



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

Depredación de semillas de *Astronium
graveolens* por el loro corona lila (*Amazona
finschi*) en un bosque tropical seco

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

EMMA INÉS VILLASEÑOR SÁNCHEZ

DIRECTOR DE TESIS: Dra. Katherine Renton

MÉXICO, D.F.

MARZO 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

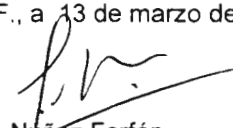
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 19 de enero de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **VILLASEÑOR SANCHEZ EMMA INES** con número de cuenta **99610287** con la tesis titulada **“Depredación de semillas de *Astronium graveolens* por el loro corona lila (*Amazona finschi*) en un bosque tropical seco.”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. KATHERINE RENTON:**

Presidente: DRA. BERTHA PATRICIA ESCALANTE PLIEGO
Vocal: DRA. ELLEN ANDRESEN
Secretario: DRA. KATHERINE RENTON
Suplente: DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD
Suplente: DRA. BLANCA ESTELA HERNANDEZ BAÑOS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de marzo de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado de Ciencias Biológicas

A CONACYT beca 215890

A la Estación Biológica Chamela – Cuixmala

y la Fundación Ecológica Cuixmala por el apoyo logístico

A los miembros del comité tutorial:
Dra. Katherine Renton
Dra. Ellen Andresen
Dr. Rodolfo Dirzo
Por su asesoría durante todo el proceso

GRACIAS

A la mamá, el papá, Roberto y Andy, que siempre han creído en lo que hago. A la Chacs, que siempre está bien cerquita, con mucha risa y buen humor ante lo que venga

A Kathy, por su asesoría, interés y apoyo. A Ellen y Rodolfo, por aportar tanto a esta tesis y hacer del proceso algo muy interesante y disfrutable.

A toda la gente de Chamela, que hizo de mi estancia, una estancia muy rica y feliz

A Fab, Christian y Tato, por la ayuda prestada en campo, con tan buen humor y ánimo de aportar mucho al trabajo.

A Irais, Felipe y Victor, por la ayuda en interminables noches de contar frutos y por compartir una estancia llena de sobremesas, chachalacas improntadas y camionetas atascadas

A Fab, por compartir la alegría de estar en campo, con los bichos. Por el apoyo en incontables noches de crisis vocacionales y desvaríos académicos. Por los colores y los vuelos que se quedan

A la Wilis, por toda la risa compartida que tan bien hace al corazón

A Susy, Elia, Lalo y cía, Rafa y Gus, por la buena sorpresa y la fe que siempre me han tenido

A Paco, por mirar muy adentro para luego contar. Por la alegría totoresca de estas afortunadas coincidencias. Porque eres

CONTENIDO DE LA TESIS

INTRODUCCIÓN GENERAL

OBJETIVOS GENERALES Y PARTICULARES

SITIO DE ESTUDIO

ESPECIE DE ESTUDIO

CAPÍTULO 1. Disponibilidad de recursos y forrajeo del loro corona lila

CAPÍTULO 2. Depredación de semillas de *Astronium graveolens* por insectos y vertebrados pre- y post-dispersión

CAPÍTULO 3. Las semillas de *Astronium graveolens* como recurso clave en la dieta de las crías del loro corona lila

CONCLUSIONES GENERALES

LITERATURA CITADA

Palabras clave: *Amazona finschi*, *Astronium graveolens*, depredación de semillas, predispersión, postdispersión, recurso clave, Bosque Tropical Caducifolio, Bosque Tropical Subcaducifolio

RESUMEN

En estudios realizados en bosques tropicales húmedos, en los que se compara la depredación predisposición relativa entre vertebrados e invertebrados, el porcentaje de semillas atacadas por insectos es mayor a la de ingeridas por vertebrados, mientras que los vertebrados son más importantes durante la postdispersión. Hasta ahora se han realizado pocos estudios sobre depredación predisposición en bosque tropical seco y debido a las características climáticas y fenológicas que presenta este ecosistema la dinámica de depredación podría ser distinto a lo observado en el bosque tropical húmedo. La marcada estacionalidad de precipitación se refleja en los patrones de abundancia de artrópodos, siendo en la época de sequía, cuando ocurre la menor abundancia del año y además, provoca fluctuaciones en la abundancia de frutos y semillas que a su vez pueden influir en el forrajeo de los animales (Renton 2001).

En este estudio se evaluó la importancia relativa en la depredación de semillas de *Astronium graveolens* por insectos y vertebrados, en particular por el loro corona lila; los factores que influyen en la intensidad de su depredación y por último, la importancia de este recurso en la dieta de las crías.

Evaluamos la depredación predisposición colocando trampas de semillas debajo de la copa de 19 árboles y observamos el forrajeo por vertebrados. Además, tomamos muestras de buche de las crías de los loros para determinar la importancia de estas semillas en su dieta. Evaluamos la depredación postdispersión, mediante un experimento de exclusión. Antes de la dispersión, los loros depredaron 40% de las semillas, mientras la depredación por insectos fue de solo 1.4%. Durante su fructificación, los árboles recibieron 4.7 visitas de loros por hora y cada loro ingirió 10.7 semillas por minuto. Además, estas semillas estuvieron presentes en 100% de las muestras de buche y conformaron 67% de la biomasa total de su dieta. Durante 45 días

después de la dispersión, los resultados muestran una actividad removedora importante tanto por vertebrados (51%) como por insectos (36%).

Los resultados de este trabajo demuestran que en el caso de *Astronium graveolens*, el loro corona lila es el principal depredador de semillas predispersión y que la intensidad de depredación de este loro está relacionado con la concentración de recursos en el espacio, como predice la teoría del forrajeo óptimo. En términos de la interacción planta animal, la alta intensidad de depredación de semillas por el loro corona lila podría afectar la dinámica poblacional de *Astronium graveolens*.

ABSTRACT

Insects are generally the predominant pre-dispersal seed predators, while vertebrates such as rodents are the main seed predators post-dispersal. However, psittacines represent a large biomass of canopy granivores in tropical forests, and may be important pre-dispersal seed predators. Many tree species of tropical dry forest fruit during the dry season when arthropod populations are low, and may present different seed predation patterns to that of tropical moist forests. We evaluated the relative importance of insects and vertebrates in pre- and post-dispersal seed predation of *Astronium graveolens* in tropical dry forest. Lilac-crowned Parrots (*Amazona finschi*) were the main seed predators, responsible for 40% pre-dispersal seed predation, while insect predation was only 1.4%. The intensity of pre-dispersal seed predation by parrots was significantly related to the fruit neighborhood of the focal tree, being greater where the resource of fruiting trees was clumped in distribution, but was not related to fruit abundance in the tree. This suggests that the aggregation of fruiting trees may present optimal foraging benefits of greater energy efficiency for foraging parrots than the total fruit production by any individual tree. At the post-dispersal stage, vertebrates such as rodents removed 51% of fruits, significantly more than insects with 36% removal, though the role of insects was greater at the post-dispersal than pre-dispersal stage. Our results suggest that canopy vertebrates such as parrots play an important functional role as seed predators in tropical dry forests. The dramatic reduction or loss of parrot populations in tropical forests may have consequences for the associated loss of their functional role in regulating the diversity of canopy trees.

Depredación de semillas de *Astronium graveolens* por el loro corona lila (*Amazona finschi*) en un bosque tropical seco

INTRODUCCIÓN GENERAL

Una porción substancial de la producción de semillas de una planta se pierde antes o después de la dispersión, a causa de la depredación por animales (Janzen 1971, Schupp 1988). En la depredación predisposición, que ocurre cuando la semilla es atacada antes de que cualquier agente dispersor la manipule (Janzen 1971), los insectos han sido considerados los principales depredadores (Janzen 1980, Zimmerman 1980, DeSteven 1981, Auld 1986, Traveset 1991, Crawley 1992, Greig 1993, Cunningham 1997, Fenner et al. 2002), ocasionando entre el 3 y el 99% (promedio estimado: 43%) de la mortalidad (Hulme 2002). El papel de los vertebrados como depredadores de semillas ha sido considerado más importante en la etapa de la postdispersión, debido principalmente a la alta remoción de semillas en el suelo por parte de pequeños mamíferos, principalmente roedores (Schupp 1988; Crawley 1992; Hulme 1997; 1998; Alcántara et al. 2000; Briones-Salas et al. 2006; Sánchez-Rojas et al. 2007).

En estudios realizados en bosques tropicales húmedos, en los que se compara la proporción de depredación predisposición por vertebrados vs. invertebrados, se observa que el porcentaje de semillas atacadas por insectos es mayor al de semillas ingeridas por vertebrados (Curran 1994, Nakagawa 2005). No obstante, algunos grupos de vertebrados, como ciertas especies de primates y los psitácidos, consumen intensamente semillas de la copa de los árboles y por tanto juegan un papel importante como depredadores predisposición de semillas. La mayoría de las especies de psitácidos se alimenta principalmente de semillas de plantas del dosel (Galetti 1993, 1997; Renton

2001) y se ha encontrado que grupos de varios individuos de loros pueden consumir toda la producción de semillas de un árbol en una temporada, en períodos cortos de tiempo (Janzen 1981; Galetti y Rodríguez 1992).

En el bosque tropical seco, los patrones de depredación de semillas podrían ser distintos a los del bosque húmedo. Este ecosistema se caracteriza por una marcada estacionalidad en la precipitación la cual se refleja en los patrones de abundancia de artrópodos, con una disminución en su abundancia durante la época seca (Tanaka y Tanaka 1982, Levings y Windsor 1982, Lister y García 1992). Por ejemplo, en el bosque tropical seco de la costa oeste de México, se ha registrado un decremento de hasta 50 veces en la biomasa de artrópodos de la copa de los árboles durante la temporada de sequía comparada con la de lluvias (Líster y García 1992). Además, la estacionalidad provoca fluctuaciones en la abundancia de frutos y semillas, lo cual a su vez puede influir en el forrajeo de los animales (Renton 2001). En el bosque de Chamela – Cuixmala mencionado antes, existen dos picos de fructificación, uno hacia el final de la época seca, en febrero - marzo y el otro al inicio de las lluvias, en julio – agosto (Bullock y Solis–Magallanes 1990). Algunos estudios han demostrado que las aves frugívoras y granívoras tienen la capacidad de rastrear en el tiempo y el espacio los parches de alta densidad de frutos (Renton, 2001, Wirminghaus et al. 2001, 2002). La abundancia de recursos en ciertos parches (“frutos del vecindario”, Herrera 1986, Saracco et al. 2005), puede indicar la cantidad de frutos disponibles para los consumidores dentro de un área. Sin embargo, esto ha sido poco evaluado en el contexto de la depredación de semillas por vertebrados (Berg et al. 2007).

En términos de la interacción planta animal, la depredación de semillas representa un efecto negativo en la reproducción de las plantas pero puede representar un efecto positivo en la adecuación de los animales granívoros, en especial cuando son

recursos que están presentes en períodos de escasez general de recursos alimenticios y que coinciden con su época reproductiva. El loro corona lila (*Amazona finschi*) es un ave principalmente granívora, cuya dieta está compuesta en un 82% de semillas y 9% de frutos (Renton 2001). Su época reproductiva coincide con la época seca que es un período de escasez general de alimento, por lo que las semillas de *A. graveolens* producidas en gran abundancia en esta misma temporada, pueden ser un recurso muy importante. De esta manera, resulta interesante analizar la intensidad de depredación de semillas *Astronium graveolens* por el loro corona lila cuando la abundancia de insectos disminuye y el loro cuenta con pocos recursos disponibles para alimentar a sus crías.

En las siguientes secciones de esta tesis se presentan los objetivos del trabajo, una descripción del sitio y una descripción de las especies focales. Posteriormente, en el capítulo I, se presentan los resultados obtenidos a partir de las observaciones de forrajeo realizadas para analizar la relación entre disponibilidad de frutos de *Astronium graveolens* y la intensidad de forrajeo de los loros. A continuación, en el capítulo II se explora la importancia relativa de insectos y vertebrados en la depredación de semillas de *Astronium graveolens* y finalmente en el capítulo III se habla la importancia de las semillas de esta especie en la reproducción de los loros. Se concluye la tesis con una sección de conclusiones generales.

OBJETIVO GENERAL

En este estudio evaluaré la importancia relativa en la depredación de semillas de *Astronium graveolens* por insectos y vertebrados, así como los factores que influyen en la intensidad de la depredación. Asimismo, se evaluará la importancia de este recurso alimenticio para el éxito reproductivo de una especie de psitácido.

OBJETIVOS PARTICULARES

Por un lado, evaluar la intensidad de depredación pre- y post-dispersión por los vertebrados (loros) y los invertebrados sobre las semillas de *A. graveolens* y determinar si la abundancia y la distribución espacial de estas semillas influyen en la intensidad en la depredación por los loros. Así mismo, determinar si existe variación interanual en la composición de la dieta de las crías del loro corona lila y evaluar el papel de las semillas de esta especie como recurso clave durante la anidación de los loros.

SITIO DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo durante abril a julio de 2007 y 2008 en el bosque tropical seco de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (19°22'N, 104°56'O a 19°35'N, 105°03'O), Jalisco, México. La reserva tiene un área total de 13, 142 ha y una topografía variada con elevaciones que van desde los 20 hasta los 520 msnm. El clima es tropical con una marcada estacionalidad de precipitación, con una larga sequía de noviembre a junio, y una época de lluvias de julio a octubre en la que ocurre el 85% de los 731 mm promedio de precipitación anual (Bullock 1985). La temperatura promedio anual es de 22.1°C y la máxima promedio es de 30.3°C (Bullock 1985). El tipo de vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio con remanentes de bosque tropical subcaducifolio en los valles más húmedos (Lott et al. 1987, Lott 1993). El bosque tropical caducifolio se caracteriza porque la mayoría de sus árboles pierden las hojas durante un período de 5 a 8 meses y su altura oscila entre los 8 y 12 m (Rzedowski 1978). Las especies arbóreas características de esta comunidad son *Amphiterygium adstringens*, *Bursera instabilis*, *Ceiba aesculifolia*, *Guapira macrocarpa*, *Lonchocarpus* spp, *Lysiloma* spp., y *Ficus cotinifolia* (Rzedowski 1978,

Lott 1993). En el bosque tropical subcaducifolio la mayoría de los árboles mantienen su follaje, o sólo pierden sus hojas por un período corto de 2 a 3 meses, y la altura de los árboles oscila entre 15 y 40 m (Rzedowski 1978). Las especies características de este tipo de vegetación son *Astronium graveolens*, *Guarea glabra*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera arborea*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Ficus insipida*, *Tabebuia donnell-smithii* y *Thouinidium decandrum* (Rzedowski 1978, Lott et al. 1987).

ESPECIES DE ESTUDIO

Astronium graveolens es un árbol deciduo de la familia Anacardiaceae, común en el bosque subcaducifolio de Chamela (Lott et al. 1987, Lott 1993). Su distribución abarca desde México hasta Brasil, Paraguay y Bolivia (Jiménez 1994, Salazar 1998). Los árboles adultos miden de 20 a 30 m de alto y presentan diámetros a la altura del pecho de alrededor de 1 m (Pennington y Sarukhan 1995). La producción de frutos, dispuestos en racimos, ocurre de marzo a junio, al final de la época seca (Renton 2001, 2002; Gutiérrez Pérez 2005). Su fruto, de color amarillo cuando madura, es seco y mide de 1 a 1.5 cm de largo. Cada fruto contiene una única semilla de 9 a 10 mm de largo. La semilla carece de endospermo y tiene un alto contenido de grasas (Jiménez 1994). La dispersión de sus semillas es llevada a cabo principalmente por el viento (Bullock 1994).

El loro corona lila (*Amazona finschi*) es un psitácido endémico de la costa del Pacífico mexicano que se distribuye desde el sur de Sonora hasta Oaxaca, (Forshaw 1989, Howell y Webb 1995) siendo más abundante en los estados de Jalisco, Michoacán y Sinaloa (UICN 2007). Además de esta especie, existen otras tres de psitácidos en la

zona: *Aratinga canicularis*, *Aratinga holochlora*, *Forpus cyanopygius*, y *Amazona oratrix*, aunque esta última ha desaparecido casi completamente de la zona. Es una especie amenazada a nivel nacional e internacional, y una especie prioritaria para la conservación de psitácidos en México (NOM-059-Amenazada, CITES Apéndice II, UICN libro rojo 1996, Casi Amenazada, INE 2000). La dieta de esta ave está constituida en 82% por semillas y 8 % por frutos de 36 especies de plantas que varían a lo largo del año (Renton 2001). La anidación es altamente sincrónica entre parejas y ocurre durante la época seca, de febrero a mayo (Renton y Salinas-Melgoza 1999).

CAPÍTULO 1. Disponibilidad de recursos y forrajeo del loro corona

lila

INTRODUCCION

Explicar cómo los frugívoros escogen sus recursos alimenticios es una pregunta central en los estudios de interacción planta-animal, ya que puede ayudar a entender, por un lado, la variación inter- e intra-individual en los patrones de fructificación de las plantas, y por otro, cómo los animales frugívoros enfrentan la variación ambiental de recursos a través de su conducta de forrajeo (Sallabanks 1993). Con respecto al segundo punto, Sallabanks (1993) propone que los animales frugívoros seleccionan sus recursos mediante un proceso jerárquico. Primero seleccionan la planta en la que van a forrajear y luego seleccionan el fruto que van a ingerir. En la primera selección por tanto, características como los colores conspicuos de los frutos (Willson y Whelan 1990), la cantidad de frutos de un árbol, y la distancia entre árboles coespecíficos en fructificación pueden ser las pistas importantes para el animal (Greig 1993, Saracco et al. 2005, Francisco et al. 2008). Una vez seleccionada la planta, los animales eligen el fruto que van a ingerir mediante características que estén relacionadas con la calidad del fruto en términos del contenido químico o de nutrientes en las semillas (Saracco et al. 2005, Berg et al. 2007). Esta segunda selección resulta difícil de medir en el campo porque presenta poca variación entre árboles (Saracco et al. 2005). Sin embargo, generalmente hay suficiente variación inter-individual en los factores que influyen la conducta de forrajeo de los frugívoros durante la selección de los parches de recursos (Saracco et al. 2005).

En los bosques tropicales donde los recursos alimenticios presentan una distribución agregada tanto temporal como espacialmente (Levey 1988; van Schaik et al. 1993), los animales tienen que buscar activamente los parches de recursos. Algunos

estudios han demostrado que los psitácidos tienen la capacidad de rastrear en el tiempo y el espacio las fluctuaciones en disponibilidad de recursos (Renton 2001, Wirminghaus et al. 2001, 2002). Los patrones de forrajeo de aves frugívoras y granívoras están influidos, entre otros, por factores temporales como la sincronía de fructificación entre individuos, y factores espaciales como la abundancia de recursos (tamaño de producción de los individuos) y la distancia entre parches de recursos y (Janzen 1971, Levey 1988, Coates-Estrada et al 1993, Curran 2000).

