6.0	1.1	-23.5	54.8
	Sp.	Memelache	Jun-06	TA	semilla	6.4	2.5	-22.6	49.0
	Sp.		Jun-06	TA	pulpa	4.2	1.3	-22.9	39.0
	Sp.		Jun-06	TA	pulpa	6.4	2.1	-26.8	42.3

TB es igual a temporada baja en disponibilidad de frutos, que incluye los meses de enero, febrero, marzo y abril. TA es igual a temporada alta correspondiente a la mayor disponibilidad de fuentes primarias correspondiente a los meses de mayo, junio, julio, agosto, septiembre y octubre.

Apéndice III. Listado de artrópodos colectados en Zapotitlán de las Salinas, del 2 de marzo de 2006, al 4 de febrero de 2007. Se incluyen los valores isotópicos individuales de $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ y $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$

Orden	Especie	Período	Temporada	δ		
				^{15}N	N‰	$\delta^{13}\text{C}$
Lepidoptera	sp1	Mar-06	TB	6.0	9.3	-24.8
Lepidoptera	sp1	Abr-06	TB	11.4	11.6	-23.1
		May-				
Lepidoptera	sp1	06	TA	13.2	11.0	-22.5
Lepidoptera	sp1	Jun-06	TA	6.6	11.5	-25.4
Lepidoptera	sp1	Jul-06	TA	11.2	11.7	-23.3
Lepidoptera	sp1	Sep-06	TA	11.4	14.8	-23.2
Lepidoptera	sp1	Oct-06	TA	6.0	11.2	-24.6
Lepidoptera	sp2	Sep-06	TA	6.0	14.8	-24.0
Lepidoptera	sp2	Oct-06	TA	5.7	17.6	-24.1
Hymenoptera	Avispa(sp1)	Mar-06	TB	9.0	12.7	-22.4
Hymenoptera	Avispa(sp1)	Abr-06	TB	8.6	12.0	-23.1
Hymenoptera	Avispa(sp1)	Jul-06	TA	9.0	12.9	-22.8
Hymenoptera	Avispa(sp1)	Sep-06	TA	8.9	14.6	-22.7
Hymenoptera	Avispa(sp1)	Oct-06	TA	9.2	17.7	-22.5
		May-				
Hymenoptera	Avispa(sp2)	06	TA	8.7	12.5	-22.7
Hymenoptera	Avispa(sp3)	Jun-06	TA	8.9	10.1	-22.8
Hymenoptera	Hormigas(sp1)	Mar-06	TB	8.8	12.9	-24.9
Hymenoptera	Hormigas(sp2)	Abr-06	TB	7.8	6.7	-20.9
		May-				
Hymenoptera	Hormigas(sp2)	06	TA	8.0	9.0	-20.8
Hymenoptera	Hormigas(sp2)	Oct-06	TA	8.8	14.3	-24.9
Hymenoptera	Hormigas(sp3)	Jun-06	TA	7.9	13.8	-20.9
Hymenoptera	Hormigas(sp4)	Jul-06	TA	8.0	17.4	-20.8
Hemiptera	sp1	Abr-06	TB	9.1	10.3	-23.5
Hemiptera	sp2	Jun-06	TA	11.3	13.0	-22.4
Hemiptera	sp3	Sep-06	TA	5.8	12.4	-24.0
Homoptera	sp1	Oct-06	TA	9.5	11.9	-12.9
Coleoptera	sp 1	Abr-06	TB	7.6	11.8	-22.8
		May-				
Coleoptera	sp 1	06	TA	6.7	8.4	-22.4
Coleoptera	sp 1	Jun-06	TA	10.1	12.7	-23.1
Coleoptera	sp1	Jul-06	TA	10.3	14.0	-23.1
Coleoptera	sp 2	Mar-06	TB	9.0	12.8	-19.7
Coleoptera	sp 2	Abr-06	TB	6.6	10.1	-22.8
		May-				
Coleoptera	sp 2	06	TA	9.7	12.6	-22.9

