



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

**Facultad de Estudios Superiores Iztacala**

**Remoción de frutos por aves y sus  
implicaciones en la dinámica poblacional de  
*Bursera*, en una selva baja de Morelos, México**

# **TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE**

**BIÓLOGA**

**PRESENTA**

**AZARETH MORALES ALVARADO**

**DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARÍA FELIX RAMOS ORDOÑEZ**

**LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO 2017**





## **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 está 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.

Para el desarrollo de este trabajo se contó con el apoyo del proyecto PAPIIT

IA206616 DGAPA-UNAM

## **AGRADECIMIENTOS**

Las siguientes líneas son en agradecimiento a todas aquellas personas que a lo largo de este trayecto universitario han participado activamente para la culminación de esta meta; familia, amigos y profesores.

En primera instancia mencionaré a la Dra. María Felix Ramos Ordoñez, directora y asesora de tesis, quien me dio la oportunidad de formar parte del equipo de trabajo, brindó los recursos necesarios y, posteriormente dedicó parte de su tiempo a revisiones y correcciones. Al Dr. Francisco Rivera Ortiz por su colaboración en la logística y participación durante el desarrollo en trabajo de campo. A los revisores de LICyT I y II, y sinodales Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, Dra. Ana María Contreras González y Dra. Norma Isela Rodríguez Arévalo, así como al Dr. Oswaldo Téllez Valdés por sus atinados comentarios y revisiones del escrito final. Para el desarrollo del proyecto se contó con el permiso del comisariado de Tlayca y colaboración de sus habitantes (a quienes también les extiendo mis agradecimientos).

El apoyo durante las salidas a campo por parte del equipo de laboratorio y amigos, fue fundamental por parte de Sergio Dimas, Gabriel López Segoviano, Jessica Durán, Tania Elizabeth Nieto, Tania González, Jessica Juan Espinosa, Antonio de Jesús Gómez y Efraín Morales, permitió agilizar y recabar datos suficientes para los proyectos simultáneos llevados a cabo en la localidad.

En cada salida, la organización, participación activa, tolerancia, paciencia y solidaridad fueron piezas clave en el buen funcionamiento del equipo; conformado

por Alejandro Plata, Laura R. Flores, Elizabeth Piña, Valeria Galindo, Julio A. Segundo y María José Fernández. De este equipo, la identificación de plántulas y juveniles de *Bursera* la realizó Julio A. Segundo Hernández. Durante este tiempo, además de realizar las actividades académicas requeridas, nos permitió reforzar y crear lazos de amistad. A ustedes, sólo me queda decirles gracias por confiar y compartir desde un sorbo de agua hasta enojos, gustos, carcajadas y anécdotas.

Parte de este trabajo en campo no hubiera sido posible sin la ayuda de la familia Hernández, quienes de forma cálida nos recibieron en su casa, nos atendieron y brindaron las comodidades para transportarnos de una localidad a otra.

Otra familia a la que debo agradecer es la propia; mi madre Natividad Alvarado, mi abuela Ma. Isabel Méndez y mi tía Margarita Alvarado. Estas tres mujeres que admiro, respeto y amo han influido en gran parte de mi desarrollo personal y profesional, ellas son mi ejemplo para no dejarme vencer por los obstáculos, porque cada experiencia es una enseñanza de vida en la que puedes elegir entre evadir y estancarte o afrontarlo y seguir. En memoria a mi abuelo Arnulfo Alvarado y, a cada uno de los integrantes (de mi familia), gracias por el cariño que me dan.

Para finalizar, quiero hacer mención de mi segunda familia, mis mejores amigos, Ariana L. Martínez, Kevin Meza, Ángel Robles, Julio A. Segundo y Jessica Gaona; con ellos he convivido los cuatro años de carrera, juntos hemos viajado y pasado por múltiples situaciones. Si algo caracteriza nuestra amistad es que aun siendo un grupo, no hay un elemento dominante, cada uno mantiene la esencia de ser quien es.

De forma individual, gracias Ariana por todas esas aventuras en la ciudad, por no abandonarme en mis locuras y ser cómplice de otras tantas, por confiar en mí y en mis decisiones. Kevin, gracias por aportar esa parte desenfadada y arrebatada que me hacía falta, por hacer única cada clase con tus ocurrencias y por la forma directa que tienes de decir las cosas, todo lo contrario a la forma serena de actuar de Ángel, quien ayudaba a mantener el orden y la objetividad. A Julio y Jessica les agradezco el haberme mostrado que el entregarse a aquello que te hace sentir feliz es la mejor elección. Y por último quiero mencionar a Valeria Galindo quien además de ser una gran compañera de trabajo, es una excelente amiga, gracias a su atenta escucha y sus atinados consejos, me ayudó a distraer la mente del problema y así encontrar una solución.

“El aprendizaje es experiencia, todo lo demás es información”

Albert Einstein

## ÍNDICE GENERAL

	Pág.
<b>RESUMEN</b>	1
<b>INTRODUCCIÓN</b>	3
Interacciones bióticas	3
Frugivoría y dispersión de semillas en la Selva Baja Caducifolia	5
Interacción <i>Bursera</i> -aves	7
Objetivo general	12
<b>MÉTODOS</b>	13
Área de estudio	13
Especies de estudio	14
Disponibilidad de frutos y potenciales dispersores	17
Sitios de deposición	22
Estructura de sexos	23
<b>RESULTADOS</b>	24
<i>Bursera</i> como recurso alimenticio y sus potenciales dispersores	24
Sitios de deposición	32
Estructura de sexos	34
<b>DISCUSIÓN</b>	38
<i>Bursera</i> como recurso alimenticio y sus potenciales dispersores	38
Sitios de deposición	43
Estructura de sexos	45
Importancia de las aves en la dinámica poblacional de <i>Bursera</i>	47
<b>CONCLUSIONES</b>	49
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	51

## ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Estacionalidad de la SBC en cerro “El Organal”, Jonacatepec, Morelos	7
Figura 2. Frutos de <i>Bursera</i> con pseudoarilo expuesto	8
Figura 3. Área de estudio (Modificado de INEGI, 2010)	14
Figura 4. Ejemplos de tipos de redes	21
Figura 5. Relación entre cosecha total y cosecha madura	26
Figura 6. Fenograma de maduración de frutos de cinco especies de <i>Bursera</i>	26
Figura 7. Red de interacción de cinco especies de <i>Bursera</i> y nueve especies aves frugívoras	28
Figura 8. Fenogramas de abundancia de aves por especie de <i>Bursera</i>	31
Figura 9. Total de juveniles de cinco especies de <i>Bursera</i>	32
Figura 10. Densidad total de cinco especies de <i>Bursera</i>	33
Figura 11. Densidad de juveniles de cinco especies de <i>Bursera</i> en el gradiente altitudinal	33
Figura 12. Flores de <i>B. fagaroides</i> en “El Organal”, Jonacatepec, Morelos	34
Figura 13. Número de individuos hembra y macho en parcelas muestreadas y en el cuajiotal	37

## ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) y estimaciones de cosecha total y madura en cinco especies de <i>Bursera</i>	25
Tabla 2. Índice de Consumo específico (ICe) de aves frugívoras en cinco especies de <i>Bursera</i>	29
Tabla 3. Total de individuos hembra y macho de seis especies de <i>Bursera</i>	35

## RESUMEN

Las interacciones planta-animal son fundamentales en la supervivencia y éxito reproductivo de las especies involucradas. En las selvas bajas caducifolias, los árboles del género *Bursera* son un elemento dominante y sus frutos tienen adaptaciones visuales, morfológicas y nutricionales, que les permite interactuar con las aves de la comunidad. Se ha observado que la regeneración y mantenimiento de las poblaciones de *Bursera* es consecuencia de la dispersión ornitócora de semillas. Sin embargo, aunque se conoce esta interacción, tanto los actores como la importancia de estos, no han sido descritos a profundidad. En este trabajo se analiza mediante el enfoque de redes de interacciones, la remoción de frutos por aves en cinco especies de *Bursera* (*B. glabrifolia*, *B. bicolor*, *B. copallifera*, *B. fagaroides* y *B. grandifolia*), se identifican aves potenciales dispersoras, se analiza el establecimiento de juveniles y la proporción de sexos de las especies de *Bursera* en “El Organal”, Jonacatepec, Morelos para contribuir al conocimiento de su dinámica poblacional. Los resultados mostraron que, a pesar de las diferencias en la producción o cosecha total de frutos por especie, existe una relación directa entre la cosecha total de frutos y los frutos maduros. Las cinco especies de *Bursera* ofrecieron recurso alimenticio para nueve especies de aves durante los siete meses de muestreo. Los frutos maduros se encontraron disponibles de forma escalonada debido a la maduración asincrónica de las especies. El mayor consumo de frutos lo llevaron a cabo principalmente tiránidos de los géneros *Myiarchus* y *Tyrannus*, éstos representan a los potenciales dispersores con un comportamiento generalista, por otro lado, la red sugiere

especies especialistas que en realidad son especies raras. No obstante, es necesario determinar la efectividad de la dispersión, considerando los factores del componente calidad. En los sitios de deposición de semillas, la mayor densidad de juveniles de *Bursera* se encuentra en la parte media del gradiente altitudinal, entre 1302-1342 msnm y la especie con mayor número de individuos es *B. glabrifolia*. El mayor número de adultos reproductivos fue para *B. copallifera*. La estructura de sexos mostró que hay un sesgo hacia las hembras en cuatro especies (*B. glabrifolia*, *B. copallifera*, *B. fagaroides* y *B. schlechtendalii*). El gran número de hembras reproductivas y el bajo reclutamiento de juveniles podría ocasionar que alguna o algunas especies sean sustituidas por otras, sin embargo, esto requiere de estudios a mediano y largo plazo.

## INTRODUCCIÓN

### Interacciones bióticas

Las relaciones que existen entre las especies dentro de un ecosistema en un tiempo determinado se conocen como interacciones biológicas, éstas se encuentran comúnmente clasificadas de acuerdo a los efectos que causa una especie sobre la otra; pueden ser positivas (+) cuando ambos interactuantes se ven beneficiados, negativas (-) cuando sólo un grupo se beneficia o ambos interactuantes se perjudican y neutras (0). Cualquier tipo de interacción puede efectuarse entre organismos como es el caso de las interacciones planta-animal, planta-planta o animal-animal. Dentro de esta clasificación encontramos los siguientes tipos de interacciones: mutualismo (+,+); competencia (-,-); comensalismo (+,0); amensalismo (-,0) así como depredación, parasitismo y herbivoría (+,-) (Bronstein, 2009; Kricher, 2011; Aguiar *et al.*, 2016).

Para los fines de esta investigación sólo nos centraremos en el mutualismo ya que es fundamental en procesos y patrones de los sistemas ecológicos, además de ser crucial en la sobrevivencia y éxito reproductivo de muchos organismos (Jordano *et al.*, 2009). En estas interacciones, las especies involucradas ofrecen beneficios con bajos costos, reciben comodidades que de otra forma parecerían difíciles o imposibles de adquirir; por ejemplo, pueden ofrecer transporte, protección contra agentes bióticos o abióticos, o proveer nutrientes (Rico-Gray & Oliveira, 2007; Bronstein, 2009).

Las interacciones antes mencionadas sustentan la diversidad y funcionalidad de las comunidades. Una herramienta que permite integrar desde diferentes campos de conocimiento el comportamiento de estos sistemas complejos, y buscar patrones en un conjunto de elementos son las redes de interacciones. Una red se define como una representación gráfica entre nodos o vértices y los enlaces entre ellos, lo que origina dos tipos de redes: a) Unipartitas, donde los enlaces se pueden establecer entre cualquiera de los nodos de la red y b) Bipartitas que ilustran las conexiones entre nodos de dos grupos diferentes, bien definidos como las interacciones planta-animal (Jordano *et al.*, 2009; García, 2016).