Diversos estudios han encontrado que la conducta de forrajeo medida con base en el número de visitas (Jordano y Schupp 2000, Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2000, Saracco et al. 2005) y número de frutos consumidos (Sallabanks 1993, Wilson y Whelan 1993, Alcántara et al. 1997, Jordano y Schupp 2000, Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2000) se relaciona positivamente con la abundancia de frutos en los árboles. Sin embargo, estas relaciones presentan variaciones importantes tanto espacial como temporalmente (Jordano 1987, Sallabanks y Courtney 1993, Alcántara et al 1997, Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2000). En otros trabajos se ha sugerido que la distribución espacial de individuos que están fructificando al mismo tiempo –si las plantas están aisladas o agregadas- puede ser determinante en la tasa de visita y de remoción de frutos por parte de los frugívoros (Herrera 1986). No obstante, la dirección de esta relación no es clara. Coates-Estrada (1993) encontró que los árboles con distancias más cortas a otros árboles fructificando, sufrieron mayor depredación de semillas por el loro de cabeza roja (*Amazona autumnalis*). Por el contrario, Herrera (1986) encontró que los árboles de *Crataegus* aislados de otra especie con la cual comparte dispersor, tuvieron una tasa de remoción más alta que los individuos agregados. La abundancia de recursos y los “frutos del vecindario” (Herrera 1986, Saracco et al. 2005), pueden indicar la cantidad de frutos disponibles para los consumidores dentro de un área, sin embargo han sido

poco evaluados en el contexto de la depredación de semillas (Berg et al. 2007). Por esto último resulta de gran importancia llevar a cabo estudios que evalúen de manera conjunta estos dos factores y que analicen si la intensidad de depredación de semillas guarda alguna relación con ellos. Además, la respuesta de los animales a estos dos factores puede estar fuertemente influenciada por la producción poblacional de frutos en el tiempo (Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2000).

Los psitácidos han sido identificados como importantes depredadores de semillas del dosel (Galetti 1993, 1997; Renton 2001). Algunos registros encontrados en la literatura nos dan una idea de la intensidad de la depredación de semillas por estas aves. Por ejemplo, cinco individuos de *Amazona farinosa* pueden acabar con la cosecha de frutos de *Brosimum utile* en un periodo de 36 a 52 días (Higgins 1979), y un grupo de 2 a 8 individuos de *Pionus menstruus* con la de *Albizia* sp., en 25 días (Galetti y Rodríguez 1992). Asimismo, una bandada de *Brotogeris jugularis* puede depredar el 15% de la cosecha de frutos de higo (Janzen 1981), y el loro choclero (*Pionus maximiliani*) puede consumir cerca del 20% de la cosecha de frutos de *Inga* spp. (Galetti y Rodríguez 1992). Finalmente, Coates Estrada et al. (1993) observaron que el loro de cachete amarillo (*Amazona autumnalis*) dañó el 31% de la cosecha de frutos de *Stemmadenia donnell-smithii*, con una pérdida total de 51% de cosecha, al considerar también el desperdicio de frutos tirados por los loros debajo del árbol. Sin embargo, aún hacen falta estudios que evalúen qué factores espaciales y temporales influyen en el forrajeo de estas aves (Renton 2001, Francisco et al. 2008). Debido a esto en el presente estudio se evalúan la influencia de factores temporales (fenología de fructificación) y espaciales (cosecha de frutos y vecindario) de los individuos de *A. graveolens*, en la intensidad de forrajeo del loro corona lila.

HIPÓTESIS

Con base a la teoría del forrajeo óptimo de la concentración de recursos (Krebs 1978), se espera que el forrajeo del loro corona lila sea más intenso en los árboles de *A. graveolens* que tengan más frutos disponibles en tiempo y espacio. Asimismo, se espera que el forrajeo sea más intenso en árboles que se encuentran en vecindarios con mayor producción de frutos.

OBJETIVOS

Evaluar los patrones temporales y espaciales de depredación de semillas por el loro corona lila en los árboles de *Astronium graveolens* y determinar si el forrajeo de los loros en los árboles de *Astronium graveolens* es influenciado por la cantidad de frutos producidos por los árboles, la concentración de recursos en el vecindario, o ambos.

MÉTODOS

Observaciones de forrajeo

Realizamos observaciones de forrajeo de los loros en 11 árboles de *A. graveolens* de finales de abril a julio de 2007, y 18 árboles durante el mes de junio en 2008. Con el fin de obtener el mayor tamaño de muestra posible, los árboles focales estuvieron localizados en dos sitios de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, separados entre sí por una distancia de 14 Km y con características de vegetación similar: la Fundación Ecológica Cuixmala y la Estación Biológica de Chamela. Los árboles eran seleccionados si estaban iniciando su fructificación al inicio de las observaciones. Por las diferencias en fenología, de los árboles observados en 2008, sólo cinco habían sido observados también en 2007.

De cada árbol, se registró la conducta de forrajeo de los loros que lo visitaban, durante las primeras 3 horas después del amanecer, que es el período de máxima actividad de los loros (Salinas-Melgoza y Renton 2005). Estas observaciones continuaban por varios días en el mismo árbol hasta que los loros lo dejaban de visitar. Durante las observaciones, el observador permanecía en un punto en la vegetación relativamente oculto a una distancia de 5 a 7 metros del árbol y observaba la conducta con ayuda de binoculares. Se registraba la hora de llegada y salida de los loros al árbol, así como el número de individuos. En 2007 se registró además el número de frutos ingeridos por minuto por loro. Para esto, se escogía un individuo focal una vez que los loros empezaban a forrajear y se contaba el número de frutos que este individuo ingería por minuto hasta que cambiaba de rama o salía del árbol.

Estimación de disponibilidad de recursos en el tiempo

Para evaluar la disponibilidad de recursos en el tiempo, del total de árboles focales, se estimó el número de árboles de *A. graveolens* fructificando por semana durante la temporada de fructificación. Además, cada semana se colectaron los frutos caídos en las 4 trampas de nylon colocadas debajo de cada árbol focal y a partir de esto, se determinó la proporción de frutos depredados por loros por semana. Las trampas se colocaron al inicio de la fructificación de cada árbol, tenían una superficie de 0.5 m^2 , y fueron fabricadas de con una malla nylon con apertura de malla de 1 mm y sostenidas con postes de aluminio a 1 m del suelo (Nakagawa et al. 2005).

Estimación de disponibilidad de recursos en el espacio

Para evaluar la disponibilidad de recursos en el espacio, se estimó la abundancia de frutos mediante el conteo directo de frutos en las copas y un índice de vecindario. El

conteo directo se realizó siguiendo el método descrito por Chapman et al. (1992) al inicio de la fructificación de cada árbol. Para esto se escogieron 5 racimos en distintas áreas del árbol y se contó con el telescopio de 60x de magnificación, el número de frutos en cada uno de estos racimos. Los conteos en el árbol fueron corroborados por medio del conteo del número de frutos en racimos caídos abajo del árbol. Finalmente se calculó el promedio de frutos por racimo, y se estimó el número de racimos por rama además del número de ramas, realizando el siguiente cálculo:

$$\text{No. total de frutos en un árbol} = \text{promedio de frutos en 5 racimos} \times \text{no. de racimos por rama} \times \text{no. de ramas por árbol}$$

El índice de vecindario se estimó en un radio de 50 m alrededor de cada árbol focal. Este radio se estableció considerando que las aves frugívoras perciben los recursos en celdas de 15 x 15 m (Saracco et al. 2004), además de la factibilidad logística, ya que el bosque subcaducifolio ocurre en franjas angostas a lo largo de los arroyos (Lott 1993). Dentro del radio de 50 m, se midió la distancia desde el árbol focal a cada árbol de *A. graveolens* que estuviera fructificando, así como el diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada árbol en fructificación. El índice de vecindario (IV), diseñado por R. Dirzo (com. pers.) se calculó de la siguiente manera:

$$\text{IV} = (1/D \bar{x}) \times V \times \text{DAP} \bar{x}$$

donde: D es la distancia promedio de los vecinos dentro del radio definido; V es el número de vecinos dentro del radio; DAP es el diámetro promedio de los vecinos

De esta forma, un árbol con ningún vecino o con pocos vecinos lejanos tendría un índice de vecindario menor que un árbol con varios vecinos cercanos. Se obtiene así una medida de la distribución espacial del recurso, ya que relaciona la distancia entre

árboles fructificando al mismo tiempo con el tamaño de los árboles vecinos, a través del diámetro a la altura del pecho.

Relación del forrajeo con la disponibilidad del recurso en el tiempo

En 2007, para conocer el efecto de la disponibilidad de frutos de *A. graveolens* sobre la intensidad de forrajeo de los loros, realicé análisis de regresión para cada uno de los sitios (Chamela y Cuixmala). La variable dependiente en ambos análisis fue número de frutos depredados por semana, calculada a partir de los frutos caídos en las trampas, y la variable independiente fue el número de árboles fructificando cada semana.

Relación del forrajeo con la disponibilidad del recurso en el espacio

En 2007, para relacionar la disponibilidad del recurso en el espacio con la intensidad de forrajeo, realicé análisis de regresión múltiple con minutos loro promedio por hora de cada árbol, como variable independiente y abundancia inicial e índice de vecindario como variables independientes. En 2008, debido a que no se obtuvo la abundancia inicial, realicé análisis de regresión simple con minutos loro promedio por hora de cada árbol, como variable dependiente y vecindario como variable independiente.

Análisis estadísticos

Para cada observación de forrajeo por los loros calculé la duración del evento de forrajeo que inicia cuando llega el primer loro al árbol y termina cuando se va el último. Además, calculé el número total de llegadas de loros al árbol, y el número máximo de loros forrajeando en el árbol al mismo tiempo. Para cuantificar la intensidad de forrajeo

por los loros calculé la variable ‘minutos-loro’ de forrajeo. En 2007, esta variable se calculó de la siguiente manera: número de visitas por loros en un árbol multiplicado por el tiempo de duración del evento de forrajeo. En 2008, calculé la intensidad de forrajeo minutos-loro para cada llegada y salida de loros, registrando el número de individuos multiplicado por su tiempo de permanencia en el árbol, y sumando el total de minutos-loro al final del periodo de observación.

RESULTADOS

Observaciones de forrajeo por los loros

Cada evento de forrajeo por los loros en los árboles de *A. graveolens* observados en 2007, tuvo un duración promedio de 24.4 ± 22.4 min (rango 1 – 90 min, mediana = 19 min, intercuartil 5 – 37.5 min, $n = 54$), con un número promedio de 6.7 ± 4.8 loros (rango: 2 a 19 loros, mediana = 6, intercuartil 3 – 9.8 loros, $n = 56$ eventos de forrajeo) alimentándose juntos en el árbol. Así estimé un tiempo de forrajeo promedio de 225.8 ± 352.2 minutos loro (mediana = 98 minutos loro, intercuartil 18.7 – 244.5 minutos loro, $n = 54$) para cada evento de forrajeo, durante el cual cada loro ingirió en promedio 11 ± 6.6 frutos por minuto (rango 0 - 29 frutos por minuto, $n = 505$ observaciones).

En 2008, los eventos de forrajeo por los loros tuvieron una duración promedio de 40.4 ± 40.4 min (rango 1 – 179 min, mediana = 29 min, intercuartil 10 – 60.8 min, $n = 42$), durante el cual hubo 9.6 ± 10.2 llegadas de loros al árbol (rango 1 – 60 llegadas, mediana = 7, intercuartil 3.8 – 14.3 loros, $n = 42$), con un número máximo promedio de 7 ± 5.2 loros (rango 1 – 25 loros, mediana = 6, intercuartil 3 – 9 loros, $n = 42$) alimentándose juntos en el árbol. Asimismo, calculé un tiempo promedio de $145 \pm$

151.8 minutos loro de forrajeo (rango 4 – 569 minutos loro, mediana = 108, intercuartil 28.8 – 186.5 minutos loro, $n = 42$) en los árboles.

Al combinar los datos de eventos de forrajeo en ambos años, se obtuvo una duración promedio de los eventos de forrajeo de 31.4 ± 32.4 min ($n = 96$), con un número máximo promedio de 6.8 ± 4.95 loros ($n = 98$) alimentándose en el árbol, durante el cual podrían consumir las semillas de 2,349 frutos de *A. graveolens*. Al inicio de la fructificación calculé mediante conteos visuales un promedio de $283,028 \pm 295,214$ frutos por árbol ($n = 19$ árboles), por lo cual estimé que se requerirían 63 horas de forrajeo de grupos de loros para acabar con la cosecha de frutos de un árbol.

Por último, durante las 386 horas de observación realizadas en 2007 y 2008 además del loro corona lila se observó solamente en una ocasión a una chachalaca (*Ortalis poliocephala*) y en otra a una ardilla (posiblemente *Sciurus coliaei nuchalis*), y solamente durante unos minutos, consumiendo frutos de *A. graveolens*. Por lo tanto, se puede decir con seguridad que el loro corona lila es el principal depredador pre-dispersión de estos frutos.

Relación del forrajeo con la disponibilidad del recurso en el tiempo

Durante los dos años de estudio, cada árbol de *A. graveolens* mantuvo sus frutos 5.3 ± 1.4 semanas en promedio (rango 3 – 8 semanas, $n = 28$ árboles). En 2007, la fenología de fructificación de *A. graveolens* ocurrió de manera desfasada entre los sitios Chamela y Cuixmala (Fig 1).

En Cuixmala, la fructificación ocurrió en la semana del 19 al 25 de abril y tuvo una duración de nueve semanas. El pico de fructificación en este sitio ocurrió en la tercera (3 a 9 de mayo) y cuarta (10 a 16 de mayo) semanas, con seis árboles

fructificando al mismo tiempo. Asimismo, con base en los frutos caídos en las trampas, se determinó que el pico de depredación de semillas de *A. graveolens* por los loros coincidió con el inicio del pico de fructificación en este sitio (Fig 1). El análisis de regresión mostró una relación significativa entre el número de frutos depredados en este sitio por semana y el número de árboles fructificando ($r = 0.90$, $F = 62.86$, g.l. = 15, $P < 0.001$; Fig 2).

En Chamela, los árboles empezaron a fructificar una semana después que en Cuixmala y terminaron 14 semanas después, en la semana del 3 al 9 de agosto (Fig 1). El pico de fructificación en este sitio ocurrió en la octava (7 a 13 de junio) y novena semana (14 a de 20 junio), con 12 árboles fructificando. El pico de depredación por los loros en el sitio ocurrió en la tercera semana, cuando solo había dos árboles fructificando (Fig 1). El análisis de regresión no mostró relación significativa entre el número de frutos depredados en este sitio por semana y el número de árboles fructificando ($r = 0.31$, $F = 1.51$, g.l. = 15, $P = 0.24$; Fig 2).

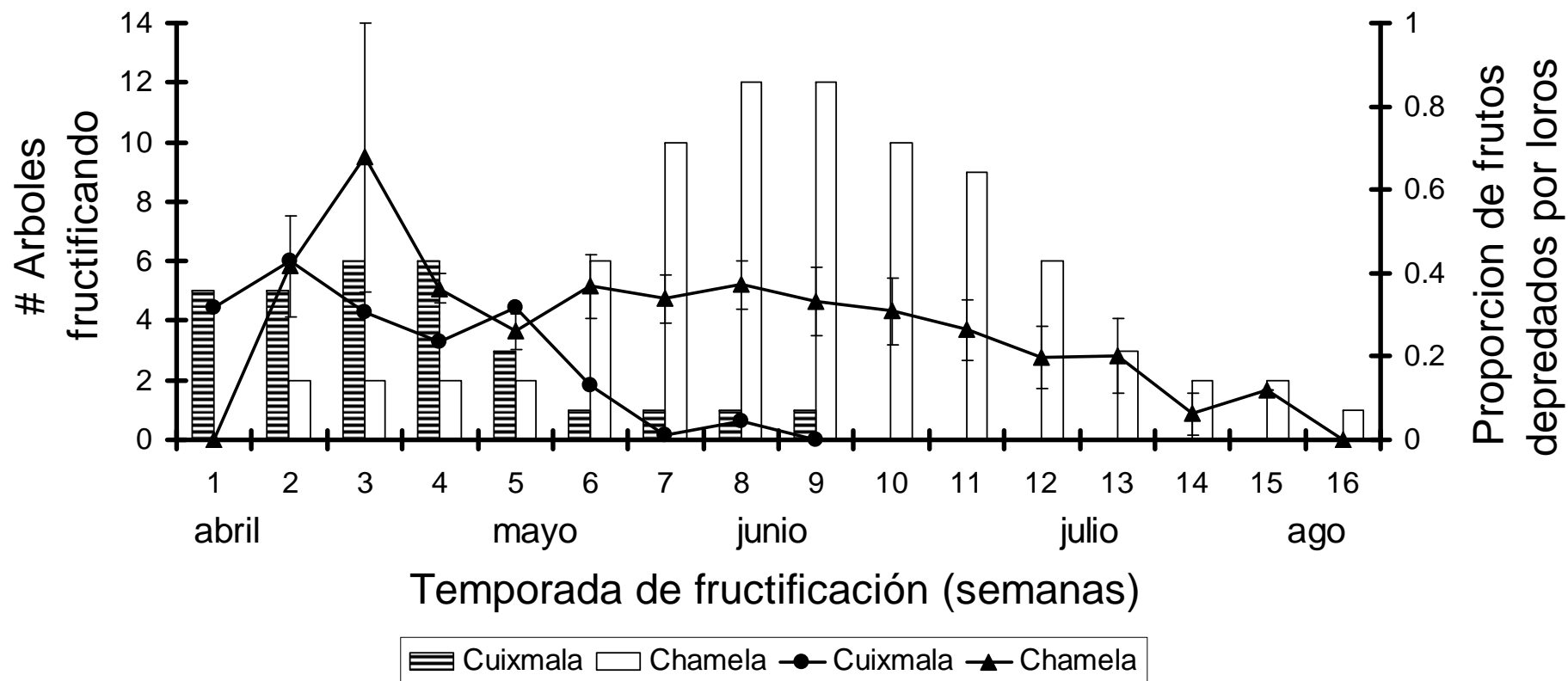


Fig 1. Cronología de fructificación (barras) de 19 árboles de *A. graveolens* muestreados durante la temporada del 19 abril al 9 agosto 2007 y la proporción promedio (\pm E.E.) de frutos depredados por loros (líneas) (i.e., caídos en las trampas) en cada semana en los dos sitios de estudio.