Coleoptera	sp 2	Jun-06	TA	9.3	13.6	-19.8
Coleoptera	sp 2	Jul-06	TA	9.3	14.7	-19.9
Coleoptera	sp 2	Sep-06	TA	6.8	13.7	-22.6
Coleoptera	sp 2	Oct-06	TA	9.6	14.6	-23.0
Coleoptera	sp3	Abr-06	TB	10.6	11.1	-23.3
		May-				
Coleoptera	sp3	06	TA	9.9	9.9	-23.5
Coleoptera	sp3	Jun-06	TA	5.2	11.4	-23.1
Coleoptera	sp4	Abr-06	TB	8.5	11.6	-22.0
Coleoptera	sp4	Jul-06	TA	7.9	13.4	-21.9
		May-				
Coleoptera	Sp5	06	TA	11.9	7.4	-24.0
		May-				
Coleoptera	sp6	06	TA	12.9	8.9	-22.2
Coleoptera	sp7	Jun-06	TA	4.6	11.0	-23.9
Coleoptera	sp8	Jun-06	TA	10.0	10.8	-22.9
Coleoptera	sp8	Jul-06	TA	9.9	12.7	-22.9
Coleoptera	sp9	Jun-06	TA	6.5	9.7	-26.5
Coleoptera	s10	Jun-06	TA	7.4	12.2	-21.4
Coleoptera	sp11	Jun-06	TA	7.2	12.9	-21.6
Coleoptera	sp12	Jun-06	TA	7.1	13.1	-21.1
Coleoptera	sp13	Jun-06	TA	5.8	12.8	-24.3
Coleoptera	sp14	Jul-06	TA	11.0	14.5	-20.8
Coleoptera	sp14	Oct-06	TA	11.1	12.8	-20.7
Coleoptera	sp15	Sep-06	TA	7.3	11.4	-24.5
Coleoptera	sp16	Sep-06	TA	6.9	14.0	-18.7
Coleoptera	sp17	Oct-06	TA	9.6	10.7	-14.3
Coleoptera	sp18	Oct-06	TA	6.1	9.5	-14.4
Odonata	sp1	Abr-06	TB	8.0	11.1	-24.3
Odonata	sp2	Jun-06	TA	12.4	15.2	-22.1
Chilopoda	sp1	Sep-06	TA	8.2	13.5	-17.8
Neuroptera	sp1	Abr-06	TB	6.1	13.0	-20.1
Neuroptera	sp1	Sep-06	TA	6.2	16.6	-20.0
Neuroptera	sp2	Oct-06	TA	6.0	16.1	-20.1
	Solifugae					
ARACHNIDA	(fam.)	Jul-06	TA	8.9	17.9	-22.1
	Araneae					
ARACHNIDA	(fam.)	Jul-06	TA	6.7	17.0	-21.3

TB es igual a temporada baja en disponibilidad de frutos, que incluye los meses de enero, febrero, marzo y abril. TA es igual a temporada alta correspondiente a la mayor disponibilidad de fuentes primarias correspondiente a los meses de mayo, junio, julio, agosto, septiembre y octubre.

Apéndice IV. Biología de las trece especies de aves colectadas en Zapotitlán de las Salinas del 2 de marzo de 2006, al 4 de febrero de 2007.



Columbina inca

Inca Dove

Tórtola Cola Larga

Orden Columbiformes

Familia Clolumbidae

Se capturaron un total de 26 individuos.

N=26	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	22	86	43
D.S.	2.7	2.3	4.3

Es una especie de amplia distribución. Cola graduada con puntas en escuadra. Presentan dimorfismo en plumaje por edades. Pico gris oscuro; cuerpo rosáceo gris-parduzco, pálido y más rosado por debajo, con una escala oscura extensiva por el cuerpo, menos distintiva en las partes inferiores. Las remeras son negruzcas con un brillo rojizas a través de las primarias, que se notan durante el vuelo; partes inferiores de las alas mayormente rojizo con axilares negras. Timoneras centrales gris-pardo, timoneras externas negras, con las puntas blancas, formando lados blancos en la cola.

Es un ave muy adaptada a la presencia humana, favorecida por la presencia de abundante alimento en poblados y ciudades. Anida en arbustos, arbolado y también cerca del suelo; en ocasiones aprovecha las construcciones humanas para anidar. Granívora e insectívora. Importante a nivel del

suelo en el control de artrópodos y en el consumo de semillas pequeñas (Arizmendi y Espinosa 1996).

Habita en áreas abiertas y semiabiertas, incluyendo áreas urbanas, zonas arbustivas, y ecotonos, más comúnmente en regiones áridas.

Se distribuye desde el suroeste de Estados Unidos hasta el centro de Costa Rica. Ampliamente distribuida en la mayor parte de México, excepto en la península de Baja California y Yucatán.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una especie residente cosmopolita que se ha reportado en todos los tipos de vegetación (Arizmendi y Valiente-Banuet, 2006).