En las interacciones mutualistas planta-animal como la remoción y dispersión de semillas, los animales actúan como filtros demográficos a lo largo del ciclo de regeneración de la planta, debido a que determinan gran parte de la reproducción y reclutamiento exitoso de éstas; mientras que las plantas son proveedoras de recurso (flores, frutos, hojas, etc.) del cual dependen los animales (Jordano *et al.*, 2009; García *et al.*, 2009 y Ponce *et al.*, 2012).

Para entender la dinámica de poblaciones y la estructura de comunidades en las especies vegetales, la dispersión de semillas es un proceso clave que puede ser efectuado por diversos organismos como insectos, reptiles, aves y mamíferos. Este proceso sigue una serie de eventos: formación de frutos, remoción de frutos, transporte de semillas lejos de la copa parental (dispersión primaria), remoción de semillas de ubicaciones posteriores (dispersión secundaria), depredación, germinación de las semillas y, establecimiento y supervivencia de las plántulas (Roza & Parrado-Roselli, 2004; Schupp *et al.*, 2010).

En los procesos de dispersión de semillas donde participan frugívoros vertebrados como las aves, los individuos consumen los frutos y eventualmente llevan a cabo un proceso digestivo durante el cual las semillas pueden ser o no destruidas; estos dos criterios permiten nombrar a las aves como frugívoros legítimos para el primer caso o como depredadores de semillas (Jordano, 2000; Padilla *et al.*, 2012). Además del tratamiento que el ave le da a la semilla, existen otros factores que se vinculan con el éxito de crecimiento de los nuevos individuos vegetales y permiten cuantificar la efectividad de la dispersión.

### **Frugivoría y dispersión de semillas en la selva baja caducifolia**

En los bosques tropicales o selvas bajas caducifolias (SBC), más del 90% de las especies leñosas dependen de la dispersión por frugívoros, los cuales son capaces de contribuir de múltiples maneras en la formación de poblaciones de plantas, así como estructurarlas espacialmente (Rozo-Mora & Parrado-Rosselli, 2004; Uriarte *et al.*, 2011). Los frugívoros se ven atraídos por los recursos que ofrecen las plantas, responden al tamaño de la cosecha, a la distribución espacial de los recursos a nivel de paisaje y a las adaptaciones visuales, morfológicas y nutricionales de los frutos (Uriarte *et al.*, 2011; Valido *et al.*, 2011).

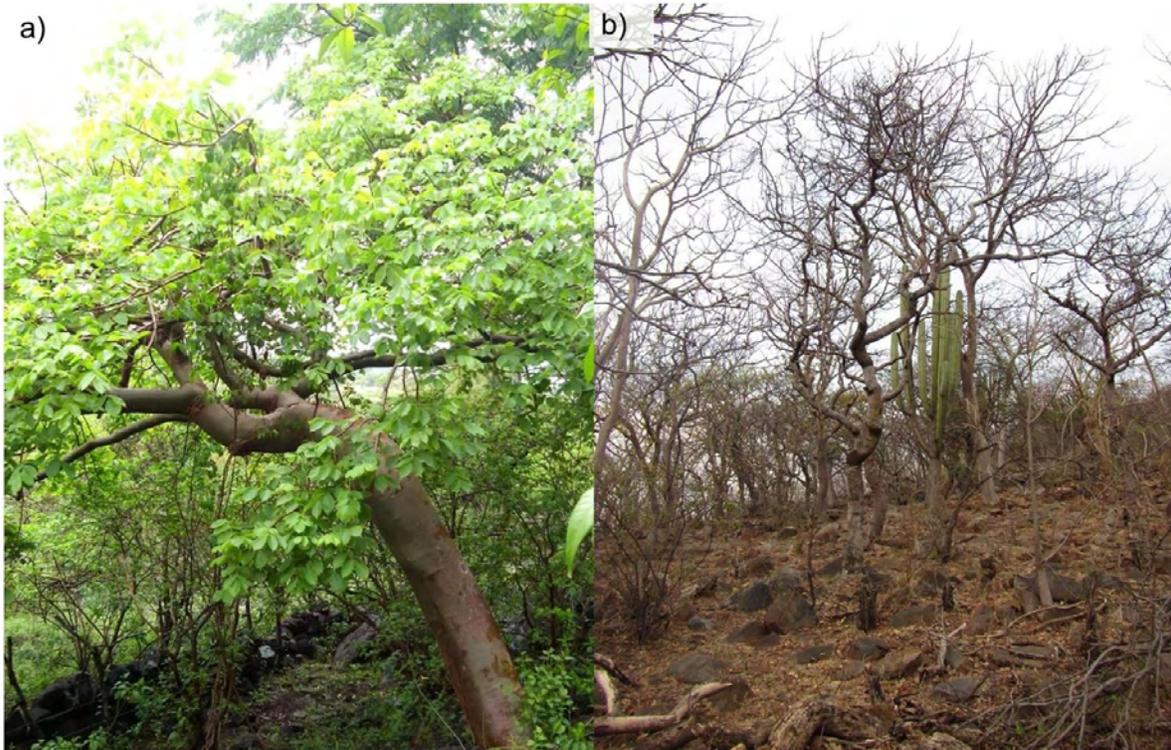
La coloración de los frutos es una estrategia que permite a las plantas atraer consumidores a distancia, informar el grado de madurez de los frutos y disminuir la remoción de frutos por parte de depredadores; la morfología y contenido de nutrientes del fruto interactúan con los sentidos de los consumidores cuando éstos toman el fruto, lo ingieren y lo digieren (Soriano *et al.*, 1999; Valido *et al.*, 2011). La

contribución relativa de los frugívoros a la reproducción de la planta hace referencia a la efectividad de los dispersores, esta depende de la cantidad de semillas removidas y la calidad del tratamiento que tuvieron durante el proceso de dispersión (Godínez-Álvarez, 2007; Schupp *et al.*, 2010).

De tal forma que la efectividad de la dispersión involucra dos componentes generales determinantes: cantidad y calidad. El componente cantidad se refiere al número de semillas dispersadas, mientras que el componente calidad requiere de cuantificar la calidad del tratamiento de la semilla al ser ingerida y, la calidad de la deposición de la semilla, que involucra la sobrevivencia de la plántula y crecimiento hasta el estado adulto (Schupp *et al.*, 2010).