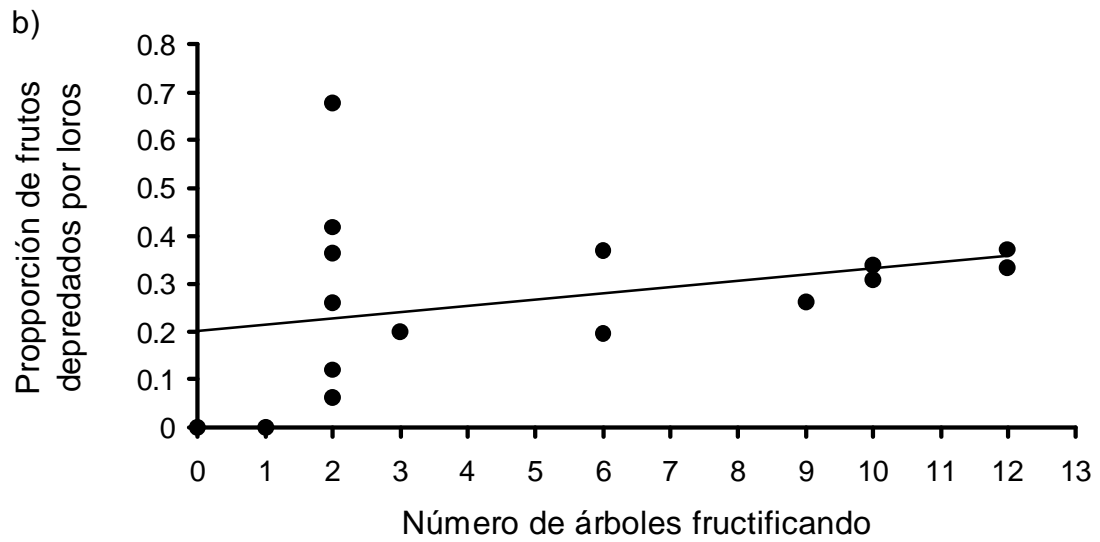
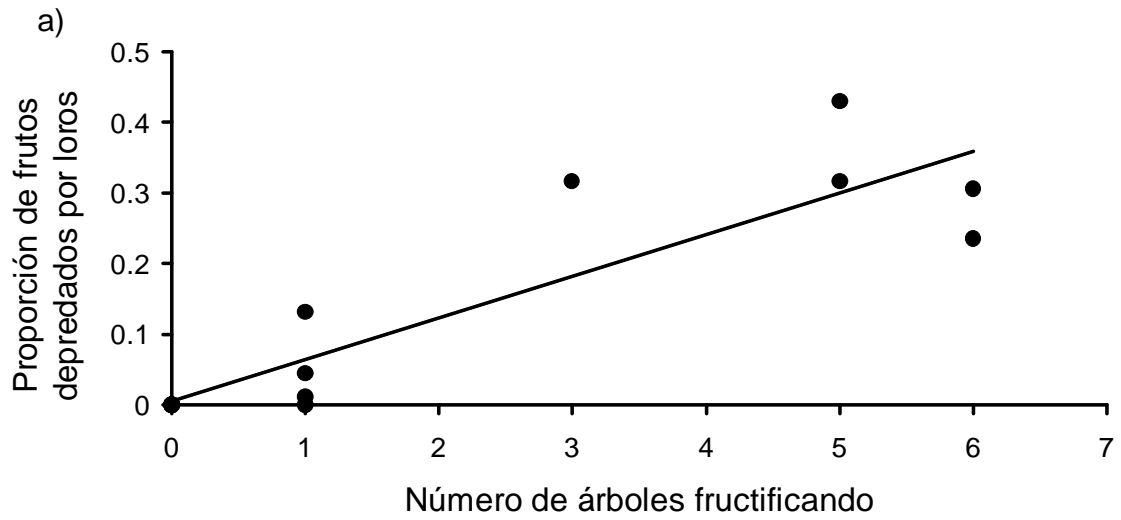


Fig 2. Relación entre número de árboles fructificando y proporción de frutos depredados cada semana en a) Cuixmala y b) Chamela.

La principal actividad de forrajeo de los loros, medida como minutos-loro, también ocurrió de manera desfasada, coincidiendo con las temporadas de fructificación de los dos sitios (Fig 3). En Cuixmala, el pico de actividad ocurrió en la tercer semana (del 6 al 12 de mayo) al inicio del pico de fructificación y después disminuyó drásticamente, cuando todavía había árboles fructificando en el sitio, pero empezaba a haber fructificación en Chamela (Fig 3). En Chamela, ocurrieron dos picos de actividad de los loros: el primero durante la sexta semana (del 27 de mayo al 2 de junio), cuando hubo un incremento en el número de árboles fructificando y un decremento importante en Cuixmala y el segundo durante la octava semana (del 10 al 16 de junio) cuando empezó el segundo pico de fructificación. Sin embargo, esta actividad decayó en la siguiente semana cuando todavía había doce árboles fructificando (Fig 3).

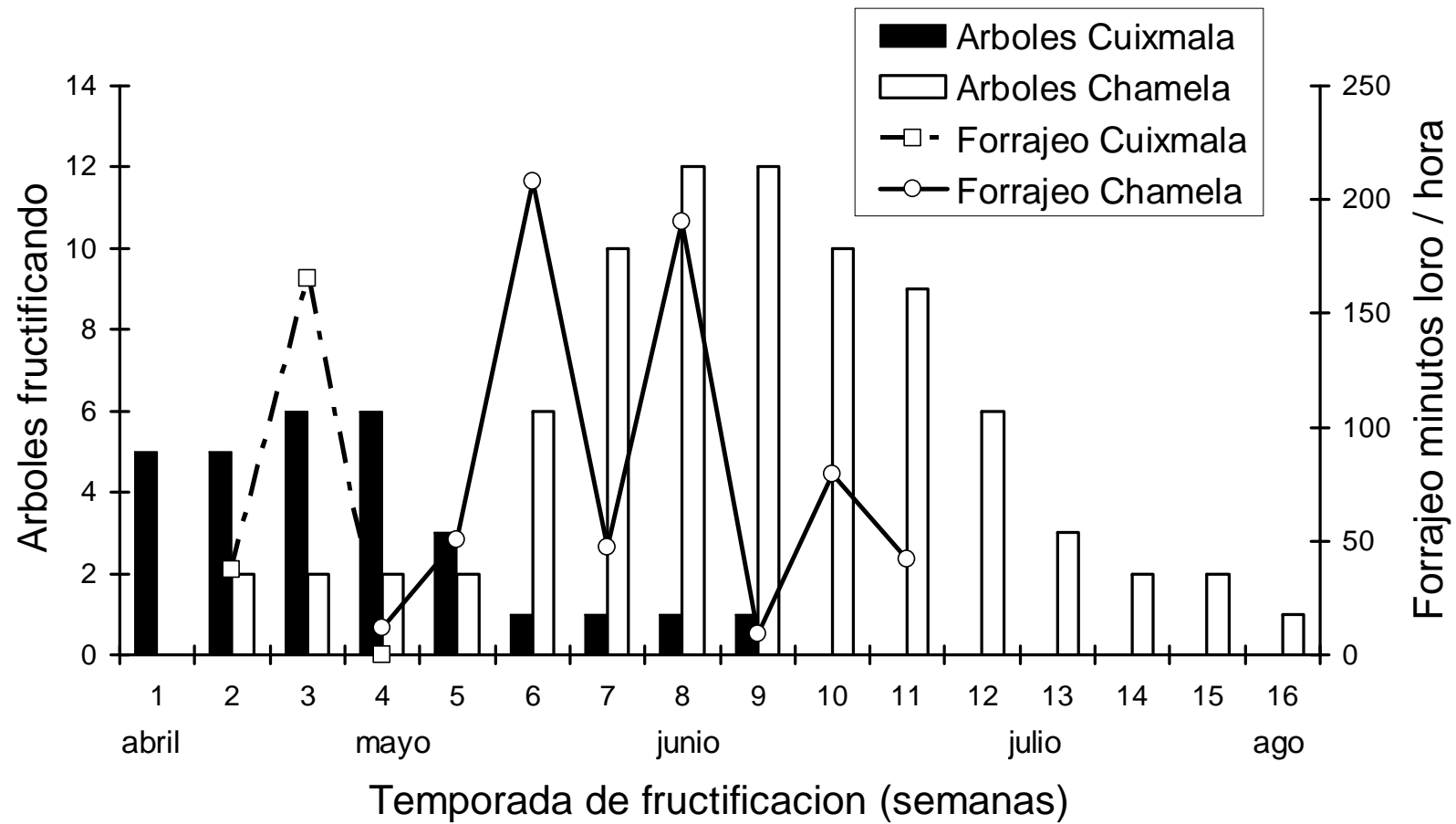


Fig 3. Cronología de fructificación de los árboles de *A. graveolens* y forrajeo promedio por hora de observación en cada árbol en 2007.

Relación del forrajeo con la disponibilidad del recurso en el espacio

En 2007, la abundancia inicial de frutos promedio fue de $336,721.08 \pm 342,725.93$ frutos (rango de 143,946 a 939,477 $n = 12$, tomando en cuenta solamente aquellos árboles donde se realizaron observaciones) y el índice de vecindario promedio fue de 6.21 ± 6.29 (rango: 0 a 15.6, $n = 12$). El modelo de regresión múltiple mostró que la intensidad de forrajeo (minutos-loro) está relacionada con la disponibilidad del recurso en el espacio ($r^2 = 0.63$, $F_{2,10} = 9.43$, $P = 0.008$). El factor que tuvo un mayor efecto sobre la variable minutos-loro promedio por hora de observación (54.26 ± 86.47) fue el índice de vecindario ($t = 2.57$, $P = 0.033$; Fig 4), mientras que la abundancia inicial de frutos no fue importante ($t = 1.65$, $P = 0.14$). El modelo aun fue significativo al remover el factor abundancia ($r^2 = 0.57$, $F_{1,11} = 15.50$, $P = 0.003$). Esta prueba de regresión fue recalculada sin el punto extremo de 315.30 minutos loro promedio y el modelo siguió siendo estadísticamente significativo ($r^2 = 0.63$, $F_{2,10} = 9.43$, $P = 0.008$; *abundancia* $t = 1.65$, $P = 0.14$; *vecindario* $t = 2.57$; $P = 0.033$).

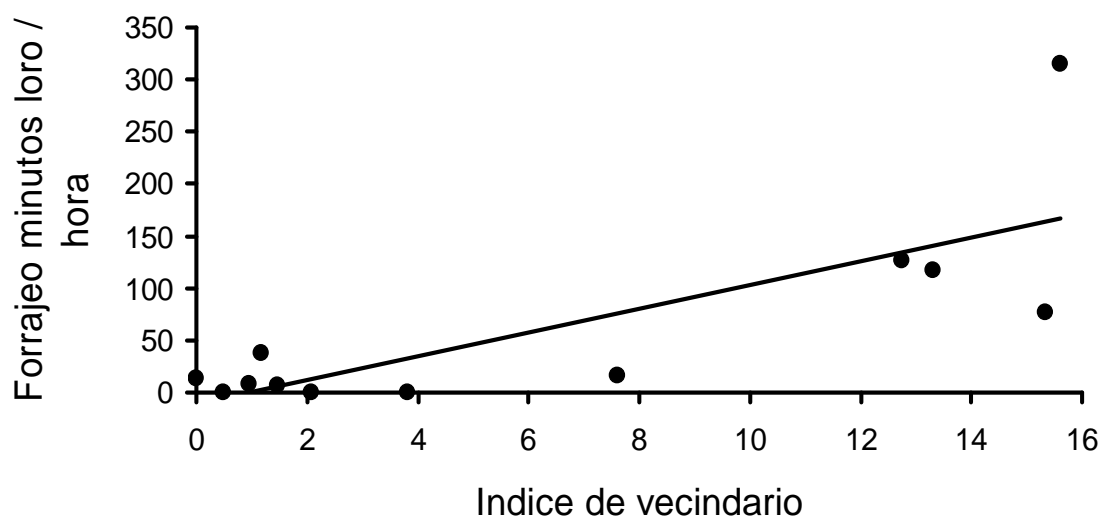


Fig 3. Relación entre minutos-loro promedio por árbol e índice de vecindario en 2007.

En 2008, el índice de vecindario promedio fue de 3.70 (rango: 0 a 7.6, $n = 17$) y no se encontró relación entre esta medida de dispersión del recurso y la variable minutos loro ($r^2 = 0.12$; $F_{1,16} = 0.22$, $P = 0.64$).

DISCUSIÓN

La mayoría de los estudios realizados anteriormente sobre el forrajeo de psitácidos se ha enfocado en la variación en disponibilidad de las distintas especies de plantas que componen su dieta o bien, han relacionado la abundancia de individuos con la disponibilidad de recursos (Berg et al., Pizo et al. 1995, Ragussa Neto y Fecchio 2006, Galetti 1993, Wirminghaus 2002, Kristoch 2001, etc). No obstante existen pocos estudios que hayan relacionado el forrajeo de estas aves, (medido con suficiente detalle), con características de las plantas o del hábitat donde forrajean (Coates- Estrada 1993, Francisco et al. 2008).

Comparando las tasas de depredación del loro corona lila con las de otros psitácidos, el consumo de 39% de la cosecha de frutos de *A. graveolens* detectado en este estudio, resulta ser una tasa alta. Esta depredación supera el 6.4% observado en *Tetragastris panamensis* consumido por dos especies del género *Amazona* (Howe 1980), el 8% de la producción de *Albizia* spp. por *Pionus menstruus* (Galetti y Rodrigues 1992), e incluso es superior al consumo del 20% de la cosecha de *Inga* spp. por *Pionus maximiliani* (Galetti y Rodrigues 1992). El porcentaje de semillas depredadas por el loro corona lila solamente es menor al de 66% consumido por los individuos de *Brotogeris veriscolurus* en los árboles de *Eriotheca gracilipes*.

Los resultados de este estudio parecen indicar que la disponibilidad tanto temporal como espacial tienen efecto en la intensidad del forrajeo del loro corona lila. La depredación de frutos caídos en las trampas fue mayor cuando había pocos árboles

fructificando en los dos sitios estudiados, debido quizás, a que representaban el primer recurso disponible. Esta relación entre frutos depredados y número de árboles fructificando es más evidente en Cuixmala, que es el sitio donde ocurre primero la fructificación de los árboles de *A. graveolens*. Los árboles de *A. graveolens* representan un recurso importante para el loro corona lila en la temporada seca del bosque de Chamela-Cuixmala (Renton 2001). El número de especies que forman parte de su dieta tiene un decremento importante en mayo y junio, por lo que los primeros árboles de *A. graveolens* que fructifican en estas semanas son especialmente importantes ya que es cuando estas aves están alimentando a sus crías. A finales de junio los loros realizan una migración estacional y la mayoría de las crías ya salieron de los nidos (Renton 2001, 2002). Debido a esto, en este mes podría haber menos demanda de semillas por ser menor el número de loros en los sitios. En este momento también ocurre un incremento en el número de especies y árboles que forman parte de la dieta de los loros y que empiezan a fructificar con el inicio de las lluvias. Esto implica que los loros tienen alimento alternativo a las semillas de *A. graveolens* y dejan gradualmente de alimentarse con éstas en el transcurso de las siguientes semanas (Bullock y Solis-Magallanes 1990, Renton 2001,). Los árboles que fructifican en este momento tardío podrían tener ventajas ya que una proporción menor de sus frutos estaría siendo depredada por el loro. En general, aunque la proporción de semillas depredadas por los loros demostrada en este estudio es alta, una proporción importante de los frutos de los árboles de *Astronium* podrían estar escapando a la depredación a través de varios mecanismos: gran tamaño de cosecha de semillas relativamente pequeñas (1.0 cm de largo), la sincronía en la fructificación de los árboles y el período corto de tiempo en el que están disponibles sus frutos. Todas estas características han sido relacionadas con la saciación de depredadores (Janzen 1971, Bonal et al. 2007).

En relación con la disponibilidad de frutos en el espacio, en 2007, la actividad de forrajeo de los loros estuvo más relacionada con el vecindario que con la abundancia inicial de frutos. Los grupos más grandes estuvieron forrajeando durante más tiempo en aquellos árboles con muchos árboles vecinos, que en árboles aislados. Los resultados muestran que aunque son pocos los árboles con un índice de vecindario muy alto, éstos fueron los que recibieron más visitas de loros. Este resultado coincide con el Coates-Estrada et al. (1993) que encontraron una mayor pérdida de frutos por la actividad forrajera del loro de frente roja (*Amazona autumnalis*) en los árboles que tenían un con-específico más cercano, que en los árboles que tenían una producción de frutos mayor. Esto tiene sentido en el contexto del forrajeo óptimo, ya que la teoría predice que los forrajeros más eficientes serán aquellos que escojan los parches con mayor concentración y mayor número de frutos (Krebs et al. 1978). En 2008 no se encontró relación de la intensidad de forrajeo con el índice de vecindario, sin embargo, esto puede deberse a que la variable fue medida de distinta manera entre años y que la temporada de observaciones fue más tarde en 2008 que en 2007, por lo que los datos del inicio de la temporada de fructificación podrían ser importantes.

CAPÍTULO 2. Intensidad de depredación pre- y post-dispersión de semillas de *Astronium graveolens* por insectos y vertebrados

INTRODUCCIÓN

Una porción substancial de la producción de semillas de una planta, se pierde por depredación (Schupp 1990). Según la definición de Janzen (1971), la depredación de semillas es considerada pre-dispersión cuando la semilla es atacada y muere antes de ser manipulada por cualquier agente dispersor. Los depredadores pre-dispersión incluyen a especies de animales arborícolas o voladores (Norconck et al. 1998). En esta etapa del ciclo de vida de las plantas, los invertebrados han sido considerados como los principales depredadores de semillas (Janzen 1980, Zimmerman 1980, DeSteven 1981, Auld 1986, Traveset 1991, Crawley 1992, Greig 1993, Cunningham 1997, Fenner et al. 2002). Entre los invertebrados, los más representativos son los de los órdenes Hymenoptera y Coleoptera y entre los coléopteros principalmente, las familias Bruchidae, Curculionidae y Cerambycidae (Janzen 1980, Auld 1986, Lyal y Curran 2000). De un total de 28 estudios que cuantificaron el porcentaje de depredación de semillas pre- y post-dispersión, se encontró que 25 de ellos consideraban a los insectos como los principales depredadores antes de la dispersión (Hulme 2002).