Columbina passerina
Common Ground-Dove
Tórtola coquita
Orden Columbiformes
Familia Clolumbidae

Macho

Se capturaron un total de 34 individuos, 16 hembras y 18 machos.

N=18 ♂	TALLA	CUERDA	PESO(gr)	N=16 ♀	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	16.8	85	38.5	Media	15.9	84	38.1
D.S.	0.6	2.2	3.1	D.S.	1.4	2.9	3.8

Presentan dimorfismo sexual por plumaje. Macho: pico naranja-carne con el culmen negruzco. Cabeza, pecho y la parte inferior del cuerpo rosadas. Corona y nuca azul-gris. Las plumas cobertoras en las alas en color pálido, con barras rosadas y motas en violeta oscuro. Las remeras negras con destellos rojizos en las primarias. Timoneras centrales gris-pardo, timoneras externas negras, con las puntas blancas, formando lados blancos en la cola. Hembra: pico negro. Cabeza y parte ventral del cuerpo en color gris-pálido a gris-pardo, corona, cuello y pecho ligeramente jaspeados en canela. Plumias cobertoras en las alas en pálido-gris, con puntos y barras marrón.

Habita en aéreas abiertas y semiabiertas, incluyendo áreas urbanas, zonas arbustivas, y más comúnmente en regiones áridas. Anida en arbustos o en el suelo poniendo dos huevos blancos. Granívora e insectívora. Importante a nivel del suelo en el control de artrópodos y en el consumo de semillas pequeñas (Arizmendi y Espinosa, 1996).

En México se distribuye en Baja California en ambas vertientes y en toda la meseta central hasta sur América.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una especie residente que se ha reportado en todos los tipos de vegetación (Arizmendi y Valiente-Banuet, 2006).



Momotus mexicanus
 Russet-crowned Motmot.....
 Momoto Corona Café
 Orden Coraciiformes
 Familia Momotidae

Se capturaron 12 individuos.

N=12	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
media	33.4	106.3	59.1
D.S.	6.6	6.4	8.5

Los adultos presentan la corona, nuca y ojos rojizos, máscara negra con los bordes violeta, parte superior del cuerpo verde, plumas de las alas y la cola azul. Garganta y la parte ventral del cuerpo verde pálido, con dos manchas negras en el pecho también llamada corbata y las raquetas de la cola negras. Juvenil: con los ojos pardos y más oscuro. Los sexos son similares.

Habita en bosques áridos y semiáridos, matorrales espinosos, y áreas abiertas y semiabiertas. Se alimentan de artrópodos y frutas, el pico es largo y tiene unas pequeñas formas dentadas. (Arizmendi y Espinosa, 1996).

Distribución: Especie endémica que se encuentra en la vertiente del Pacífico desde el nivel del mar hasta los 1800 m desde Sonora hasta el oeste de Chiapas y en el interior por la depresión del Balsas. En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán, es una especie residente, migratoria local que ha sido registrada en los bosques de cactáceas, las selvas bajas caducifolias, los izotales y en la vegetación riparia. Utiliza agujeros en las cactáceas para anidar (Arizmendi y Valiente-Banuet, 2006).



Melanerpes hipopolius

Gray-breasted Woodpecker

Carpintero Pecho Gris

Orden Piciformes

Familia Picidae

Macho

Hembra

Se capturaron un total de 37 individuos, 15 hembras y 22 machos

N=15 ♀	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	19.7	100.5	45.2
D.S.	1.1	4.6	4.2

N=22 ♂	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	20.2	102.2	47.5
D.S.	0.6	5.9	4.6

En el macho la cabeza y barbilla son amarillas, presentan un parche ocular negro, frente blanca y la corona roja que se vuelve amarilla naranja en la nuca. Pecho y vientre gris oscuro, una pequeña mancha roja debajo de los ojos. Dorso y plumas cobertoras barrado en negro y blanco. Cola negra, timoneras centrales en blanco barrado. Hembra: carece de la corona roja.

Habita en bosques áridos y semiáridos, en plantaciones y áreas abiertas y semiabiertas. Se alimentan de artrópodos y frutas, el pico es largo y tiene unas pequeñas formas dentadas. Los

carpinteros contribuyen al sano desarrollo de los ecosistemas, ya que limpian de plagas a los árboles y cactáceas. (Arizmendi y Espinosa, 1996).