La importancia de los frugívoros en los bosques tropicales está asociada a la estructura y composición del banco de semillas (acumulación de semillas en el suelo). Al movilizar las semillas a través de diferentes tipos de hábitat aumentan la diversidad en los sitios de deposición, e incrementan la probabilidad de que las plantas puedan competir exitosamente en dichos sitios (Stiles, 1980; Wandrag *et al.*, 2015). En México, la selva baja caducifolia (SBC) tiene especies vegetales adaptadas a la dispersión por animales (Challenger, 2008). Esta comunidad refleja una marcada estacionalidad a lo largo del año ya que se observan dos condiciones contrastantes relacionadas con la humedad (Fig. 1); la época húmeda, donde la vegetación luce gran follaje verdooso, y la seca donde las plantas pierden su follaje (Trejo, 1999). Este tipo de vegetación es característico de la vertiente del Pacífico y la vertiente occidental inferior de la Sierra Madre Occidental (Challenger, 2008), sin embargo, tiene porciones importantes en las

cuencas de los ríos Santiago y Balsas (Trejo, 1999), donde dominan cuajiotos (*Bursera spp.*), copales (*Bursera spp.*), pochotes (*Ceiba parvifolia*), chupandía (*Cyrtocarpa procera*), el palo brasil (*Haematoxylon brasiletto*), y cazahuates (*Ipomoea spp.*), entre otros (Miranda, 1963).

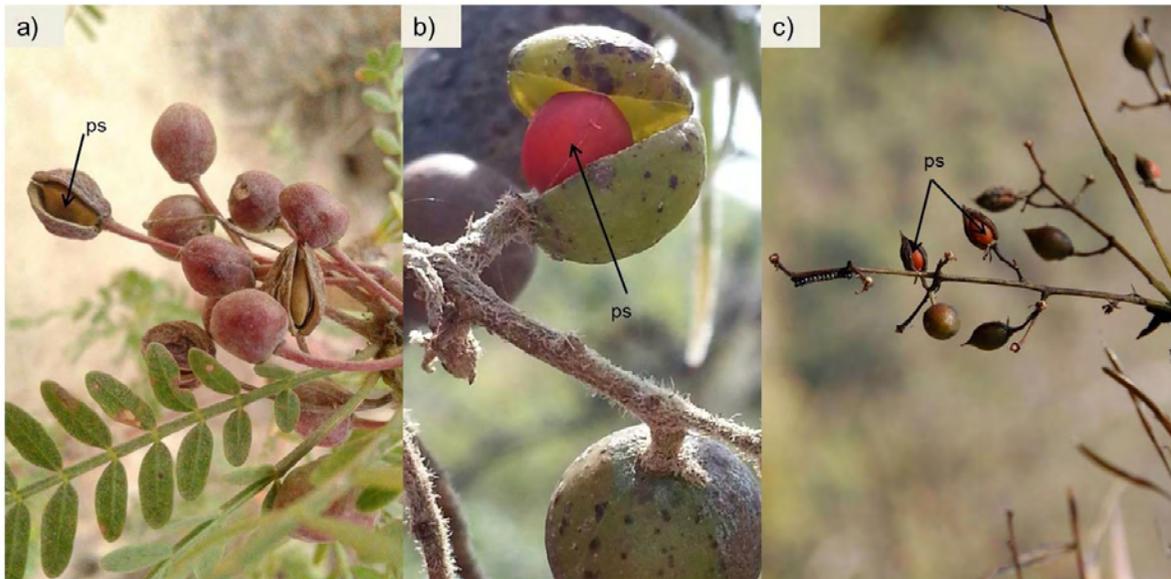


**Figura 1.** Estacionalidad de la SBC en cerro “El Organal”, Jonacatepec, Morelos. a) Época húmeda o de lluvias. b) Época seca.

### **Interacción *Bursera*-aves**

Los copales y cuajiotos del género *Bursera* son árboles o arbustos provistos de resina y a menudo de aceite esencial, la corteza es delgada y frecuentemente exfoliante (Hernández-Pérez *et al.*, 2011); tienen fruto drupáceo (fruto con mesocarpo carnoso que rodea al endocarpo leñoso y tiene sólo una semilla en el interior),

pericarpo carnoso dehiscente, endocarpo lignificado (hueso) cubierto por un pseudoarilo (Fig. 2) y semilla sin endospermo (Rzedowski & Guevara-Féfer, 1992), son especies caducifolias y florecen al final de la temporada seca (Hernández-Pérez *et al.*, 2011).



**Figura 2.** Frutos de *Bursera* con pseudoarilo expuesto. a) *B. microphylla*, b) *B. copallifera* y c) *B. bicolor*. Abreviatura: **ps**; pseudoarilo

Los integrantes de este género producen frutos partenocárpicos (frutos sin semilla) como una adaptación para disminuir la depredación de semillas (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2008), sin embargo, frutos con alto contenido energético y nutritivo, así como, la coloración y densidad de frutos, son factores que atraen a los consumidores (Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011). Los colores brillantes del pseudoarilo (rojo, amarillo o naranja) actúan como señales en la comunicación planta-ave para distinguir el recurso alimenticio respecto a la vegetación circundante (Jordano, 2000; Valido *et al.*, 2011; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2012; Schaefer *et al.*, 2014).

Estas recompensas del fruto son favorables para frugívoros residentes y para algunas especies migratorias que muestran preferencia por los mismos frutos; dicha preferencia está vinculada con los tiempos de fructificación de las especies vegetales, ya que estos periodos coinciden con los de migración de las aves. Aunado a esto, el potencial dispersor de las aves migratorias aumenta durante este periodo debido a la abundancia de las mismas. Por ejemplo, en la Península de Yucatán, los frutos de *Bursera simaruba* son consumidos principalmente por el vireo ojiblanco (*Vireo griseus*), especie frugívora y migratoria que responde a las señales de la planta, es decir al tamaño de la cosecha de frutos, a la coloración del pseudoarilo y al contenido lipídico del mismo que le permite al ave cubrir el requerimiento calórico necesario durante la migración (Greenberg *et al.*, 1995). Además de ser un recurso importante durante la migración de las aves, también es importante durante la época seca considerando que durante esta temporada los frutos de *B. simaruba* maduran (las valvas se separan y el pireno queda expuesto). Los pirenos son consumidos por dos especies de chipes (*Setophaga petechia* y *Dendroica tigrina*) y por el realejo azul (*Cyanocompsa parellina*). En el caso de los tiránidos, la ingesta involucra el consumo del fruto completo y se ha observado que los tiranos de Gosse (*Myiarchus stolidus*) así como la tijereta rosada (*Tyrannus forficatus*) son los principales consumidores de frutos de *B. simaruba* durante el invierno (Scott & Martin, 1984).