A nivel de comunidad, se tienen pocos datos de la magnitud de depredación de semillas antes de la dispersión, sin embargo, Janzen (1983) indicó que cerca de 20% de todas las plantas de la provincia de Guanacaste sufren depredación de semillas por insectos en esta etapa. En términos de intensidad, los estudios reportan una pérdida de un tercio del tamaño de la cosecha de *Cirsium canescens* por insectos (Louda et al. 1990) y 55% de *Ficus spp* por avispas (Janzen 1979).

Los depredadores de semillas post-dispersión son principalmente animales terrestres que consumen las semillas maduras después de que éstas caen al suelo. Por este motivo, la depredación en esta etapa es más fácil de evaluar y existen numerosos estudios acerca de la depredación post-dispersión (Schupp 1988; Crawley 1992; Hulme 1997; 1998; Alcántara et al. 2000; Briones-Salas et al. 2006; Sánchez-Rojas et al. 2007). Los mamíferos, especialmente los roedores, han sido considerados como los principales depredadores de semillas post-dispersión (Louda et al. 1990, Schupp 1990, Hulme 2002); aunque las hormigas y los escarabajos también juegan un papel importante en esta etapa (Anderson 1987; Kerley 1991; Pérez et al. 2006).

En estudios en los que se ha comparado tasas de depredación pre- y post-dispersión simultáneamente, se ha encontrado un promedio de 36% de depredación pre-dispersión y 44% depredación post-dispersión (Hulme 2002). En un estudio en que se analizaron los niveles de depredación pre-dispersión por insectos de semillas de *Copaqera pubijora*, los niveles de depredación variaron entre el 10% y el 50% (Ramírez y Arroyo 1987). Algunos otros trabajos han encontrado que las tasas de depredación post-dispersión pueden llegar a ser muy altas. Por ejemplo, la depredación de semillas de *Ocotea endresaiana* llegó a ser de 99.7% al final de la etapa de dispersión, con más de la mitad de esta depredación atribuida a una especie de roedor (Wenny 2000).

No obstante, pocos estudios han evaluado el papel relativo de los insectos y vertebrados en la depredación de semillas pre- y post-dispersión (Curran 1994, Akashi 1997, Ghazoul et al. 1998, Nakagawa et al. 2005). Estudios en el bosque húmedo con diversas especies de plantas tropicales han determinado que los insectos son los principales depredadores de semillas pre-dispersión, mientras que los vertebrados juegan un papel menor en esta etapa (Curran 1994, Nakagawa et al. 2005). Con respecto

a la depredación postdispersión, Curran y Leighton (2000) encontraron un mayor efecto por parte de los vertebrados que de los invertebrados en la supervivencia de las semillas de Dipterocarpaceas. No obstante, vertebrados como primates y los psitácidos consumen intensamente semillas de la copa de los árboles y por tanto podrían jugar un papel importante como depredadores de semillas en la etapa pre-dispersión de algunas especies de árboles (Peres 1991, Norconck 1997, Renton 2001, McConkey et al. 2002). La depredación por vertebrados podría ser más intensa para aquellas especies de árboles que fructifican en la época de escasez de frutos.

E bosque tropical seco presenta una marcada estacionalidad en la precipitación, lo cual determina la fenología de los árboles de este ecosistema. En términos de fructificación, se han identificado, en la costa Pacífica Mexicana, algunas especies arbóreas que fructifican durante la época seca en febrero-marzo (Bullock y Solis-Magallanes 1990). Entre estas se encuentra *Astronium graveolens*, que presenta una sincronía de fructificación de los árboles al final de la época seca (Renton 2001). Debido a esta estacionalidad, los patrones en la depredación de semillas podrían ser muy distintos a los de los bosques húmedos, especialmente en la temporada de sequía. Durante esta temporada, las poblaciones de artrópodos, incluyendo a los del orden coleóptero que son importantes depredadores de semillas, alcanzan su nivel mas bajo de abundancia en el bosque seco (Lister y García 1992). En particular, hay un decremento de hasta 50 veces en la biomasa de artrópodos de la copa de los árboles durante la temporada de sequía, comparada con la de lluvias en el bosque tropical seco de Chamela (Lister y Garcia 1992).

Asimismo, la estacionalidad provoca fluctuaciones en la abundancia de frutos y semillas que pueden influir en el forrajeo por las aves granívoras del dosel como los loros (Renton 2001). Existen diversos factores que pueden influir en la intensidad de

depredación de las semillas en un árbol, incluyendo la abundancia de recursos, la distancia entre parches de recursos, y la sincronía de fructificación entre individuos (Janzen 1971, Levey 1988, Curran y Leighton 2000). En el presente estudio comparamos la intensidad de depredación pre- y post-dispersión por los vertebrados (loros y roedores) y los invertebrados sobre las semillas de *A. graveolens*, y evaluar la influencia de la abundancia y dispersión del recurso sobre la depredación de semillas.

HIPÓTESIS

Debido a que *A. graveolens* fructifica al final de la época seca, cuando la abundancia de insectos es baja y el loro corona lila dispone de pocos recursos alimenticios, la depredación de semillas pre-dispersión será llevada a cabo en mayor proporción por vertebrados como los psitácidos, comparada con los insectos. Por otro lado, debido a que los roedores son importantes removedores de semillas en bosques tropicales, y debido a la disminución de artrópodos en la época seca, la depredación post-dispersión de *A. graveolens* será llevada a cabo en mayor proporción por vertebrados, como los roedores, que por los insectos.

OBJETIVOS

Determinar si existe diferencia en la intensidad de depredación pre-dispersión de semillas por loros vs. insectos y si esta intensidad está relacionada con la abundancia de frutos en el árbol, la distribución espacial de los árboles en fructificación o ambos. Además, evaluar la remoción post-dispersión de semillas por vertebrados e insectos.

MÉTODOS

Depredación pre-dispersión

Para determinar la depredación por insectos y vertebrados sobre las semillas de *Astronium graveolens* antes de la dispersión, se colocaron 4 trampas debajo de la copa de cada uno de 19 árboles focales, al inicio de su fructificación. Las trampas tenían una superficie de 0.5 m², y fueron fabricadas con una malla nylon con apertura de 1 mm y sostenidas con postes de aluminio a 1 m del suelo (Nakagawa et al. 2005). Una vez por semana se colectaban los frutos y fragmentos de frutos atacados que caían en las trampas y se guardaban en bolsas de papel para su posterior clasificación en el laboratorio. Cada fruto contiene una sola semilla, por lo que, aunque la unidad de interés para este estudio es la semilla, en este texto se mencionará solamente el fruto entendiéndose que 1 fruto = 1 semilla. Los frutos caídos en las trampas representaron un promedio de 2% ± 2.30 (rango: 0.19 a 9.03; n = 18) de la abundancia inicial de frutos estimados por los conteos visuales de la copa (ver Capítulo 1).

En el laboratorio se analizaba cada bolsa por separado de acuerdo al número de trampa. Primero, separábamos los frutos atacados por psitácidos de los frutos enteros, identificando si eran frutos maduros o inmaduros. Los atacados por psitácidos se identificaban por una marca característica del pico en forma de media luna, a través del cual el loro había removido la semilla entera. Los frutos enteros se separaban entre maduros e inmaduros. Los frutos inmaduros son de color verde con los restos de pétalos cerrados, y la semilla es de color verde. En cambio, los frutos maduros son de color café con los pétalos abiertos en forma de estrella, y la semilla es de color amarillo. Los frutos enteros inmaduros representan un desperdicio de semillas ya que no tienen probabilidades de germinar y fueron considerados parte del daño total del forrajeo por

los loros a la cosecha de frutos del árbol. Todos los frutos enteros a simple vista (maduros e inmaduros), se revisaban bajo el microscopio estereoscópico y se disectaban para distinguir si estaban sanos, vacíos, o atacados por insectos o por hongos. De esta forma, al final de la clasificación teníamos una estimación de la proporción de frutos enteros maduros caídos abajo del árbol, además de la proporción de frutos atacados por loros, insectos y hongos, así como el desperdicio de frutos enteros inmaduros, y la proporción de frutos abortados (frutos de menos de 0.05 cm y vacíos). Para calcular la proporción depredada ya sea por loros o insectos, separábamos los frutos menores a 0.5 cm de longitud, que no han iniciado el desarrollo de la semilla, con el fin de considerar en los análisis únicamente aquellos frutos que tenían probabilidades de tener semillas de tamaño adecuado para ser consumidas por loros o insectos.

Abundancia y distribución espacial del recurso

a) Abundancia de frutos

Para determinar si existe una relación entre la depredación pre-dispersión de las semillas y la disponibilidad de los recursos, se estimó la abundancia de frutos mediante el conteo directo de frutos en las copas y el índice de vecindario. El conteo directo se realizó siguiendo el método descrito por Chapman et al. (1992) al inicio de la fructificación de cada árbol. Para esto se escogieron 5 racimos en distintas áreas del árbol y con el telescopio de 60x de magnificación, se contó el número de frutos en cada uno de estos racimos. Los conteos en el árbol fueron corroborados por medio del conteo del número de frutos en racimos caídos abajo del árbol.

Finalmente se calculó el promedio de frutos por racimo, y se estimó el número de racimos por rama por rama además del número de ramas, realizando el siguiente cálculo:

$$\text{No. total de frutos en un árbol} = \text{promedio de frutos en 5 racimos} \times \text{no. de racimos por rama} \times \text{no. de ramas por árbol}$$

b) Distribución espacial: vecindario

Para tener una medida de la distribución espacial del recurso, se calculó un índice de vecindario para cada árbol focal, el cual relaciona la distancia entre árboles fructificando al mismo tiempo con el tamaño de los árboles vecinos, a través del diámetro a la altura del pecho (R. Dirzo, com. pers.). Para evaluar el vecindario, se estableció un radio de 50 m alrededor de cada árbol focal, considerando la factibilidad logística del área de estudio, ya que el bosque subcaducifolio ocurre en franjas angostas a lo largo de los arroyos (Lott 1993). Además, se ha determinado que aves frugívoras forrajean con mayor intensidad en celdas de 15 x 15 m por lo que se considera que en parches de este tamaño son capaces de percibir los recursos (Saracco et al. 2004).

Dentro del radio de 50 m, se midió la distancia desde el árbol focal a cada árbol de *A. graveolens* que estuviera fructificando, así como el diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada árbol en fructificación. El índice de vecindario (IV), diseñado por R. Dirzo (com. pers.) se calculó de la siguiente manera:

$$IV = (1/D \bar{x}) \times V \times DAP \bar{x}$$

donde: $D \bar{x}$ es la distancia promedio de los vecinos dentro del radio definido; V es el número de vecinos dentro del radio; $DAP \bar{x}$ es el diámetro promedio de los vecinos

De esta forma, un árbol con ningún vecino, o con pocos vecinos pequeños, tendrá un índice de vecindario menor que un árbol con varios vecinos grandes cercanos.

Depredación post-dispersión

Para cuantificar la depredación post-dispersión de los frutos maduros de *A. graveolens* que caen abajo del árbol, se realizó un experimento de exclusión en 6 cuadrantes. Tres de los cuadrantes estaban localizados en áreas de bosque subcaducifolio en la Estación de Biología Chamela y otros tres se ubicaban en los terrenos de la Fundación Ecológica de Cuixmala, a lo largo del arroyo Limbo que presenta una vegetación de bosque caducifolio con elementos del bosque subcaducifolio. Estos árboles de la Fundación se utilizaron porque su período de fructificación fue temprano.

Cada cuadrante se localizaba alrededor de uno o varios individuos de *Astronium graveolens* sin frutos en el período del experimento, de esta forma, se tenían las mismas condiciones en las que se encuentran las semillas de *Astronium* después de la dispersión pero no había posibilidad de confusión entre las semillas del experimento y semillas que se encontraran ahí naturalmente. Los tres cuadrantes de cada sitio estuvieron separados entre sí por una distancia de aproximadamente 1 km y los sitios escogidos presentaban condiciones topográficas y de vegetación similar. Cada cuadrante tenía un área aproximada de 25 x 10 m y consistía en 18 lotes (6 repeticiones de 3 tratamientos) ordenados en 6 líneas y 3 columnas, separadas entre sí por 5 m aproximadamente (Fig. 1). Los lotes consistían en áreas de 30 cm² en el suelo limpio de hojarasca en donde se colocaban 10 frutos.

En cada cuadrante se colocaron 18 lotes de semillas, teniendo seis replicas para cada uno de tres tratamientos: *abierto*, lotes sin ninguna protección física para permitir

el acceso a las semillas por insectos o vertebrados; *exclusión*, lotes protegidos con un cilindro de 40 cm de alto y 15 cm de ancho, de malla de metal con una apertura de 1.5 cm de diámetro, que permitiera el paso a insectos pero evitara el de vertebrados; *cerrado*, lotes protegidos con una caja de plástico redonda de 10 cm de ancho x 4 de alto que excluía la entrada de cualquier agente removedor de semillas y fue utilizado como testigo. La caja se enterró para evitar que los depredadores entraran por debajo de ésta.

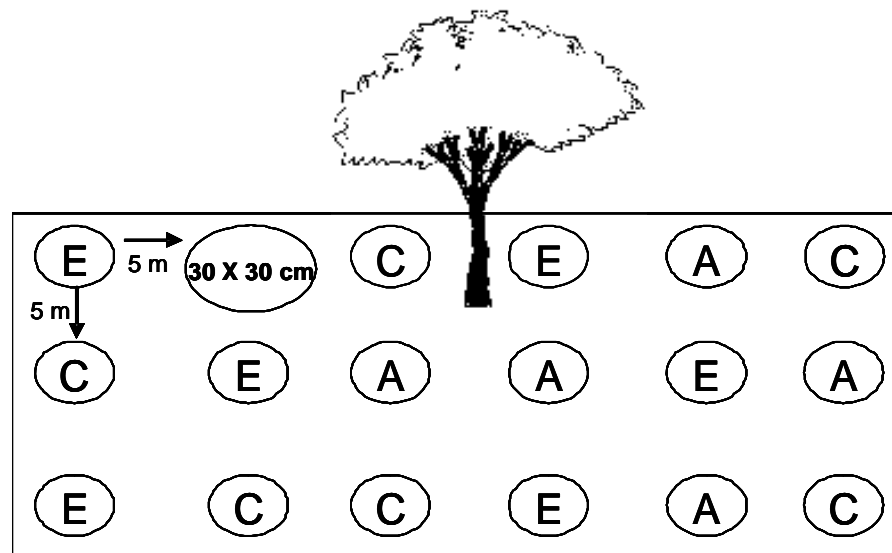


Fig. 1. Organización de lotes con semillas en los cuadrantes experimentales de depredación post-dispersión, colocados alrededor de árboles sin fructificar. A: lotes de tratamiento abierto; E: lotes de tratamiento de exclusión; C: lotes control.

Los cuadrantes se revisaban diariamente por la mañana y en cada revisión se registraba el número de frutos presentes y removidos de cada lote. Al finalizar se obtuvo el número de frutos sobrevivientes y removidos por cada día, tratamiento y sitio. Las revisiones se realizaron diariamente hasta que inició la temporada de lluvias y empezaron a germinar las semillas.

Análisis estadístico

a) Depredación pre-dispersión

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa SPSS versión 13. Previamente realicé pruebas de Kolmogorov-Smirnoff para evaluar si los datos cumplían con el supuesto de normalidad. La transformación logarítmica mejoró la normalidad para el número de frutos por árbol caídos en las trampas, depredados por loros ($K-S = 0.513$, $n = 19$, $P = 0.95$) y por insectos ($K-S = 0.931$; $n = 19$, $P = 0.35$), por lo que después apliqué pruebas estadísticas paramétricas sobre los datos transformados. Realicé una prueba de t de dos muestras independientes para comparar el número de semillas depredadas por loros en cada árbol entre las dos áreas de Chamela y Cuixmala. Para analizar la importancia relativa de vertebrados e invertebrados como depredadores pre-dispersión, apliqué una prueba de t pareada para comparar el número total de semillas caídas en las trampas depredadas por insectos vs. Aquellas depredadas por loros para cada árbol, con el fin de controlar por efecto de la variación individual entre árboles.

b) Relación de la depredación de frutos con la abundancia y la distribución espacial del recurso

Realicé análisis de regresión simple para evaluar si la depredación de frutos se relaciona con la abundancia de frutos en los árboles y con el índice de vecindario de los mismos. Las variables dependientes fueron 1) el número total de frutos depredados y 2) la proporción de frutos depredados, por loros o insectos en cada árbol. Las variables independientes fueron el número inicial de frutos estimados para el árbol, y su índice de vecindario.

c) Depredación post-dispersión

Se aplicó una prueba de ANOVA anidada para determinar si el número de frutos sobrevivientes al final de los 45 días difirió significativamente entre tratamientos (abierto y exclusión) y entre sitios (Chamela, Cuixmala). Para evaluar el patrón de supervivencia de los frutos post-dispersión a lo largo de los 45 días, se aplicó un análisis de supervivencia de Kaplan-Meier (Pollock et al. 1989) que permite obtener la probabilidad acumulada de supervivencia en los dos sitios estudiados para los tratamientos de abierto y exclusión. Además, se separó el efecto de los frutos removidos por vertebrados de los removidos por insectos, restando los frutos removidos en el tratamiento de exclusión a los frutos removidos en el tratamiento abierto (Kelt et al. 2004). Cuando hubo mayor remoción en exclusión que en abierto, se dejó la remoción estimada para vertebrados en cero para evitar valores negativos de remoción. Por último, se realizó una prueba de Log-rank para determinar si el patrón de supervivencia post-dispersión difirió significativamente para los frutos que están sujetos a ataque por vertebrados o por insectos (Pollock et al. 1989). Todos los datos se presentan aplicando el nivel de significancia de $P < 0.05$ para las pruebas estadísticas.

RESULTADOS

Depredación pre-dispersión

El período de fructificación de los árboles focales de *A. graveolens* ocurrió de abril a julio, y la duración de fructificación para cada árbol fue de 38 ± 9.72 días. De los frutos caídos en las trampas, 39.0% habían sido depredados por loros, mientras que sólo un pequeño porcentaje de los frutos estaban dañados por insectos (1.4%) u hongos (1.2%) (Fig 2). Un total de 48.7% de los frutos caídos en las trampas eran frutos enteros y no

presentaban ningún daño aparente. Sin embargo, hubo 19.6% de frutos vacíos (eran probablemente abortos) y 11.2% de frutos inmaduros con pocas probabilidades de germinar (Fig 2). Estos resultados revelan que del total de frutos caídos en las trampas, sólo 17.9% eran frutos enteros maduros que podrían haber germinado (Fig 2). Asimismo, los loros causaron una pérdida de 50.2% de las semillas, considerando los frutos depredados por loros además del desperdicio de frutos enteros inmaduros tirados al suelo por los loros (Fig 2).