Distribución: Especie endémica residente desde el nivel del mar hasta los 1500 m en la vertiente del Pacífico del sur de Sinaloa a Oaxaca y hacia el interior por la depresión del Balsas.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán, es una especie residente abundante en los bosques de cactáceas, en la selva baja caducifolia, en los mezquiales y en el izotal. Utiliza agujeros en las cactáceas para anidar (Arizmendi y Valiente-Banuet, 2006).



Picooides scalaris

Hembra

Macho

Ladder-backed Woodpecker

Carpintero Mexicano

Orden Piciformes

Familia Picidae

Se capturo un total de 37 individuos, 15 hembras y 7 machos

N=15 ♀	TALLA	CUERDA	PESO(gr)	N=7 ♂	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	15.6	92.6	28.4	Media	16.4	93.3	30.5
D.S.	1.3	3.7	3.2	D.S.	0.5	4.3	1.7

El macho muestra la corona y nuca negra con un parche rojo por detrás de la corona, una línea postocular blanca que se continúa por los lados del cuello. Presenta un bigote blanco rodeado por una línea ocular negra. Garganta y vientre del cuerpo en blanco opaco. Con manchas negras en los costados. Covertoras inferiores de la cola barradas en negro. Hembras carecen de la corona roja.

Habita en áreas abiertas y semiabiertas, bosques de cactáceas, bosques de pino-encino, con una amplia distribución en zonas áridas. Se alimentan de frutos e artrópodos que toman de los cactus (Arizmendi y Espinosa, 1996).

En México se distribuye prácticamente en todo el país excepto en las zonas altas de la Sierra Madre Occidental. En América desde el Noreste y centro de Estados Unidos

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán, es una especie residente común que se ha registrado en todos los tipos de vegetación. Utiliza agujeros en las cactáceas para anidar. (Arizmendi y Valiente-Banuet , 2006).



Pyrocephalus rubinus
 Vermilion Flycatcher
 Mosquero Cardenal
 Orden Passeriformes
 Familia Tyrannidae

Macho

Hembra

Se capturaron un total de 26 individuos, 13 hembras y 13 machos

N=13 ♀	TALLA	CUERDA	PESO(gr)	N=13 ♂	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	12.6	75	13.5	Media	14.2	77	14
D.S.	0.8	1.2	1.5	D.S.	1.2	1.5	1.5

Diferencia de sexos y edad. Macho: Pico y patas negras. Cabeza, mejillas, garganta y pecho rojo brillante, con mascara negra. Parte posterior del cuerpo en negro pardo. Alas café negruzco. Hembra: Cabeza y espalda gris pálido, superciliar blanco, alas y cola negra, garganta blanca, pecho blanco con manchas pardas que corren a lo largo del vientre.

Habita en arbustos cerca de los cuerpos de agua. Cuando percha mueve la cola constantemente de arriba abajo. Tienen un nido con forma de copa en donde ponen dos huevos blancos. Se alimenta de artrópodos que captura en vuelo (Arizmendi y Espinosa, 1996).

Los machos cortejan volando alto y emitiendo trinos característicos, dejándose caer rápidamente.

Se distribuyen desde el suroeste de Estados Unidos hasta Nicaragua. En México prácticamente en todo el país desde el nivel del mar hasta los 2500 m, en zonas costeras y en tierras interiores.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán, es una especie residente y muy abundante en los bosques de cactáceas, en los mezquiales y en las zonas aledañas a los cuerpos de agua (Arizmendi y Valiente-Banuet , 2006).



Myiarchus tyrannulus
Brown-crested Flycatcher
Papamoscas Tirano
Orden Passeriformes
Familia Tyrannidae

Se capturaron un total de 36 individuos.

N=36	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	18.2	96.3	30.2
D.S.	2.4	8.8	7.5

Pico largo y robusto negro en la parte superior, en la base de la mandíbula color carne. Presencia de cresta café canela que contrasta con cabeza gris, garganta blanca, pecho gris pálido, vientre amarillo limón. Parte superior del cuerpo gris-olivo a gris pardo. Alas café oscuro con las plumas secundarias en bordes amarillo limón. Cola en negro pardo. Sexos similares.

Habita en bosques áridos a semi-húmedos, matorrales y áreas abiertas. Esta especie gusta de ocupar el estrato bajo de arbustos. Anida en huecos de árboles y cactus. Pone de 3 a 6 huevos color crema o amarillo naranja. Se alimenta básicamente de artrópodos (Arizmendi y Espinosa, 1996).