En el Valle de Tehuacán, Puebla, de las 15 especies de aves visitantes de *Bursera morelensis*, sólo 13 remueven sus frutos, entre ellas frugívoros y granívoros. Ambos grupos presentan diferencias significativas durante la selección y remoción

del fruto; los frugívoros remueven mayor cantidad de frutos que los granívoros, asimismo los frugívoros consumen el 8.8% de frutos partenocárpicos mientras que los granívoros ingieren cerca del 68% de ellos. De manera que durante la dispersión, este comportamiento es de gran importancia puesto que la mayoría de los granívoros son depredadores de semillas (palomas); sin embargo los frugívoros, principalmente papamoscas del género *Myiarchus* se consideran efectivos ya que ingieren gran cantidad de semillas y las depositan debajo de árboles o arbustos que fungen como nodriza (Ramos-Ordoñez, 2009).

Con esta misma especie de *Bursera* se obtuvieron resultados similares en Santa María Tecomavaca, Oaxaca e identificaron dos especies de papamoscas (*Myiarchus tyrannulus* y *M. cinerascens*) como dispersores potenciales y *Pheucticus chrysopeplus* como depredador de semillas (Barranco-Salazar, 2011). A lo largo de un gradiente sucesional de selva baja caducifolia en el suroeste de México, los papamoscas de los géneros *Tyrannus* y *Myiarchus* fueron los principales removedores de frutos de *Bursera longipes*, asimismo los resultados del porcentaje de germinación una vez que las semillas pasaron a través del sistema digestivo fue significativo en *M. cinerascens* y *M. nutingii* (Almazán-Núñez *et al.*, 2016).

Además de la importancia biológica de la interacción, las burseras son un recurso comercial y cultural que ha sido sobreexplotado durante los últimos cien años, llevando a las poblaciones hacia la extinción local (Peters *et al.*, 2003). Ante esta problemática se han generado planes de administración del recurso para una especie, *Bursera glabrifolia*; este plan se basa en la información demográfica de

adultos en Jayacatlán, Oaxaca. Aunque no todas las especies tienen el mismo potencial de explotación, si tienen un problema en común: cambio de uso de suelo que vuelve vulnerables a varias especies debido a la diferencia en las condiciones de resiliencia al disturbio (Hernández-Apolinar *et al.*, 2006). Aunado a esto, el valor ecosistémico de estos árboles de la selva baja caducifolia aún no se conoce con precisión (Meave *et al.*, 2012) por lo que las investigaciones enfocadas en la dinámica poblacional y de comunidades pueden ser utilizadas para la generación de planes de manejo, integrando datos sobre dispersión, tasas de germinación, estructura de edades y sexos así como los factores sociales que modifican dicha dinámica.

## OBJETIVO GENERAL

El propósito principal de este trabajo es analizar mediante el enfoque de redes de interacciones, la remoción de frutos por aves en cinco especies de *Bursera* que se distribuyen en El Organal, Municipio de Jonacatepec, Morelos; caracterizando la asociación entre ambos grupos y contribuyendo al entendimiento de la dinámica actual de las poblaciones del género.

Se plantearon los siguientes objetivos particulares:

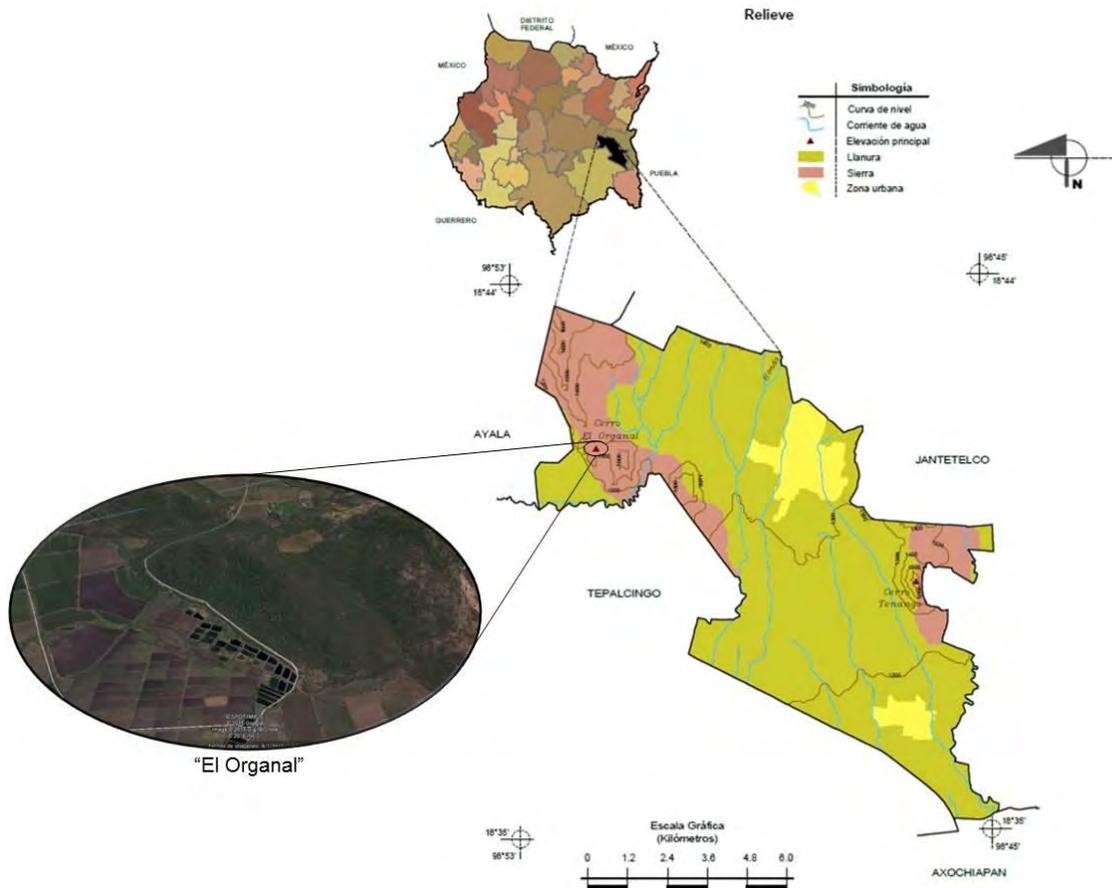
- 1) Analizar la fenología de maduración del fruto y disponibilidad para las aves.
- 2) Establecer las especies de aves que se alimentan de los frutos de cada especie de *Bursera*.
- 3) Estimar las tasas de remoción de frutos, identificar a los potenciales dispersores y el grado de interacción que tienen con cada especie de *Bursera* mediante el método de redes de interacciones.
- 4) Identificar sitios de deposición de semillas y determinar si hay establecimiento de nuevos individuos lejos de las plantas adultas.
- 5) Analizar la proporción de sexos por especie en la comunidad de *Bursera*.