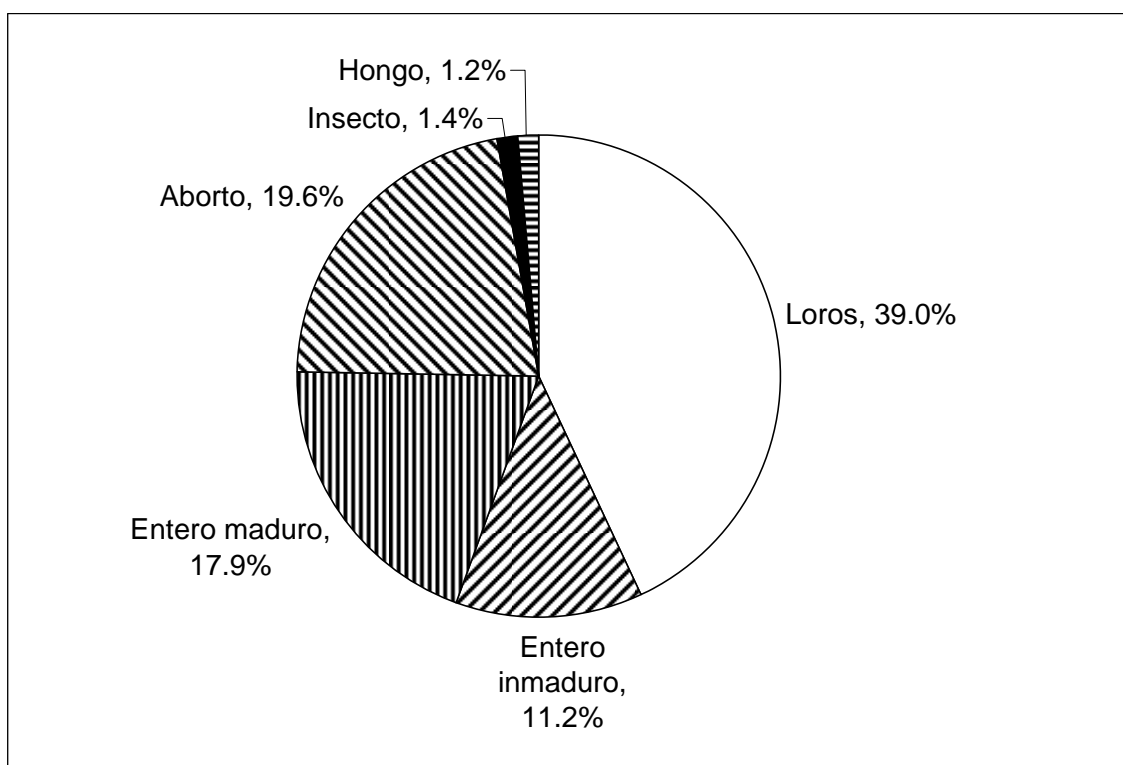


Fig 2. Porcentaje por categorías de frutos caídos en las trampas.

a) Depredación de frutos por loros e insectos

Comparando ambos sitios, los loros depredaron 10% más frutos en Cuixmala que en Chamela. En Cuixmala los loros depredaron en promedio $45.4 \pm 20.7\%$ (rango: 9% - 64%, $n = 6$) de los frutos y en Chamela $35.3 \pm 12.2\%$ (rango 8% - 58%, $n = 13$), sin embargo, esta diferencia no es estadísticamente significativa ($t = 0.98$,

g.l. = 17, $P = 0.34$). Asimismo, la depredación por insectos fue mayor en Cuixmala con un promedio de $2.2 \pm 1.1\%$ (rango 1% - 4%) frutos depredados, mientras en Chamela fue de $1.4 \pm 1\%$ (rango 0.1% - 3%), pero tampoco hubo diferencia significativa ($t = 0.28$, g.l. = 17, $P = 0.78$).

Como se predijo, antes de la dispersión hubo significativamente mayor depredación de frutos por los loros, que por los insectos (t pareada = 12.4, g.l. = 18; $P < 0.001$, Fig 3). Los loros depredaron en promedio $39.7 \pm 14.8\%$ de los frutos (rango: 8% - 62%). En contraste, los insectos depredaron solamente $1.6 \pm 1.4\%$ de los frutos (rango: 0.08% - 4%).

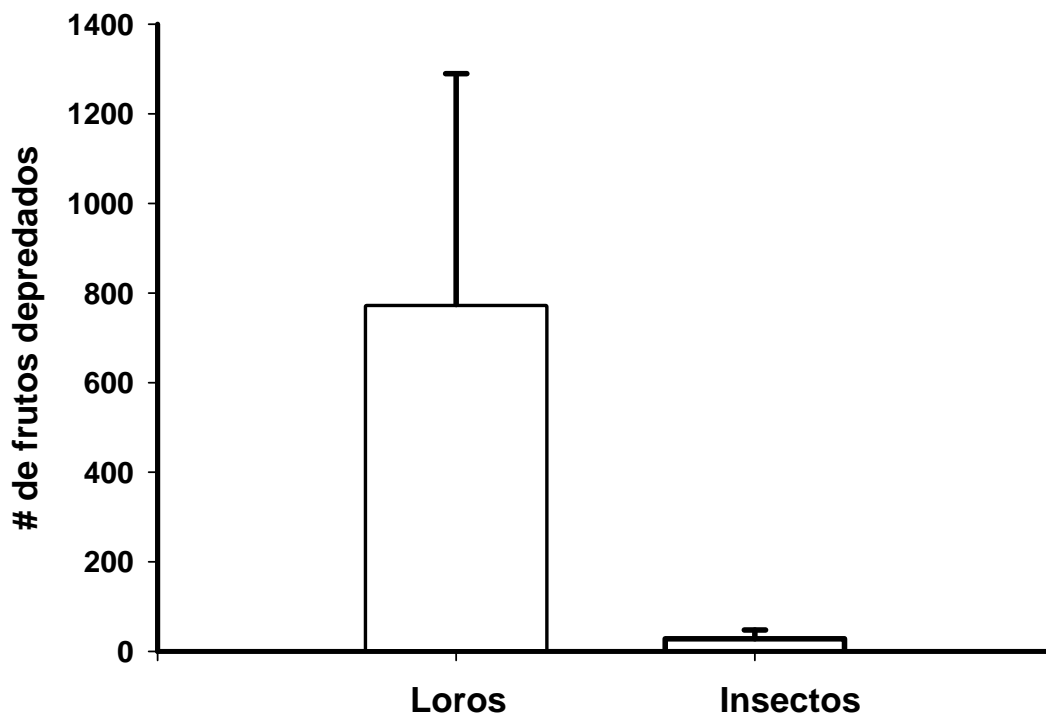


Fig 3. Promedio de frutos de *A. graveolens* (\pm D.E.) depredados antes de la dispersión por loros e insectos.

b) Depredación de semillas en relación a la abundancia y dispersión del recurso

En 2007, la abundancia de frutos estimada como el número de frutos iniciales en la copa de los árboles varió de 10,883 a 939,477 (promedio: $283,028 \pm 295,214$, $n = 18$). El índice de vecindario entre árboles fructificando al mismo tiempo, fue en promedio de 5.47 ± 6.15 (rango: 0 a 15.6, $n = 17$). Las pruebas de regresión simple mostraron que tanto el número total, como la proporción de frutos depredados por loros estuvieron relacionados con el vecindario (número total $r^2 = 0.43$, $F_{1,16} = 13.03$, $P = 0.003$; proporción $r^2 = 0.24$, $F_{1,16} = 6.1$, $P = 0.026$); pero no con la abundancia inicial de frutos (número total $r^2 = 0.002$, $F_{1,15} = 11.03$, $P = 0.32$; proporción $r^2 = 0.045$, $F_{1,15} = 1.70$, $P = 0.21$). Este resultado indica que a mayor índice de vecindario, es decir, a mayor concentración de árboles grandes fructificando en un área, mayor fue la depredación de semillas por los loros (Fig. 4b).

En el caso de los insectos, la depredación de frutos no se relacionó con ninguna de las dos variables de disponibilidad del recurso: vecindario (número total $r^2 = -0.007$, $F_{3,15} = 0.89$, $P = 0.36$; proporción ($r^2 = -0.058$, $F_{3,15} = 0.12$, $P = 0.73$); y abundancia (número total $r^2 = 0.05$, $F_{3,15} = 1.80$, $P = 0.20$; proporción $r^2 = -0.01$, $F_{3,15} = 0.85$, $P = 0.37$).

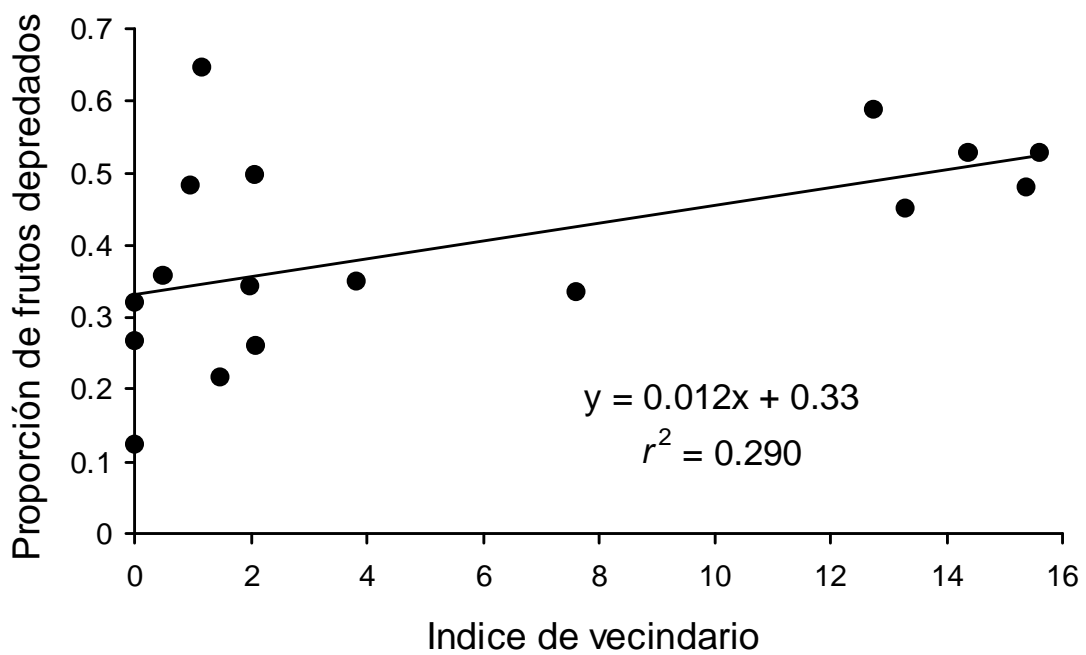
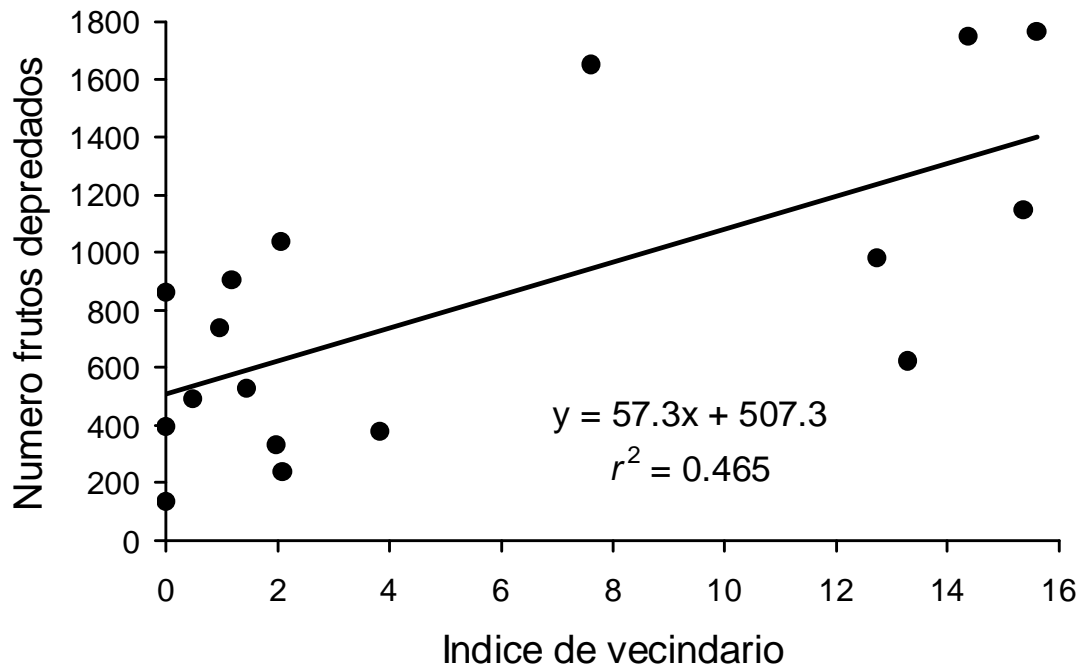


Fig 4. Relación de a) número de frutos depredados y b) proporción de frutos depredados por loros en las trampas con índice de vecindario de los árboles focales.

Depredación post-dispersión

Al día 45 de experimento postdispersión, en el tratamiento cerrado se habían perdido solamente el 5% de los frutos que inicialmente se habían depositado en el sitio Chamela y 4% en el sitio de Limbo. En la mayoría de los casos, estos frutos se perdieron por que la caja que los protegía había sido movida de su lugar, por lo que puede decirse que este tratamiento cumplió su función de testigo.

La prueba de ANOVA anidada demuestra que hubo diferencias en el número de frutos supervivientes en los dos tratamientos entre sitios al día 45 del experimento ($F_{1,3} = 4.78$ $P = 0.005$; Fig 5). Debido a estas diferencias, el análisis de Kaplan-Meier se realizó por separado entre sitios.

En Chamela, el análisis de Kaplan-Meier mostró una probabilidad de supervivencia de las semillas de *A. graveolens* de 0.30 en el tratamiento abierto (que permitía acceso a vertebrados e insectos), comparado con 0.64 en el tratamiento de exclusión (que solo permitía el acceso a insectos). La probabilidad de supervivencia por remoción de vertebrados fue de 0.75.

En Limbo, la probabilidad de supervivencia en el tratamiento abierto fue de 0.20 y en el tratamiento de exclusión fue de 0.64. Al restar los frutos removidos en ambos tratamientos, se obtuvo una probabilidad de supervivencia estimada de 0.70 por la actividad de vertebrados.

El patrón de supervivencia no difirió significativamente entre los sitios de Chamela y Cuixmala para los tratamientos abierto (Log rank: $x^2 = 1.4$, $gl = 1$, $p < 0.05$) y exclusión (Log rank: $x^2 = 0.003$, $gl = 1$, $p < 0.05$). Sin embargo, el patrón temporal de supervivencia fue significativamente distinto entre los tratamientos abierto y exclusión (Log rank: $x^2 = 109$, $gl = 1$, $P < 0.001$; Fig 6). Al restar la remoción en el tratamiento exclusión del tratamiento abierto, se determinó que el patrón temporal de remoción

estimado para vertebrados fue significativamente distinto que la remoción por insectos (Log rank: $\chi^2 = 16$, $gl = 1$, $P < 0.001$; Fig 6). En la figura se muestra en los primeros días, como la probabilidad de supervivencia por la acción removedora de los vertebrados disminuye de manera más rápida que por la acción de los insectos, en especial a partir del día 10 en que la supervivencia por remoción de vertebrados disminuye drásticamente. Después de este día la probabilidad va disminuyendo monótonicamente en ambos casos (vertebrados e insectos).

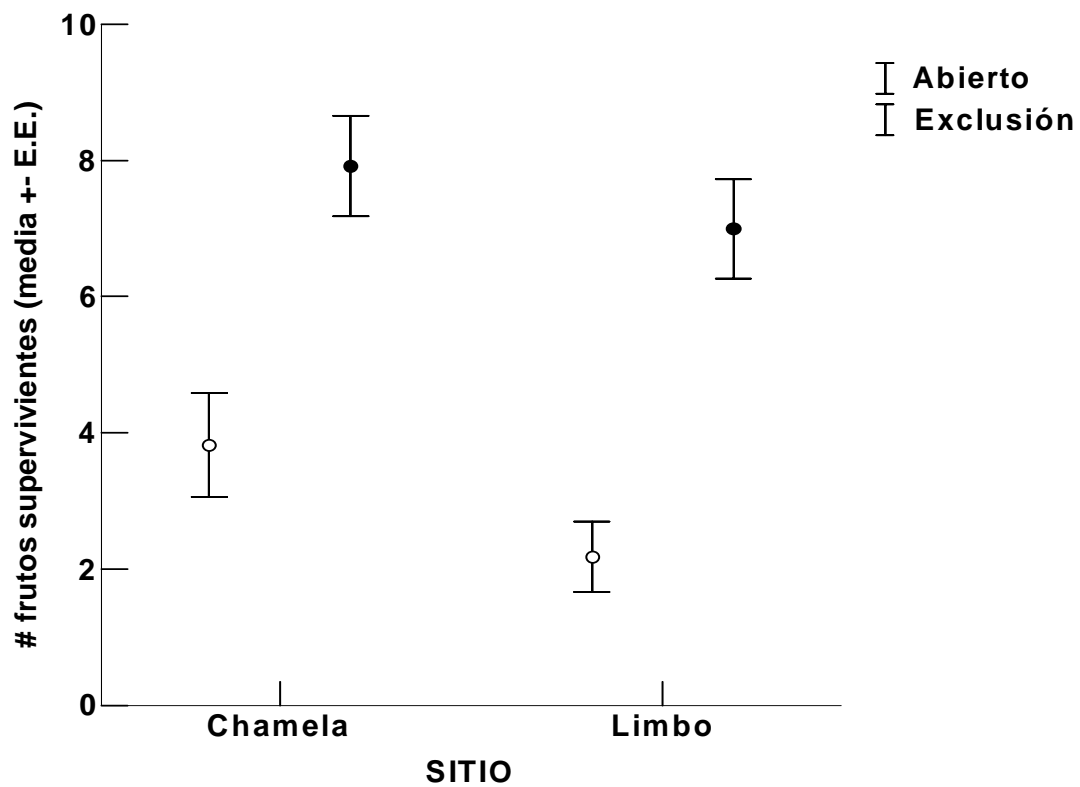


Fig 5. Número de frutos supervivientes al día 45 después de la dispersión, entre sitios y tratamientos \circ abierto \bullet exclusión.