Distribución: En México en ambas vertientes, el Eje Neovolcánico y la Península de Yucatán. Se reproduce del suroeste de Estados Unidos hasta Costa Rica. Se capturaron 5 hembras con parche de incubación.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una especie residente que realiza amplios movimientos locales. Se le ha registrado en los mezquitales, los bosques de cactáceas, las selvas bajas caducifolias y en las partes altas en el mexical (Arizmendi y Valiente-Banuet , 2006).



Thryomanes bewickii

Bewick's Wren

Saltapared bewick

Orden Passeriformes

Familia Troglodytidae

Se capturaron un total de 14 individuos.

N=14	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	13.2	55	11.3
D.S.	2.4	2.2	1.2

Es un pequeño troglodita, con corona negra con una línea superciliar blanca muy contrastante. Garganta y vientre blanco opaco. Dorso y cola pardo-grisáceo. Cola y alas barradas en café. Los sexos son similares, la coloración puede variar dependiendo la distribución del mismo.

Habita en matorrales en zonas áridas y semi-áridas, áreas abiertas y en plantaciones. Se alimenta principalmente de artrópodos. Hace sus nidos en cavidades en árboles o casas. Pone de 5 a 8 huevos blancos con manchas café rojizo.

Distribución: Residente entre el nivel del mar y los 3000 m en Baja California excepto el distrito del Cabo. En tierras inferiores (arriba de los 1000 m) del Norte de Sonora al norte de Oaxaca y en Tamaulipas. En Estados Unidos al oeste y en el centro.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una especie residente abundante en los mezquitales, bosques de cactáceas, selva baja caducifolia y en las partes altas del mexical. Consume artrópodos que toma de los árboles o cactus (Arizmendi y Espinosa, 1996; Arizmendi y Valiente-Banuet , 2006).



Orden Passeriformes
Familia Mimidae

Se capturaron un total de 30 individuos.

N=26	TALLA	CUERDA	PESO(gr.)
Media	24.5	99.4	49.2
D.S.	4.8	4.4	9.6

Cabeza y espalda grises. Alas gris oscuro con dos barras blancas muy conspicuas sobre todo en el vuelo. Ojos amarillos brillantes, garganta, pecho y abdomen grises. Cola larga y negra con las plumas externas blancas. Pico es corto y negro. Los sexos son similares aunque en las hembras el blanco del ala es menos extendido y son un poco más pequeñas que los machos.

Hábitat: en matorrales áridos o semi-áridos. Se alimenta de frutas e artrópodos (Arizmendi y Espinosa, 1996), cuando está en el suelo mueve las alas abriéndolas y cerrándolas continuamente, quizá para anunciar su presencia, es excelente cantor e imita un sinfín de cantos y sonidos de otras

aves. Percha en la parte superior de los arbustos. El nido es una copa en donde ponen de 3 a 5 huevos azules con marcas cafés.

Distribución: Residente en Baja California y en todo el país al norte del istmo de Tehuantepec. Se reproduce en el centro de Estados Unidos y en invierno en todo el sur de Estados Unidos.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una especie muy abundante, residente y registrada en todos los tipos de vegetación incluidos los poblados y campos de cultivo (Arizmendi y Valiente-Banuet, 2006).



Phainopepla nitens

Macho

Hembra

Phainopepla

Capulinerero Negro

Orden Passeriformes

Familia Ptiligonatidae

Se capturaron un total de 51 individuos, 19 hembras y 32 machos

N=19 ♀	TALLA	CUERDA	PESO(gr)	N=32 ♂	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	18.5	90	28	Media	19.6	92	30
D.S.	1.6	1.6	4.2	D.S.	1.8	4.9	5.6

Es un ave delgada, los machos son completamente negros y los ojos rojos, en el vuelo se observan dos bandas blancas en las alas. La hembra es gris. Ambos tienen una cresta eréctil muy conspicua.

Habita en zonas áridas a semi-áridas, en matorrales desérticos y vegetación riparia. Se alimenta de frutos e insecto (Arizmendi y Espinosa, 1996). El nido tiene forma de copa y pone entre dos y cuatro huevos blancos con moteado café.

Distribución: Se reproduce en Baja California, en la vertiente del Pacífico de Sonora y en el interior desde el noroeste de Sonora y Nuevo León hasta Oaxaca. También se reproduce en el sur de los Estados Unidos.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una especie residente muy abundante en los mezquitales, bosques de cactáceas, selva baja caducifolia y en tierras altas en el mexical (Arizmendi y Valiente-Banuet , 2006).