## MÉTODOS

### Área de estudio

En el estado de Morelos, la riqueza de *Bursera* comprende aproximadamente 17 especies distribuidas en un intervalo altitudinal de 800 a 2800 m. Para la realización de este trabajo se eligió como sitio de estudio el cerro “El Organal” en la localidad de Tlayca, municipio de Jonacatepec, Morelos; localizado a 18°41' N y 98°51' O, dentro de la provincia del Eje Neovolcánico en la región hidrográfica del Balsas, entre la cuenca del río Atoyac y río Grande de Amacuzac (Fig. 3). Colinda al norte con los municipios de Ayala y Jantetelco, al este con Jantetelco y Axochiapan, al sur con Axochiapan y Tepalcingo y al oeste con los municipios de Tepalcingo y Ayala (INAFED, s/a; Hernández-Pérez *et al.*, 2011; INEGI, 2010).

El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano, precipitación media anual de 800-900 mm, temperatura promedio anual de 24°C y la vegetación dominante es selva baja caducifolia. Cercano al área de estudio hay zonas con potencial minero para la obtención de oro (Au), plata (Ag), zinc (Zn), hierro (Fe) y granate (Aguilar, 2012). El cerro “El Organal” conocido como Centro Piscícola El Organal se encuentra rodeado por zonas de cultivos agrícolas (sorgo, maíz, jitomate, frijol, cacahuate, pepino, cebolla, caña, etc.) y acuícolas (mojarras y tilapias) y es considerado como sitio ecológico y turístico ya que forma parte de la ruta cicloturista Tlahuica-Xalostoc (Reydocbici, 2012).



**Figura 3.** Área de estudio. Ubicación del cerro "El Organal" en la localidad de Tlayca municipio de Jonacatepec, Morelos. Obtenido de Compendio de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos Jonacatepec, Morelos INEGI, 2010 y proyección de Google Earth 2015.

### Especies de estudio

De las especies distribuidas en el estado, en el sitio de estudio fueron identificadas cinco especies de *Bursera* que se describen a continuación:

*Bursera glabrifolia* (H. B. K.) Engl. Árboles o arbustos que alcanzan hasta los 12 m de alto, su corteza es lisa y no exfoliante de color gris y tiene resina aromática. Hojas imparipinnadas, oblongas en contorno general, margen toscamente

crenado-serrado en la mitad superior y completo en la inferior; las inflorescencias son racimosas o paniculadas, blanquecinas o amarillentas, las masculinas ramificadas y las femeninas similares pero de menor tamaño. Los frutos son bivalvados, obovoidales por lo general apiculados, glabros y rojizos; los pirenos, comúnmente llamados huesos, son subesféricos cubiertos por pseudoarilo amarillo o rojo-anaranjado y las porciones inferiores expuestas de coloración negra. Florece en mayo y junio, fructifica de junio a finales de octubre. Habita en elevaciones de 1400 a 2200 m y se le conoce como copal o copalillo (Medina-Lemos, 2008).

*Bursera bicolor* (Willd. Ex Schltl.) Engl. Son árboles de 4 a 10 m de alto, corteza lisa gris con resina aromática; hojas compuestas dispuestas en espiral, ápice agudo, haz glabro y envés pubescente y blanquecino; flores pequeñas rosas, las masculinas generalmente tetrámeras y las femeninas similares; frutos con cápsula bivalvada ligeramente pubescente y semilla cubierta parcial o totalmente por un pseudoarilo amarillo. Florece de abril a junio y fructifica de julio a enero. Habita en altitudes de 990 a 1420 m (Dorado *et al.*, 2012).

*Bursera copallifera* (Sessé & Moç. Ex DC.) Bullock. Árboles o arbustos de 3 a 6 m de alto con corteza gris no exfoliante y con resina aromática. Hojas imparipinnadas, foliolos elípticos a oblongos, margen irregular dentado; las inflorescencias son en forma de panículas tirsiformes (ovoides), blanquecino-verdosas, las masculinas son tetrámeras y las femeninas son similares. Los frutos se encuentran sobre los pedúnculos fructíferos, 2-valvados esféricos a elipsoidales, glabros, pardo-rojizos; hueso total o casi totalmente cubiertos por

pseudoarilo anaranjado o amarillo. Florece de abril a mayo y fructifica de junio a noviembre. Habita en elevaciones de 1640-1900 m y se conoce como copal (Medina-Lemos, 2008).