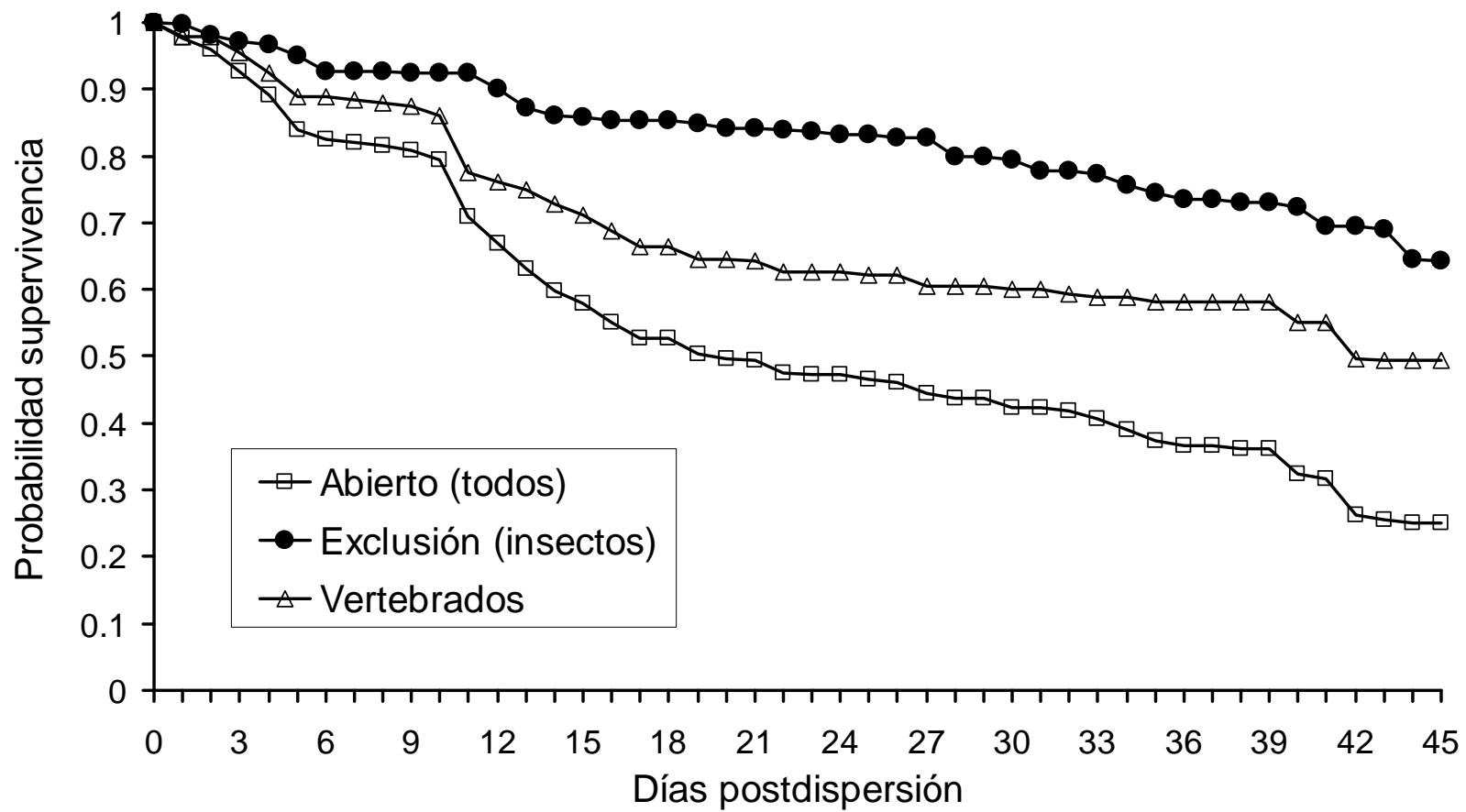


Fig. 5. Probabilidad de supervivencia Kaplan-Meier para frutos de *Astronium graveolens* por día postdispersión en tratamiento abierto (acceso a vertebrados e insectos), exclusión (acceso solo a insectos), y vertebrados.

DISCUSION

Depredación pre-dispersión

Los loros depredaron 39% de las semillas de *A. graveolens*. Esta depredación pre-dispersión es similar al 36% promedio de depredación pre-dispersión (independientemente de los agentes depredadores) reportada en la revisión de Hulme (2002). En particular, el impacto de los loros como depredadores pre-dispersión de *A. graveolens* cae dentro del ámbito de 33% a 55% de depredación pre-dispersión encontrado en el caso de depredación por insectos (Janzen 1979, Louda et al. 1990).

Además, la depredación pre-dispersión por el loro corona lila es superior a lo encontrado en otros estudios con psitácidos: 6.4% por *Amazona farinosa* y *A. autumnalis* (Howe 1980); 10% por *A. albifrons*, *Brotogeris jugularis* y *Aratinga canicularis* (Trivedi et al. 2004), y 20% por *Pionus maximiliani* (Galetti y Rodrigues 1992); con excepción del 100% de depredación por *Brotogeris versicolorus* (Francisco et al. 2002). Así mismo, la depredación de semillas por el loro corona lila es superior al rango de 0 a 17% de depredación de frutos de dipterocarpáceas por otros vertebrados arborícolas, posiblemente ardillas (*Ratufa affinis*, *Sundasciurus hippurus*, *Callosciurus adamsi*, *C. prevost*), monos (*Presbytis rubicunda*, *Macaca fascicularis*, *M. nemestrina*), cálaos (*Buceros rhinoceros*) y un psitácido (*Psittacula longicauda*) en Malasia (Nakagawa et al. 2005).

Además de la depredación de semillas, los loros dejaron caer al suelo 11% de frutos inmaduros durante su actividad forrajera. Este 50% de pérdida pre-dispersión de la cosecha total de semillas de los árboles de *A. graveolens* es similar a lo encontrado por Coates-Estrada et al. (1993), un promedio de 51% de pérdida pre-dispersión en la cosecha total de frutos de 10 árboles de *Stemmadenia donelli-smithii* como resultado de

la actividad forrajera del loro de frente roja (*Amazona autumnalis*). En el caso de los dispersores de semillas como monos (*Allouata palliata*) y aves (*Turdus migratorius*), el desperdicio de frutos tirados al suelo durante el forrajeo ha sido considerado como una característica relacionada con una baja efectividad de dispersión (Howe 1980).

Por último, encontramos un 19.6% de semillas vacías en las trampas, que puede deberse a fallas en la polinización, limitación de recursos o depresión endogámica (Sork et al. 1993, Sakai et al. 1999, Kenta et al. 2002). Traveset (1993) sugiere que la partenocarpia (la producción de frutos sin semilla) pueda ser una estrategia de las plantas para diluir el efecto de la depredación.

Depredación por loros e insectos

En comparación con el alto porcentaje de 39% de depredación pre-dispersión de semillas de *A. graveolens* por los loros, la depredación predispersión por insectos fue de solamente 1.6% de las semillas. La dominancia de los loros sobre los insectos en la intensidad de depredación pre-dispersión de las semillas, se opone a lo encontrado por Nakagawa et al. (2005). En seis especies de Dipterocarpaceas del bosque lluvioso de Malasia, los insectos depredaron de 25% a 78% de las semillas caídas en las trampas, mientras que los vertebrados sólo depredaron de 1.4% – 24.6% (Nakagawa et al. 2005). Sin embargo, debido a la alta precipitación media anual de 3,200 mm en el bosque lluvioso, que está distribuida uniformemente a lo largo del año (Kumagai et al. 2001), es probable que la abundancia de insectos no sufra los decrementos observados en las poblaciones del bosque tropical seco (Lister y Garcia 1992). En el bosque tropical seco de Chamela hay una disminución tanto en la biomasa como en el número de individuos de insectos del dosel en la temporada de sequía (Lister y García 1992). Adicionalmente, las semillas de *A. graveolens* podrían contener alcaloides que funcionan como defensa

contra los insectos. Estudios bromatológicos demuestran que las hojas de *A. graveolens* contienen un monoterpenoide que funciona como repelente de hormigas del género *Atta* (Hubbell et al. 1984), aunque no existe información sobre posibles alcaloides en las semillas.

Por otro lado, la alta intensidad de depredación pre-dispersión de semillas por el loro corona lila podría ser debido a que el pico de fructificación de *A. graveolens* ocurre en los meses de abril a mayo, al final de la época seca, cuando hay una escasez general de recursos alimenticios para los loros (Renton 2001), y que coincide con el periodo en el que los loros están alimentando a sus crías (Renton 2002). Aunado a esto, análisis bromatológicos revelaron que las semillas de *A. graveolens* son ricas en grasas y proteínas (Gutiérrez Pérez 2005), que son importantes para el crecimiento de las crías. En este caso, las semillas de *A. graveolens* parecen proveer de mayores beneficios a los vertebrados, particularmente los loros, que a los insectos, al contrario de lo encontrado por Curran (1994) para las semillas de Dipterocarpaceas que al parecer tienen características que convienen más a los insectos que a los vertebrados. Ya que, además de su alta disponibilidad, las semillas de *A. graveolens* son de alta calidad nutritiva en la dieta de los loros, existiendo cierta preferencia de los loros por estas semillas.

Depredación de semillas en relación a la abundancia y dispersión del recurso

La depredación de semillas por los loros estuvo relacionada con el índice de vecindario, pero no con la abundancia inicial de frutos en los árboles, es decir, la agregación de árboles en fructificación predice mejor la depredación de semillas pre-dispersión por el loro corona lila que la abundancia de frutos en el árbol. Este resultado coincide con el de Coates-Estrada et al. (1993) en el que hubo mayor pérdida total de frutos por la

actividad forrajera del loro de frente roja en los árboles que tenían un coespecífico más cercano, pero no a los que tenían más frutos.

La depredación de semillas no se relaciona con la agregación del recurso en el caso de los insectos. Aunque existen pocos estudios que analicen la relación entre depredación, predisposición de semillas por insectos y abundancia o dispersión del recurso, en un trabajo realizado con una planta de la familia Araceae, *Xanthosoma daguense*, se encontró que la depredación por escarabajos de la familia Dinastinae incrementó con el incremento en la agregación de las inflorescencias de *X. daguense* (García Robledo et al 2005). Esta diferencia en los resultados entre ambos estudios podría deberse a que la depredación de semillas de *A. graveolens* por insectos fue muy baja (1.6%) debido posiblemente, a su baja abundancia en la temporada de sequía. Para poder determinar con certeza si la agregación de los árboles de *A. graveolens* tiene un efecto en la depredación de semillas por insectos, tal vez sería conveniente realizar este mismo estudio en temporada de lluvias cuando la abundancia de insectos aumenta.

La relación de intensidad de depredación con el tamaño de la cosecha es inconsistente y contradictoria entre los diferentes estudios. Tres especies de guacamayas (*Ara chloroptera*, *A. macao*, y *A. ararauna*) depredaron más aquellos árboles con menos frutos (Trivedi et al. 2004). Al contrario, la alta depredación de *Brotogeris versicolorus* (hasta 100% en algunos árboles) estuvo relacionada positivamente con el número inicial de frutos de *Eriotheca gracilipes*. Como sugieren otros autores, estas diferencias en los resultados podrían estar relacionados con los distintos sistemas reproductivos de las plantas (Greig 1999), las características del depredador (si es generalista o especialista) (Leimu et al. 2002) y las características del hábitat (Forget et al. 1999). La hipótesis de tamaño de cosecha o "crop size" está pensada en términos de dispersión y no de depredación de semillas, y por tanto en términos de beneficios y no

de costos para las plantas con una mayor cosecha de frutos. Aún así, Herrera (1986) sugiere que esta característica de las plantas, juega un papel importante en la atracción de dispersores, pero también en la atracción de depredadores de semillas, por lo que podría esperarse una relación entre tamaño de cosecha y número total y/o proporción de semillas depredadas.

Por otro lado, Ortiz-Pulido y Rico-Gray (2000) sugieren, en el contexto de la dispersión, que la remoción de frutos por frugívoros depende de la producción de una población en un año. Si una población produce muchos frutos en un año, un individuo no va a atraer muchos más dispersores si aumenta su tamaño de producción. Pero en una población con pocos frutos, un individuo atraerá significativamente más dispersores conforme aumenta el tamaño de su producción de frutos, y por tanto su eficiencia dispersora. En este caso, considerando el vecindario como una población, la producción de frutos por los árboles en el vecindario influiría sobre la atracción del árbol focal a los depredadores y la intensidad de depredación de sus semillas. Si el proceso de selección de recursos es jerárquico (Sallbanks 1993), podría ser que los loros primero elijan el parche de recursos y luego dentro del parche al individuo. Por lo tanto, para poder haber detectado efecto del tamaño de la producción de un árbol, se deberían haber comparado todos los árboles dentro de un vecindario, y no árboles en diferentes vecindarios

En el caso del loro corona lila, como los loros están depredando en parches con alta concentración de recursos, puede ser que la depredación se diluya entre árboles de un mismo parche. La teoría del forrajeo óptimo predice que los forrajeros más eficientes serán aquellos que escojan los parches con mayor concentración y mayor número de frutos (Krebs et al. 1978), por lo que nuestros resultados se explican parcialmente en términos de eficiencia del loro corona lila como forrajero óptimo. Es posible que una

vez localizados los parches de recursos, la cercanía entre árboles con frutos presenta mayores beneficios para los forrajeros en términos de eficiencia energética que la producción individual de frutos.

Depredación post-dispersión

La tasa de remoción post-dispersión de frutos de *A. graveolens* estimada para los vertebrados fue significativamente mayor que la remoción por insectos. Entre los vertebrados, los roedores han sido identificados como los principales removedores de semillas post-dispersión en todo el mundo (Crawley 1992). En otros estudios de remoción de semillas post-dispersión en el bosque tropical de Chamela, la rata espinosa (*Lyomys pictus*) ha sido identificado como el mamífero terrestre más abundante y como uno de los principales removedores de semillas y frutos (Ceballos 1989 y Briones 1996).

El análisis de supervivencia demostró que la probabilidad de supervivencia por remoción de insectos fue la misma en los dos sitios, Chamela y Limbo, pero hubo menos frutos supervivientes por actividad de vertebrados en Limbo. Esta mayor remoción en Limbo puede deberse a la vegetación del sitio, que contiene elementos tanto de bosque caducifolio como de subcaducifolio, a diferencia de los cuadrantes de Chamela en los que la vegetación es predominantemente de bosque tropical subcaducifolio. Sánchez- Cordero et al (2007) realizaron un estudio de remoción postdispersión por la rata espinosa, de semillas y frutos de cuatro especies de plantas: *Delonix regia*, *Lonchocarpus eriocarinalis*, *Caesalpinia coriaria* y *Spondias purpurea*. Estos autores encontraron que esta rata removió un mayor porcentaje de semillas en bosque caducifolio (57%) que en bosque subcaducifolio (22.5%) y sugirieron que esto se debía a que la densidad *L. pictus* es mayor en BTC y también a que corre menor

riesgo de depredación por ocelotes en este ecosistema que en BTS. Así mismo, Briones (1996) encontró que las semillas de especies de plantas que presentaron una mayor remoción por parte de este roedor presentaban características especiales como alta facilidad de manejo y transporte por ser de tamaño pequeño, alto contenido nutricional, y ausencia de metabolitos secundarios. Los frutos de *A. graveolens* tienen dos características que podrían resultar atractivas para este roedor: 1) son de tamaño pequeño (1 a 1.5 cm de largo), por lo que podrían presentar facilidad de manejo y de transporte y 2) sus semillas son altas en grasas y proteínas (Gutiérrez Pérez 2005), por lo que se perfila como un recurso de gran valor para este roedor.

Con respecto al tratamiento de exclusión, la probabilidad de supervivencia de las semillas declinó mas rápidamente hacia el final del periodo de 45 días, indicando mayor tasa de remoción de los frutos. Durante las revisiones diarias encontramos frutos con mordeduras en la cáscara, posiblemente de hormigas o escarabajos de suelo que han sido reconocidos como importantes consumidores o removedores post-dispersión (Westerman 2003; Kelt et al. 2004). El consumo parcial y no total de los frutos de *Astronium graveolens* por los insectos podría indicar que presentan compuestos químicos que repelen a los invertebrados (Hubbell et al. 1984).

Implicaciones para la interacción planta-animal

Los depredadores de semillas podrían afectar la evolución de las plantas afectando la producción de propágulos de manera diferencial entre plantas con distintas características hereditarias (Hulme y Benkman 2002). El efecto de los psitácidos en la evolución de características de las plantas con las que interactúan, ha sido sugerido para el caso de las semillas duras de diversas palmas como adaptación a la depredación (Yamashita y Valle 1993). En el caso del presente estudio, la característica hereditaria que presenta gran variación entre individuos y sobre la que los loros podrían ejercer

presión de selección, es el tamaño de cosecha producidos por los individuos de *A. graveolens*. Los resultados presentados aquí no apoyan esta hipótesis, ya que no se encontró una relación directa entre intensidad de depredación y número de frutos producidos por los árboles. Sin embargo, sería conveniente en futuros estudios hacer comparaciones entre distintas poblaciones de *A. graveolens* para poder explorar esta perspectiva.

El efecto de la depredación de semillas por parte del loro corona lila en el bosque tropical seco de Chamela durante la época de sequía, podría ser similar al papel que juegan los insectos como depredadores de semillas durante la temporada de lluvias. Aunque no hay hasta ahora una estimación de la intensidad de depredación de semillas pre-dispersión por insectos en bosques tropicales secos, Janzen estimó que 20% de las todas las especies de plantas en el bosque tropical seco de la provincia de Guanacaste, Costa Rica, sufre depredación pre-dispersión por insectos (Janzen 1983). El loro corona lila, durante la temporada seca, además de depredar semillas de *A. graveolens* en grandes cantidades, ingiere semillas de *Piranhea mexicana*, *Erythrina lanata*, *Comocladia engleriana* y *Pithecellobium dulce* (Renton 2001), por lo que podría jugar un rol funcional muy importante como depredador de semillas y tal vez en el mantenimiento de la diversidad de especies en el bosque tropical caducifolio

CAPÍTULO 3. Las semillas de *Astronium graveolens* como recurso clave para la reproducción de los loros

INTRODUCCIÓN

Terborgh (1986) definió a las especies clave como aquellos recursos vegetales que están disponibles abundantemente, y de manera confiable, durante períodos de escasez general de recursos alimenticios, y que juegan un papel predominante en la manutención de poblaciones y comunidades de consumidores. La presencia de estas especies es tan importante dentro de una comunidad biótica que afecta la capacidad de carga animal de un lugar, y si están ausentes se produce un período de extrema escasez de recursos (Peres 2000). Incluso se ha sugerido que la ausencia del recurso clave puede afectar a la comunidad de frugívoros a través de la modificación en las interacciones como la competencia por recursos y el consecuente cambio en las abundancias relativas de las especies en la comunidad.