Aimophila mystacalis

Bridled Sparrow

Zacatonero Embridado

Orden Passeriformes

Familia Emberizidae

Se capturaron un total de 13 individuos.

N=13	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	15.6	60.1	20
D.S.	1.1	2.6	1.6

Cara y garganta negras que contrastan con una mancha loreal y un bigote blanco, retos de la cabeza gris, rayada con negro. Pecho gris pasando a blanco y en el vientre con tonos canela en los flancos. Dorso café rayado de negro con la rabadilla canela. Cola y alas negras con terminaciones en las plumas cafés y dos barras en las alas blancas.

Habita en matorrales áridos semiabiertos y pastizales aledaños. Es común observarlos en pares o en pequeños grupos cerca del suelo. Se alimenta de granos que toma del suelo (Arizmendi y Espinosa, 1996).

Distribución: Especie endémica residente entre los 800 y los 1800 en el interior desde el sur de Puebla hasta Oaxaca.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una especie residente en la reserva que realiza movimientos locales. Se le ha registrado en los mezquitalles, los bosques de cactáceas, selva baja caducifolia y los izotales (Arizmendi y Valiente-Banuet , 2006).



Macho

Passerina versicolor
 Varied Bunting
 Colorín Morado
 Orden Passeriformes
 Familia Cardinalidae

Se capturaron un total de 22 individuos, 12 hembras y 10 machos

N=12 ♀	TALLA	CUERDA	PESO(gr)	N=10 ♂	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
media	11.5	53	20	media	12.2	54	20.6
D.S.	0.6	3.1	1.3	D.S.	1.2	2.7	0.9

El macho tiene la parte frontal de la corona, auriculares y rabadilla azules púrpura oscuro; la parte posterior de la corona y nuca son rojos brillantes; la región dorsal y ventral de color púrpura oscuro; la garganta y el pecho rojizos: el área que bordea el pico es negra. En invierno son más grisáceos opacos. La hembra es café-olivo por el dorso; las alas y cola son más oscuras; la región ventral es pálida; la garganta y el abdomen son ligeramente blanquecinos.

Habita en matorral xerófilo, bosques de encino y zonas secas en general. Se alimenta principalmente de granos. Es común observarlo en el suelo y entre los arbustos. Su nido tiene forma de copa y pone de 3 a 4 huevos azulados. Generalmente solitario. (Arizmendi y Espinosa, 1996).

En México es una especie residente que se distribuye de los 1650 metros de altitud desde el sur de Baja California hacia el sur de Oaxaca, Veracruz y montañas del Pacífico en Chiapas. En los Estados Unidos en el sur de Texas y Arizona.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una especie residente migratoria que ha sido registrada en los mezquitales (Arizmendi y Valiente-Banuet , 2006).



Hembra



Macho

Carpodacus mexicanus

House Finch

Pinzón Mexicano

Orden Passeriformes

Familia Fringilidae

Se capturaron un total de 43 individuos, 10 hembras y 33 machos

N=10	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	14.4	62	20.2
D.S.	0.3	5.1	1.5

N=33	TALLA	CUERDA	PESO(gr)
Media	14.9	63	20.7
D.S.	1.5	5.3	1.5

Presentan dimorfismo sexual. El macho tiene la corona, auriculares, garganta, pecho y rabadilla rojo brillante, púrpura o rosados; la nuca y el dorso son grisáceos y barrados verticalmente de café; abdomen, lados y flancos blancos con barrado vertical café. La hembra tiene en dorso café-grisáceo y la parte ventral blanquecina con barrado vertical oscuro.

Habita en bosques abiertos, matorrales, campos de cultivo y áreas verdes urbanas y suburbanas. Generalmente se encuentra en el suelo, perchando en árboles y arbustos. Se alimenta de granos (Arizmendi y Espinosa, 1996).

Su nido tiene forma de copa y lo construye entre las ramas y los árboles o en hoquedades de los mismos. Pone de 4 a 5 huevos verde-azulados con manchas negras.

Distribución: En México es residente hasta los 3000 metros de altitud en Baja California, oeste y centro de los estados del norte y hacia el sur por la vertiente del Pacífico hacia Nayarit y hasta el centro de Oaxaca. Es residente en todos los Estados Unidos y el sur de Canadá.

En la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una especie residente muy abundante que ha sido registrada en todos los tipos de vegetación natural, en los campos de cultivo y en los poblados del área (Arizmendi y Valiente-Banuet, 2006).