*Bursera fagaroides* (H. B. K.). Son árboles o arbustos de 0.5 a 8 m de alto, glabro; las ramas jóvenes tienen abundante resina transparente y ligeramente aromática; corteza interna verde, látex blanquecino o color crema; corteza externa exfoliante amarilla o amarillo-grisácea. Sus hojas son generalmente imparipinnadas, ápice agudo a obtuso, base cuneada, obtusa o redondeada, margen entero o serrado, textura membranácea; las flores pueden estar solas o agrupadas en inflorescencias cortas a menudo densamente aglomeradas en los ápices de las ramillas cortas, las flores masculinas son generalmente pentámeras y las femeninas trímeras. El fruto es trivalvado, obovoide a subesférico, cortamente apiculado, rojizo, glabro, de 0.5 a 0.8 cm de largo, el hueso está cubierto totalmente por un pseudoarilo rojizo o amarillento en la madurez. Florece de abril a junio y permanece sin follaje de noviembre a mayo. Habita en altitudes de 700 a 2200 m. Estos árboles se conocen bajo varios nombres comunes entre ellos cuajote amarillo, tecomaca, jote, papelillo y copal (Rzedowski *et al.*, 2004; Rzedowski & Guevara-Féfer, 1992).

*Bursera grandifolia* (Schltdl.) Engl. Son árboles de 3 a 15 m de altura con corteza exfoliante, lisa, rojiza, anaranjada-rojiza con aspecto brillante que se desprenden en delgadas láminas, corteza interna verde con resina aromática. Hojas imparipinnadas elípticas de hasta 27 cm de largo, margen entero, acuminado; inflorescencias paniculadas laxas, las flores son amarillo claro o blanquecinas, las

masculinas son pentámeras y las femeninas similares a las masculinas. Fruto bivalvado, ovoide, apiculado y de aspecto aterciopelado; hueso cubierto por pseudoarilo rojo o anaranjado. Florece de abril a mayo y fructifica de abril a enero (Dorado *et al.*, 2012).

### **Disponibilidad de frutos y potenciales dispersores**

En el gradiente altitudinal de la ladera sur del cerro “El Organal” se determinaron ocho zonas de medición, identificación y observación de árboles de cinco especies del género *Bursera*. El Organal tiene una elevación que va de 1271 a 1476 m snm, sin embargo el cuajotal no se encuentra en todo el gradiente, sino únicamente entre los 1286 y 1446 m. Dichas zonas se eligieron tomando en cuenta la localización de individuos hembra de una o varias especies del género, así como la presencia de frutos maduros. Posteriormente a cada individuo se le tomaron las siguientes medidas: Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) y área aproximada de la copa (cobertura) para estimar el tamaño y su capacidad para producir frutos; también se estimó la cosecha al inicio, durante y al final de la temporada de fructificación y una vez al mes se realizó conteo de frutos con pseudoarilo expuesto. Las estimaciones de cosecha se realizaron con la técnica reportada por Ramos-Ordoñez (2009), en donde se seleccionaron cuatro ramas al azar con diámetro similar y se contaron los frutos de cada una; la media de frutos multiplicada por el total de ramas es igual a la cosecha total estimada del árbol.

Para determinar el uso de recurso (remoción de frutos) efectuado por los frugívoros se realizaron observaciones focales a los árboles cuya cosecha fue

estimada (n=21 individuos; *B. glabrifolia*=2, *B. bicolor*=4, *B. copallifera*=10, *B. fagaroides*=4 y *B. grandifolia*=1). Las observaciones se efectuaron de septiembre 2015 a marzo 2016 utilizando binoculares (7x35mm) durante los periodos de mayor actividad de las aves, de 7:00 a 13:00 h y de 16:00 a 18:00 h. Los datos registrados de estas observaciones fueron fecha, especie visitada, especie visitante, hora de llegada, número de individuos, número de frutos removidos, número de visitas y hora de salida (Ramos-Ordóñez, 2009). Las observaciones fueron realizadas por dos o tres observadores en cada punto y el tiempo total de observación fue de 105 horas (5 horas/árbol en 21 árboles). La identificación de las aves se llevó a cabo con guías de campo (Peterson y Chalif, 1989; Howell y Webb, 1995).

Para analizar la capacidad del árbol para producir frutos, se realizaron correlaciones entre DAP vs cosecha y DAP vs cobertura. Se analizó si había relación entre la producción de frutos maduros y la cosecha total. Se utilizó el índice de correlación de Spearman ( $r_s$ ), previa prueba de normalidad con el programa GraphPadPrism V.5. Posteriormente, se analizó la interacción *Bursera*-ave con el programa Tinn-R versión 2.3.7.1 (Santana s/a), se generó el gráfico de interacciones y los valores representativos referentes al comportamiento del sistema.

Para analizar las interacciones *Bursera*-aves, se requiere analizar la distribución de los enlaces entre las especies (topología) y cada una de las propiedades obtenidas de la red guarda relación con aspectos de su dinámica, por ejemplo, qué tan sensibles son a la pérdida de nodos (conjuntos distintos de especies) o

cómo se enlazan nuevos nodos (Jordano *et al.*, 2009). A pesar de que en las redes sólo se representa una pequeña fracción de las interacciones posibles, esta fracción con respecto al total posible es una variable característica de la comunidad y se define como conectividad o conectancia, misma que en redes mutualistas suele ser baja. Los valores cercanos a 1 indican fuertes patrones de anidamiento, valores intermedios muestran patrones al azar y valores cercanos a 0 indican la existencia de compartimentos (Lara-Rodríguez *et al.*, 2012). Para describir el modo en que las especies mantienen sus interacciones dentro de la comunidad se utiliza el anidamiento, que es consecuencia de dos factores: el primero relacionado con las interacciones entre especies generalistas y el segundo con las interacciones que mantienen las especies especialistas con grupos de generalistas. En las redes mutualistas suelen encontrarse patrones anidados que tienen implicaciones en su estructura, la existencia de un núcleo que sostiene la mayoría de las interacciones y el mantenimiento de interacciones asimétricas (especialistas interactúan mayoritariamente con generalistas) (Lara-Rodríguez *et al.*, 2012). El grado de especificidad de la red y de las interacciones para cada especie permite evaluar y comparar las variaciones de la generalización-especialización en diferentes ecosistemas, para lo cual se utiliza el valor de heterogeneidad ( $H_2$ ) que indica cuál es la diversidad de interacción, los valores más bajos indican mayor especialización de las interacciones (Jordano *et al.*, 2009). Algunos ejemplos se muestran en la figura 4.