En distintos bosques tropicales se ha identificado algunas especies vegetales como recursos claves con base en dos criterios fundamentales: 1) la importancia de estas especies en la dieta de los animales y la medida en que los frugívoros “prefieren” estas especies sobre otras, y 2) la temporalidad de su disponibilidad (Peres 2000). Asociado a este segundo criterio, Peres (2000) especifica que el recurso clave debe ser confiable entre años, es decir, que su abundancia y su temporalidad tengan poca variación interanual. Los períodos de fructificación largos o agregaciones altas de los recursos en el espacio, pueden funcionar como indicadores de esta confiabilidad interanual. Además, la abundancia debe manifestarse tanto en la densidad, como en el tamaño del parche (Peres 2000).

Si bien los trabajos iniciales planteaban que un recurso alimenticio tenía que ser usado por varias especies de la comunidad de animales para ser considerada como recurso clave, algunos estudios más recientes han usado el término de especies claves en el contexto de una o dos especies de animales (Overdorff 1992, Morgan 2007). Por ejemplo, en el caso de la comunidad de elefantes de la Réserve de Faune du Petit Loango, en Gabón, se determinó que los frutos de *Sacoglottis gabonensis* constituyen un recurso clave para los elefantes, en función de la evaluación de la preferencia de los animales por esta especie, ya que 73% de las muestras fecales mostraron presencia de frutos de *Sacoglottis* en el período de sequía (en contraparte, durante la temporada de lluvias el 51% de las muestras presentó estos frutos). Además, el número y biomasa de frutos de esta especie, fue la única de entre varias, que se relacionó de forma negativa con la precipitación, lo que indica que este recurso estaba presente cuando había menos precipitación y menos recursos disponibles (Morgan 2007). En el presente trabajo usaré de manera similar, el término de especie clave, en el contexto de una sola especie animal: un psitácido del bosque seco tropical de la costa Pacífica Mexicana.

La mayoría de las especies de psitácidos se alimenta principalmente de semillas del dosel (Galetti 1993, 1997; Renton 2001). Debido a esta dieta principalmente granívora, estas aves enfrentan variaciones temporales en la disponibilidad de recursos alimenticios (Renton 2001). Algunos estudios han demostrado que los psitácidos son capaces de rastrear en el tiempo y el espacio las fluctuaciones en disponibilidad de recursos (Renton 2001; Wirminghaus et al. 2001, 2002; Ragussa-Neto 2004).

El loro corona lila (*Amazona finschi*) es un ave principalmente granívora, su dieta está compuesta en un 82% de semillas y 9% de frutos (Renton 2001). La época reproductiva de este loro se desarrolla entre enero y mayo (Renton y Salinas-Melgoza

1999), coincidiendo con la época seca cuando la disponibilidad de recursos disminuye (Renton 2001, 2002) La dieta de las crías de los psitácidos es similar a la de los adultos, ya que está constituida principalmente de semillas y algunos frutos (Gonzales Elizondo 1998, Renton 1998, Sánchez Martínez 2003). En el caso de la dieta de las crías del loro corona lila, las semillas de frutos inmaduros de *Astronium graveolens* son el principal componente, ocurriendo con una frecuencia de 73% de las muestras y formando la proporción más grande de 42% de la biomasa total de la dieta (Renton 1998, Sánchez Martínez 2003, Gutiérrez Pérez 2005). Sin embargo, es posible que exista variación interanual en la composición de la dieta de las crías del loro corona lila (Renton 1998), y en la disponibilidad de recursos alimenticios durante la temporada de reproducción de los loros (Renton 2002), por lo que es necesario analizar estos factores de la dieta con datos de más de un año.

La dominancia de las semillas de *A. graveolens* en la dieta de las crías del loro corona lila permite sugerir que esta especie de planta constituye un recurso muy importante para la reproducción de los loros. Resulta importante determinar la preferencia por las semillas de *A. graveolens* en la dieta de las crías, y si existe variación entre años, de tal manera que se pueda evaluar la importancia de *A. graveolens* como un recurso clave para esta especie de loro.

HIPÓTESIS

Debido a que *Astronium graveolens* fructifica durante el periodo de anidación de los loros, cuando hay pocos recursos alimenticios disponibles, las semillas de *A. graveolens* serán el componente principal en la dieta de las crías del loro corona lila durante los dos años estudiados.

OBJETIVO

Determinar la composición de la dieta de las crías del loro corona lila y evaluar el papel de las semillas de *A. graveolens* como recurso clave durante la anidación de los loros, y si los patrones observados son consistentes en dos años consecutivos.

MÉTODOS

Contribución de A. graveolens en la dieta de las crías de los loros

Se determinó la contribución de *A. graveolens* en la dieta mediante muestras del contenido del buche de las crías del loro corona lila. Se obtuvieron muestras de buche de 14 pollos en 8 nidos, del 2 de abril al 1 de mayo del 2007, y 8 muestras de 5 pollos en 2 nidos durante las fechas del 7 al 23 de abril de 2008. Estas fechas corresponden a la tercera semana de los pollos de los que se extrajo la muestra, que es cuando se puede realizar el método empleado de extracción de alimento del buche descrita por Enkerlin-Hoeflich et al. (1999).

Se obtuvieron muestras de los pollos de cada nido aproximadamente 2 veces por semana, entre las 10:00-11:00 hrs, cuando los adultos están ausentes del nido (Renton y Salinas-Melgoza 1999), y ha pasado poco tiempo desde que las crías fueron alimentadas por los padres. Las muestras se guardaban en bolsas de plástico y eran refrigerados hasta su procesamiento.

Una vez en el laboratorio, las semillas de cada muestra se separaban e identificaban comparando con semillas de frutos colectados en campo. Se contaron las semillas de cada especie y se pesaron con una balanza electrónica con precisión de 0.01 g para determinar su biomasa. Se determinó la contribución de cada alimento en la dieta de las crías mediante su frecuencia de ocurrencia en las muestras y su proporción de la biomasa total. Para efectos del análisis, se combinaron las muestras tomadas de pollos hermanos en el mismo nido del mismo día, para obtener así, una muestra por día nido.

Variación interanual de los frutos de A. graveolens

Con el fin de evaluar si *A. graveolens* es un recurso confiable, con poca variabilidad entre años, realizamos comparaciones entre 2007 y 2008 en términos de la temporada de fructificación de los árboles de *A. graveolens*, así como de la abundancia y el vecindario de los frutos de esta especie. Como medida de abundancia de frutos en el árbol se utilizó el número total de frutos caídos en 4 trampas debajo de la copa de cada árbol durante todo el período de fructificación. Las trampas tenían una superficie de 0.5 m², y fueron fabricadas con una malla de nylon con apertura de malla de 1 mm y sostenidas con postes de aluminio a 1 m del suelo. Como medida de vecindario, se calculó, un índice basado en la distancia entre coespecíficos fructificando al mismo tiempo en un radio de 50 metros y el DAP de estos coespecíficos. El índice de vecindario (IV), diseñado por R. Dirzo (com. pers.) se calculó de la siguiente manera:

$$IV = (1/D \bar{x}) \times V \times DAP \bar{x}$$

donde: $D\bar{x}$ es la distancia promedio de los vecinos dentro del radio definido; V es el número de vecinos dentro del radio; $DAP\bar{x}$ es el diámetro promedio de los vecinos

Análisis estadístico

Para analizar la variación interanual en los elementos encontrados en el buche de las crías, se comparó entre años la frecuencia y biomasa de cada elemento mediante una prueba de t pareada. Para analizar la variación interanual en los árboles de *A. graveolens*, se comparó tanto el número de frutos caídos en las trampas, como el índice de vecindario de los mismos árboles en 2007 y 2008, mediante pruebas de t pareadas. Por último se analizó la similitud de solapamiento en las dietas entre años usando el índice de similitud de Morisita para datos cuantitativos (frecuencia de los elementos vegetales en la dieta) (Krebs 1989).

RESULTADOS

Contribución de A. graveolens en la dieta de las crías de los loros

Se identificaron un total de 13 elementos distintos en las muestras de buche (Tabla 1), la mayoría vegetales y principalmente semillas. Solamente en una muestra de una cría, se encontraron restos de una larva de insecto.

En 2007 se registraron 13 elementos diferentes en la dieta de las crías (Tabla 1). En cada nido, los padres dieron en promedio 4.13 ± 1.60 fuentes de alimento distintas por día (muestra por día por nido). Las semillas de *A. graveolens* estuvieron presentes en 100% de las muestras de buche, representando 67% de la biomasa total (Tabla 1). El siguiente

elemento más frecuente fueron los trozos de madera con 93% de ocurrencia en las muestras, aunque tuvieron una proporción de biomasa muy pequeña (Tabla 1). Las semillas del fruto inmaduro de *Spondias purpurea* constituyeron el tercer elemento más frecuente, pero contribuyeron una proporción mínima de la biomasa (Tabla 1). El único elemento de pulpa de fruto consumido fue de *Ficus spp*, aunque estuvo presente en solo 6.7% de las muestras (Tabla 1).

En 2008, se registraron solamente 5 elementos distintos en la dieta de las crías (3.75 ± 1.5 elementos distintos) (Tabla 1). Nuevamente las semillas de *A. graveolens* fueron el elemento con mayor biomasa ya que representaron el 78% de la biomasa total y ocurrieron en 75% de las muestras (Tabla 1). El elemento más frecuente en las muestras este año fueron los trozos de madera, aunque contribuyeron en baja proporción a la biomasa de la dieta (Tabla 1). Otros elementos que estuvieron frecuentemente en las muestras de este año fueron semillas de *Spondias purpurea*, *Pithecellobium dulce* y *Adelia oaxacana*. Sin embargo, estos elementos correspondieron a menos del 10% de la biomasa total (Tabla 1).

Tabla 1. Porcentaje de frecuencia y proporción de la biomasa total en las muestras de cada componente en la dieta de las crías del loro corona lila durante el periodo del 1 abril al 2 mayo en 2007 y 2008. En el caso de *Ficus* spp, no fue posible determinar la biomasa de la pulpa debido a que esta era ínfima

Elemento	Frecuencia		Biomasa	
	2007	2008	2007	2008
<i>Astronium graveolens</i>	100	75	0.672	0.781
Trozos de madera	93.3	100	0.108	0.051
<i>Spondias purpurea</i>	73.3	50	0.001	0.001
<i>Comocladia engleriana</i>	33.3	25	0.071	0.036
<i>Pithecellobium dulce</i>	26.7	50	0.026	0.088
<i>Adelia oaxacana</i>	13.3	50	0.004	0.043
<i>Piranhea mexicana</i>	13.3		0.071	
Pulpa <i>Ficus</i> spp.	6.7	25	ND	ND
Fragmento de rosetas acaules de bromelia	6.7		0.003	
<i>Erythrina lanata</i>	6.7		0.030	
Indeterminado	6.7		0.010	
Larva de insecto	6.7		0.001	
<i>Plumeria rubra</i>	6.7		0.002	

Las semillas de *A. graveolens* estuvieron en promedio de los dos años, en $94.7\% \pm 8.5\%$ de las muestras, y constituyeron el mayor porcentaje de $70\% \pm 7.6\%$ de la biomasa total de las muestras (Fig 1, Tabla 1). Los trozos de madera también tuvieron una frecuencia promedio de $94.7\% \pm 7.1\%$, aunque representaron solo $3.73\% \pm 4.0\%$ del total de biomasa. Otros elementos presentes en la mayoría de las muestras en ambos años fueron las semillas de *Spondias purpurea*, *Comocladia engleriana*, y *Pithecellobium dulce*. No obstante su presencia frecuente en las muestras, estos elementos se encontraron en proporciones muy bajas de biomasa (Fig 1).

Finalmente el índice de similitud de Morisita fue de 0.98, demostrando que hubo gran similitud entre años en la frecuencia de los elementos encontrados en las muestras de buche de las crías. De igual manera, no hubo diferencia significativa entre años en los elementos encontrados en la dieta de las crías, en frecuencia (t pareada = 0.45, $n = 7$ $P = 0.67$), o en biomasa total (t pareada = 0.77, $n = 7$ $P = 0.47$).

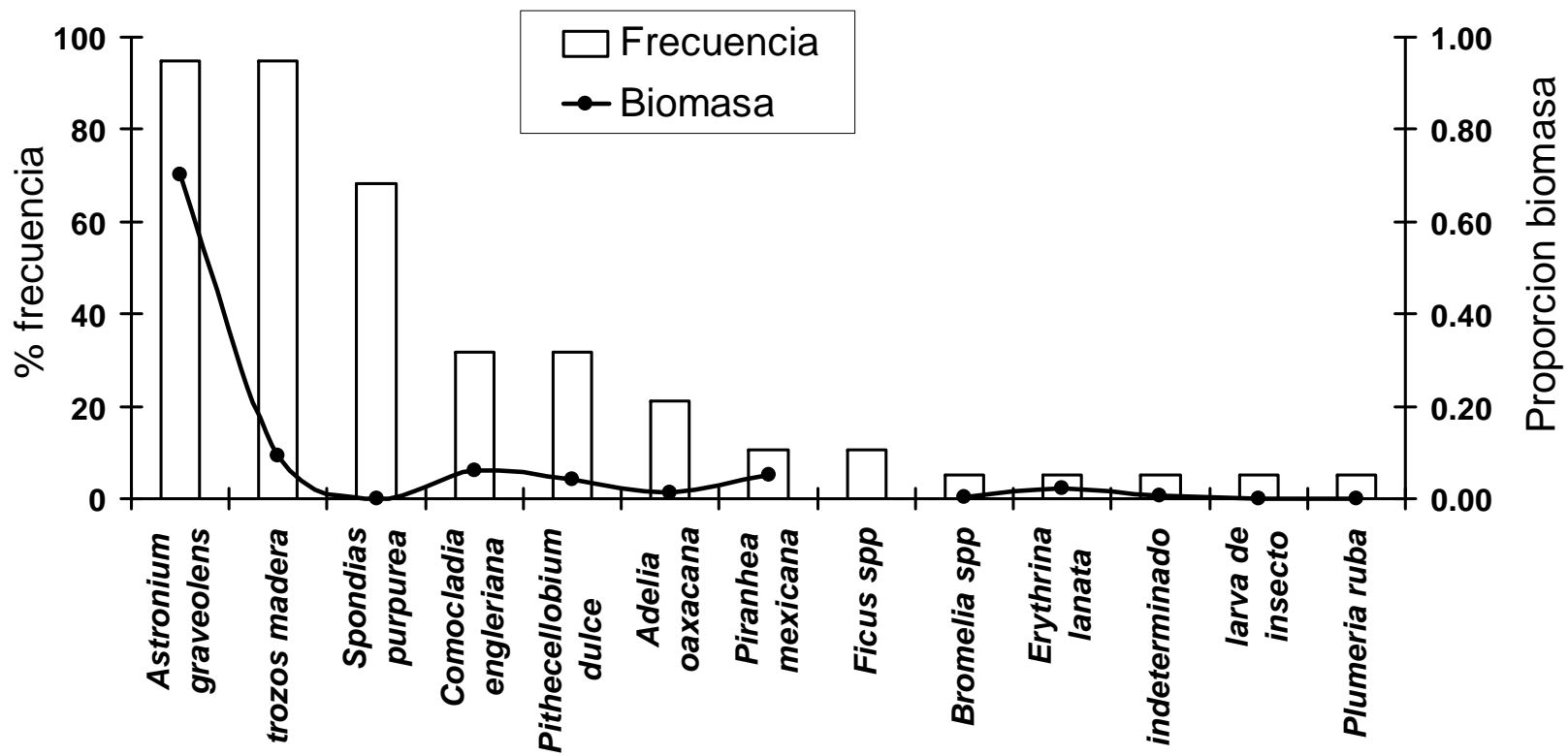


Fig 1. Porcentaje de frecuencia y proporción de biomasa promedio de dos años de los componentes en la dieta de las crías del loro corona lila.

Variación interanual de los frutos de Astronium graveolens.

En 2007, el período de fructificación de los árboles de *A. graveolens* tuvo una duración de 15 semanas, empezando el 12 de abril y terminando el 21 de junio, mientras que en 2008 la fructificación tuvo una duración de 12 semanas del 25 de abril al 14 de junio. El número total de frutos caídos en las trampas de los mismos árboles en 2007 y 2008 no varió significativamente (t pareada = 1.34, g.l. = 7, P = 0.22; Tabla 2).

Tabla 2. Comparación entre años (2007 y 2008) de número total de frutos caídos en las trampas

Arbol	2007	2008
3	2094	646
4	1314	1269
9	3909	1813
10	1693	3118
11	3125	581
12	3072	1976
14	2024	1123
15	980	2200

DISCUSIÓN

La dieta de las crías del loro corona lila está compuesta casi completamente de semillas. Esta dieta principalmente granívora es similar a lo encontrado en los únicos otros tres estudios conocidos sobre la dieta de las crías de psitácidos (González Elizondo 1998, Renton 1998, Sánchez Martínez 2003). Sin embargo, en las muestras de buche de otras tres especies de loros en el noreste de México (*Amazona autumnalis*, *A. oratrix* y *A. viridigenalis*), se encontraron frecuentemente y en proporciones altas, larvas de insectos (González Elizondo 1998). En loro corona lila, de las muestras de los dos años, solamente en una ocasión, se encontraron restos de una larva de insecto.

Aunque el término de recurso clave fue acuñado en el contexto de la importancia de una especie de planta para una comunidad de vertebrados consumidores en los bosques tropicales (Terborgh 1986), los resultados del presente estudio sugieren que *Astronium graveolens* puede ser considerado como recurso clave para las crías del loro corona lila debido a las siguientes características: 1) fructifica cuando hay baja disponibilidad de recursos alternativos (baja redundancia temporal), 2) es preferida sobre otras especies de plantas, 3) es el recurso más importante en la dieta de las crías, y 4) presenta confiabilidad en su fructificación entre años.

El pico de fructificación de *A. graveolens* coincide con la temporada reproductiva del loro corona lila y también con la temporada de mayor escasez en el bosque tropical de Chamela (Renton 2001). En los dos años de este estudio, las semillas de *A. graveolens* fueron el elemento más importante en la dieta de las crías ya que fueron encontradas en la mayoría de las muestras de buche (94.7%) y representaron, en promedio, el 70% de la biomasa total. Esto podría indicar poca disponibilidad de los frutos de las otras especies, pero además cierta preferencia por las semillas de *A. graveolens*. Renton (2001) muestra

que durante los meses de abril y mayo, que son las fechas en que se tomaron las muestras de buche en este estudio, pocas especies de árboles como *Comocladia engleriana*, *Spondius purpurea*, *Caesalpinia eriostachya* y *Ficus cotinifolia*, que forman parte de la dieta del loro corona lila, están fructificando. Es importante mencionar también, que un estudio realizado recientemente con las poblaciones de loro corona lila de Michoacán y Jalisco, demuestra que este loro utiliza para anidar, solamente cuatro especies de árboles: *A. graveolens*, *Piranhea mexicana*, *Brosimum aliscastrum* y *Tabebuia spp.*, mismos que son característicos de bosque tropical caducifolio (Monterrubio-Rico et al 2009). Estos datos subrayan la importancia que puede tener *A. graveolens* para la dieta de las crías de este loro, ya que demuestra que su principal fuente de alimento se encuentra en el mismo hábitat en el que anida.

Otras características importantes de las semillas de *A. graveolens* como posible recurso clave son su alto valor nutricional y su confiabilidad interanual. Análisis bromatológicos de las semillas consumidas por las crías del loro corona lila, revelaron que las semillas de *A. graveolens* son ricas en grasas y proteínas (Gutiérrez Pérez 2005), nutrientes que son requeridos por las crías durante su crecimiento. Murphy (1996) establece que las crías en crecimiento de las aves tienen demandas de aminoácidos esenciales hasta 3 veces más altas que los adultos y que si las crías no llenan sus requerimientos diarios de proteínas reducen su tasa de crecimiento. Finalmente, la fructificación de *A. graveolens* abarcó el período casi completo de crianza de los loros (marzo a mayo), ya que tanto en 2007 como en 2008, los árboles estudiados tuvieron frutos desde abril hasta junio y este largo período de fructificación, se ha tomado como indicador de confiabilidad para los consumidores (Peres 2000). En marzo, cuando comienza la temporada de crianza del loro y aún no comienza el pico de fructificación de *A. graveolens*, los padres pueden estar alimentando a las crías con semillas o pulpa

de otras especies de árboles como *Comocladia engleriana*, *Spondias purpurea*, y *Ficus cotinifolia*, que también fueron encontrados en las muestras de buche tomadas en los meses de estudio.

Con el fin de determinar con mayor certeza lo indispensable que pueden ser las semillas de *A. graveolens* en la dieta de las crías de este loro, sería importante realizar estudios a largo plazo con datos de varios años que relacionen directamente la abundancia de este recurso en la Reserva de Chamela-Cuixmala y su importancia en términos de biomasa y frecuencia en la dieta, con el éxito reproductivo de la población de loro corona lila de este sitio.

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de este trabajo sugieren que en el bosque tropical seco de Chamela-Cuixmala, en particular durante la temporada de secas cuando la abundancia de insectos disminuye, el papel del loro corona lila como depredador de semillas es similar al rol de los artrópodos en sitios con un patrón de precipitación más uniforme a lo largo del año. Ciertas características que poseen los psitácidos, tales como el tamaño grande de cuerpo, la elevada vagilidad y la tendencia a forrajear en grupo, les permite depredar semillas eficientemente, aún cuando estos recursos de dosel suelen presentar una alta variabilidad tanto espacial como temporal (Frankie et al. 1974, Renton 2001). En el caso de *Amazona finschi*, la depredación de 39% de la producción de semillas de *Astronium graveolens*, es la tasa de depredación por loros, más alta hasta ahora reportada. Esta alta tasa se explica por la capacidad de *A. finschi* de rastrear los recursos disponibles en el tiempo y el espacio (Renton 2001) y por que es un recurso que puede considerarse clave para sus crías. En el presente estudio, tanto las observaciones de forrajeo como la depredación evaluada con las trampas de frutos, revelan que la agregación de frutos en el espacio tiene más efecto en la intensidad de depredación por el loro, que la abundancia inicial de semillas. *A. graveolens* puede considerarse un recurso clave para las crías del loro corona lila debido a que fructifica en una temporada de escasez general de recursos, es preferida sobre otras especies de plantas y es el recurso más importante en la dieta de las crías, contribuyendo con una gran cantidad de proteínas importantes para su crecimiento.

Se ha observado que la depredación de semillas por loros es más intensa en fragmentos pequeños debido a la escasez de alimentos (Galetti y Rodrigues 1992; Francisco et al 2002), por lo que la elevada tasa de depredación de semillas de

Astronium graveolens por el loro corona lila, podría aumentar si el bosque tropical subcaducifolio en la zona de Chamela – Cuixmala continúan siendo deforestados.

Además de esta especie, el loro corona lila podría afectar el establecimiento de propágulos de especies como *Brosimum alicastrum*, *Piranhea mexicana*, *Erythrina lanata*, y *Comocladia engleriana*, que también forman parte importante de su dieta durante la temporada de sequía por lo que estos loros, junto con otros vertebrados de tamaño grande que se alimentan en el dosel, podrían estar jugando un papel funcional importante como depredadores de semillas en bosques tropicales y por tanto, en el mantenimiento de la diversidad de árboles en los bosques tropicales.

No obstante, los psitácidos están entre los grupos de aves más amenazados (Bennett and Owens 1997) y una buena parte de las especies de loros amenazados se distribuye en bosques tropicales secos (Collar and Juniper 1991, Snyder et al. 2000), por lo que la pérdida potencial de estas especies podría implicar también la pérdida de su papel funcional en este ecosistema.

LITERATURA CITADA

- Akashi, N. 1997. Dispersion pattern and mortality of seeds and seedlings of *Fugus crenata* Blume in a cool temperate forest in western Japan Ecology. Res. 12: 159–165
- Alcántara. J. M., Rey, P.J. , Sánchez-Lafuente A.M. y Valera F. 2000. Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant –seed disperser interaction. Oikos 88: 362-370
- Auld, D.T. 1986. Variation in predispersal seed predation in several Australian *Acacia* spp. Oikos 47: 319–326
- Anderson, C.J. y Macmahon, J.A. 2001. Granivores, exclosures, and seed banks: harvester ants and rodents in sagebrush-steppe. Journal of Arid Environments 49:343–355.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica 22:22–35
- Briones-Salas M., Sánchez-Cordero V., y Sánchez-Rojas G. 2006. Multi-species fruit and seed removal in a tropical deciduous forest in Mexico. Canadian Journal of Botany 84:433-442
- Ceballos, G. 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forest in western Mexico. PhD. Dissertation. Department of Ecology and Evolutionary Biology. The University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Coates-Estrada R., Estrada A., y D. Merritt. 1993. Foraging by parrots (*Amazona autumnalis*) on fruits of *Stemmadenia Donnell-Smithii* (*Apocynaceae*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Journal of Tropical Ecology 9: 121-124
- Cunningham, S. A. 1997. Predator control of seed production by a rain forest understory palm. Oikos 79: 282–290
- Curran L.M. 1994. The ecology and evolution of mast-fruiting in Bornean Dipterocarpaceae: A general ectomycorrhizal theory. Ph.D.Dissertation. Princeton University.
- Curran L.M. y M. Leighton. 2000. Vertebrate responses to spatiotemporal variation in seed production of mast-fruiting Dipterocarpaceae. Ecological Monographs 70: 101–128

- Chapman C.A., L.J. Champan, R. Wingham, K. Hunt, D.L. Gebo, L. Gardner.
Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24: 527-531
- Crawley M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. En: M. Fenner (ed)
Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. CAB International,
Wallingford, UK. pp: 157-191
- DeSteven, D. 1981. Predispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea occidentalis*,
Euphorbiaceae). *Biotropica* 13: 146–150.
- Fenner, M., J. E. Cresswell, R. A. Hurley y T. Baldwin. 2002. Relationship between
capitulum size and pre-dispersal seed predation by insects in common Asteraceae.
Oecologia 130: 72–77
- Forget, P.M., K., Kitajima, R.B. Foster. 1999. Pre- and postdispersal seed predation in
Tachigali versicolor (Caesalpinaceae): effects of timing of fruiting and variation
among trees. *Journal of Tropical Ecology* 15: 61–81
- Francisco, M.R., V.O Lunardi. M.Galetti 2002. Massive Seed Predation of
Pseudobombax grandiflorum (Bombacaceae) by Parakeets *Brotogeris*
versicolurus (Psittacidae) in a Forest Fragment in Brazil. *Biotropica* 34: 613–615
- Galetti, M., 1993. Diet of the Scaly-headed parrot (*Pionus maximiliani*) in a
semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 25: 419–425
- Galetti, M., Rodrigues, M., 1992. Comparative seed predation on pods by parrots in
Brazil. *Biotropica* 24: 222–224
- Ghazoul J. K., A. Liston, y T.J. Boyle. 1998. Disturbance-induced density-dependent
seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. *Journal of*
Ecology 86: 462–4
- Gutiérrez Pérez, A. 2005. Disponibilidad y calidad nutritiva de recursos y su relación
con la dieta de las crías del loro corona lila (*Amazona finschi*) en un bosque
tropical caducifolio. Tesis de Maestría. UNAM, México
- Greig, N. 1993. Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rainforest.
Oecologia 93: 412–420
- Higgins, M.L. 1979. Intensity of seed predation on *Brosimum utile* by Mealy parrots
(*Amazona farinosa*). *Biotropica* 11: 80
- Herrera C.M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: Why they don't behave the way they
should. En: Levey D.J., W.R. Silva y M. Galetti (eds) *Seed Dispersal and*
Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation . CAB International

- Howe H.F. 1980. Monkey Dispersal and Waste of a Neotropical Fruit. *Ecology* 61: 944-959
- Hubbell, S.P., J.J. Howard y F.W. Wiemer. 1984. Chemical Leaf Repellency to an Attine Ant: Seasonal Distribution Among Potential Host Plant Species. *Ecology* 65: 1067-1076
- Hulme 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111: 91-98
- Hulme 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution And Systematics* 1: 32-46
- Hulme, P. E. 2002. Seed-eaters: seed dispersal, destruction and demography. En: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (eds). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* CAB International.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Janzen D.H. 1979. How to be a fig. *Annual review of ecology and systematics* 10:31–51
- Janzen D.H. 1983. Ants and Plants. *Ecology* 64: 965-965
- Janzen D.H. 1980. Patterns of Herbivory in a Tropical Deciduous. *Biotropica* 13: 271-282
- Jiménez, Q., 1994. Ron ron, *Astronium graveolens* Jacq. Afiche Revista Forestal Centroamericana 3(8).
- Jordano P. 1980. Fig-Seed Predation and Dispersal by Birds. *Biotropica* 15: 38-41
- Jordano P. y E. Schupp. 2000. Seed Disperser Effectiveness: The Quantity Component and Patterns of Seed Rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615
- Kelt D.A., P.L. Meserve, J.R. Gutiérrez 2004. Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. *Journal of Biogeography* 31: 931–942
- Krebs J.R. y Davies N. 1978. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications
- Kristosch G. Marcondes-machad L.O. 2001. Diet and feeding behavior of the reddish-bellied Parakeet (*Pyrrhura frontalis*) in an Araucaria Forest in Southeastern Brazil. *Ornitologia neotropical* 12: 215–223
- Kenta T., K.Kentaro, M. Nakagawa, K.Okada, A.Abang, H. Nakashizuka, T. Nakashizuka. 2002. Multiple factors contribute to outcrossing in a tropical

- emergent Dipterocarpus tempehes, including a new pollen-tube guidance mechanism for self-incompatibility. *American Journal of Botany*;89:60-66
- Kerley, G I H. 1991. Seed removal by rodents, birds and ants in the semi-arid Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environment* 20: 63–69.
- Kumagai T. Koichiro K., Hironori N., Y.Tanaka, K. Tanaka y M. Susuki. 2001. Vertical profiles of environmental factors within tropical rainforest, Lambir Hills National Park, Sarawak, Malaysia. *Japan. Forest Research* 6: 257-264
- Laska, M. S.y E.W. Stiles. 1994. Effects of fruit crop size on intensity of fruit removal in *Viburnunz prunifoliurn (Caprifoliaceae)*. *Oikos* 69: 199-202
- Levey D.J. Spatial and Temporal Variation in Costa Rican Fruit and Fruit-Eating Bird Abundance. *Ecological Monographs* 58: 251-269
- Levings, S.C. y Windsor, D.M. 1982. Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. En: E.G. Leigh, A.S. Rand y D.M. Windsor (eds) *The Ecology of a Tropical Forest: Seasonal Rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Leimu R., S. Kimmo, J.Ehrlén, K. Lehtilä. 2002.Pre-dispersal seed predation in *Primula veris*: among-population variation in damage intensity and selection on flower number. *Oecologia* 133:510–516
- Lister, B.C. 1981. Seasonal Niche Relationships of Rain Forest Anoles. *Ecology*, 62:1548-1560.
- Lister, B. C., y A. García Aguayo. 1992. Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology* 61:717-733
- Louda, S.M., M.A., Potvin, S.K., Collinge. 1990. Predispersal seed predation, postdispersal seed predation and competition in the recruitment of seedlings o f a native thistle in Sandhills prairie. *American Midland Naturalist* 124: 105-113
- Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. *Occasional Papers of the California Academy of Science* 148:1-60.
- Lyal C.H. y Curran L.M. 2000. Seed-feeding beetles of the weevil tribe Mecysolobini (Insecta: Coleoptera: Curculionidae) developing in seeds of trees in the Dipterocarpaceae. *Journal of natural History* 34: 1743-1847
- McConkey, R. K., F. Aldy, A. Ario y J. D. Chiveres. 2002. Selection of fruit by gibbons (*Hylobates muelleri X agilis*) in the rain forests of central Borneo. *International Journal of Primatology* 23: 123–145

- Monterrubio-Rico T.C., J.M. Ortega-Rodríguez, M.C. Marín-Togo, A. Salinas-Melgoza y K. Renton. 2009. Nesting Habitat of the Lilac-crowned Parrot in a Modified Landscape in Mexico. *Biotropica*. doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00493.x
- Murphy M.E. 1996. Energetics and nutrition of molt. En: Carey C (ed) *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Nakagawa, M., Y. Takeuchi, K. Tanaka, T. Nakashizuka. 2005. Predispersal seed predation by insects vs vertebrates in 6 dipterocarpaceae species in Sarawak, Malaysia. *Biotropica* 37: 389-396
- Norconck, M. A., C. Wertis y W. G. Kinzey. 1997. Seed predation by monkeys and macaws in eastern Venezuela: preliminary findings. *Primates* 38: 177-184
- Ortiz-Pulido R y Rico-Gray V. 2000. The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *Oikos* 91: 523-527
- Peres, C.A. 1991. Seed predation of *Cariniana micrantha* (Lecythidaceae) by brown capuchin monkeys in Central Amazonia. *Biotropica* 23: 262-270
- Pérez E.M., Weisz M.M., Lau P., y Bulla, L. 2006. Granivory, seed dynamics and suitability of the seed-dish technique for granivory estimations in a neotropical savanna *Journal of Tropical Ecology* 22:255–265.
- Pizo M.A., Simão I., Galetti M. 1995. Diet and flock size of sympatric parrots in the Atlantic Forest of Brazil. *Ornitologia neotropical* 6: 87-95
- Pollock KH., Winterstein S.R, Bunck C.M. y P.D. Curtis. 1989. Survival analysis in telemetry studies: The staggered entry design. *Journal of Wildlife Management* 53:7-15
- Ragusa-netto, J. y Fecchio. 2006. Plant food resources and the diet of a parrot community in a gallery forest of the Southern Pantanal (Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 66: 1016-1032
- Ramírez N. y Arroyo M.K. 1987. Variación espacial y temporal en la depredación de semillas de *Copaifera pubiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela. *Biotropica* 19: 32-39
- Renton, K. 2001. Lilac-crowned Parrot diet and food resource availability: Resource tracking by a parrot seed predator. *Condor* 103: 62–69
- Renton K. 2002. Influence of environmental variability on the growth of Lilac-crowned Parrot nestlings *Ibis* 144:331–339

- Sakai, S., M.Kato. T. Inoue.1999.Three pollination guilds and variation in floral characteristics of Bornean gingers (Zingiberaceae and Costaceae) American Journal of Botany.;86:646-658.
- Salazar, R., 1998. *Astronium graveolens* Jacq. Técnica sobre manejo de semillas forestales no. 16. CATIE/PROSEFOR.
- Sallabanks R.1993. Hierarchical Mechanisms of Fruit Selection by an Avian Frugivore. Ecology 74: 1326-1336
- Sallabanks. R. y S.P.Courtney. 1992. Frugivory, seed predation and insect-vertebrate interactions. Annual Review of Entomology 37:377-400
- Saracco, J.F. J.A. Collazo, y J. Groom. 2004. How do frugivores track resources? Insights from spatial analyses of bird foraging in a tropical forest. Oecologia 139: 235–245
- Saracco, J. F., J.A. Collazo, y M. J. Groom. 2005. Crop size and fruit neighborhood effects on bird visitation to Fruiting *Schefflera morototoni* Trees in Puerto Rico. Biotropica 37: 80-86
- Schupp, E.W. 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. Oecologia 76:525-530.
- Schupp, E.W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a Neotropical tree. Ecology 71:504-515
- Sork, V.L., Bramble, J., Sexton, O.1993. Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks Ecology 74: 528-541
- Tanaka, L.K. y S. K. Tanaka. 1982. Rainfall and Seasonal Changes in Arthropod Abundance on a Tropical Oceanic Island. Biotropica, 14: 114-123.
- Traveset, A. 1991. Pre-dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesiana*: factors affecting the abundance of co-occurring bruchid beetles. Oecologia 87: 570–576
- Traveset A. 1993. Deceptive fruits reduce seed predation by insects in *Pistacia terebinthus* L. (Anacardiaceae). Evolutionary ecology 7: 357-361
- Trivedi, M.R., F.H. Cornejo, A.R. Watkinson. 2004. Seed predation on Brazil Nuts (*Bertholletia excelsa*) by Macaws (Psittacidae) in Madre de Dios, Peru. Biotropica 36: 118–122
- Wenny D.G. 2000. Seed Dispersal, Seed Predation, and Seedling Recruitment of a Neotropical Montane Tree. Ecological Monographs 70:331-351

- Wirringhaus, J.O., Downs C.T., Symes C.T., Perrin M.R. 2002. Diet of the Cape Parrot, *Poicephalus robustus*, in Afromontane forests in KwaZulu-Natal, South Africa. *Ostrich* 73: 20-25
- Zimmerman M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: pre-dispersal seed predation. *Ecology* 61: 502-506