Para determinar a los potenciales dispersores de cada especie de *Bursera*, se calculó el Índice de Consumo específico (ICe), que es un indicador de la

intensidad de uso que cada especie de ave ejerce en los frutos en una hora y permite comparar la remoción de semillas con las que cada ave contribuye al proceso de dispersión (Soriano *et al.*, 1999; Barranco-Salazar, 2011). La expresión matemática es la siguiente:

$$ICe = \frac{NF_i T_i}{E}$$

Donde

$NF_i$ = Número de frutos ingeridos por la especie en un minuto

$T_i$ = Tiempo de consumo empleado por la especie  $i$  (tiempo de visita promedio x número de visitas) expresado en minutos

$E$ = Esfuerzo total de la observación expresado en horas-fruto

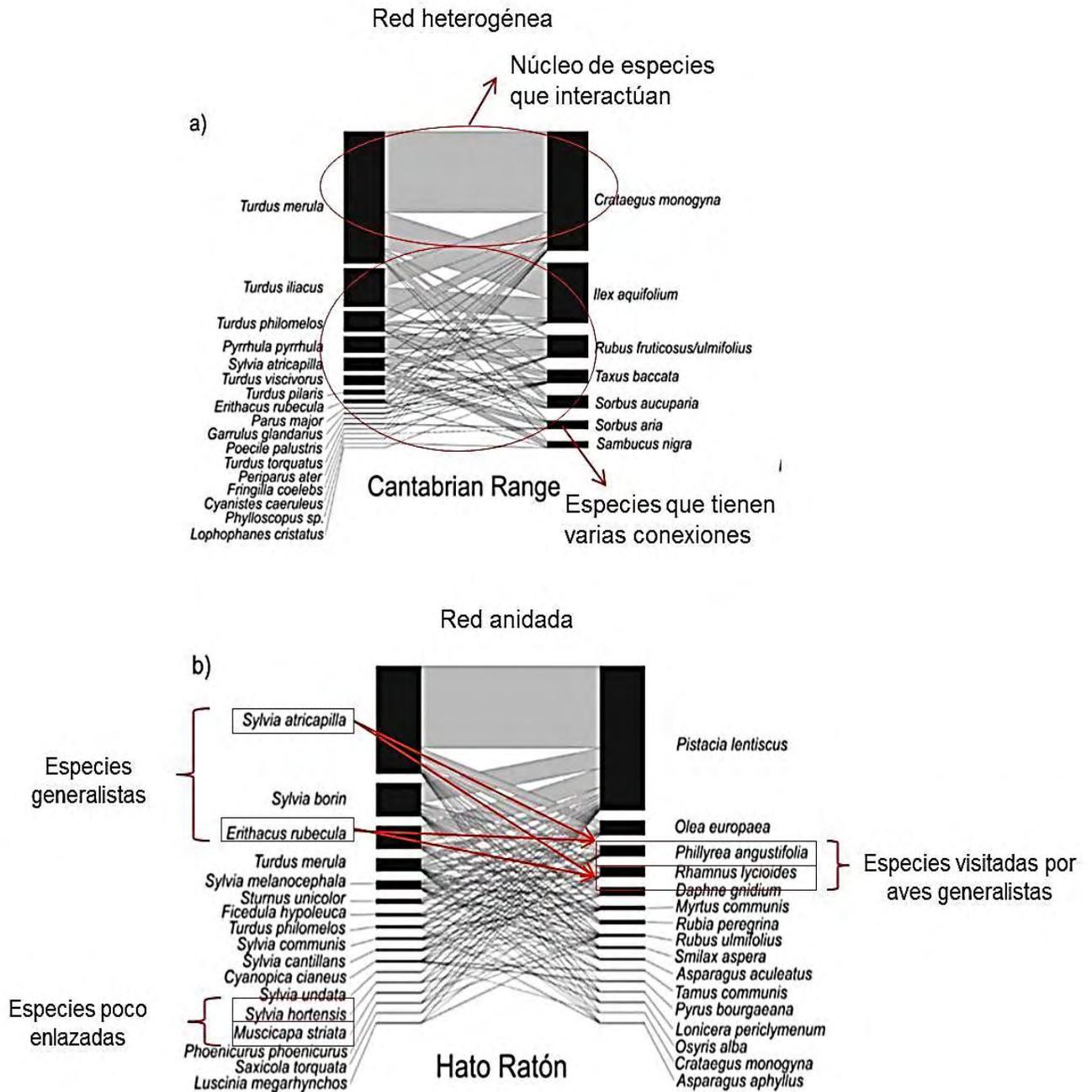
También se elaboró un fenograma de abundancia de aves por especie de *Bursera* para identificar especies migratorias y determinar si su abundancia está ligada con los valores de consumo específico y la dinámica de la red de interacción. El cálculo de abundancia para cada especie de ave en cada especie de *Bursera* durante los meses de muestreo, se realizó con la siguiente fórmula:

$$A_B = \frac{n_i}{\Sigma S_i}$$

$A_{rB}$ = Abundancia por especie de ave en cada especie de *Bursera*

$n_i$ = número de individuos de la especie  $i$  de ave

$\Sigma S_i$ = total de individuos de aves



**Figura 4.** Ejemplos de tipos de redes. a) Red heterogénea Cantabrian Range, se caracteriza por un núcleo definido de especies interactuantes y por otro núcleo de especies con varias conexiones. b) Red anidada Hato Ratón, hay especies poco enlazadas y especies generalistas que visitan a otras que presentan mayor número de interacciones. Tomado de García (2016).

### **Sitios de deposición**

Durante la temporada seca, en el gradiente altitudinal de la ladera sur del cerro, se establecieron cuatro parcelas al azar, cada una de 30x40m, cubriendo un total de 4,800 m<sup>2</sup>. Para el establecimiento de las parcelas se consideró que éstas se encontraran en sitios alejados de individuos adultos de *Bursera* o donde la proporción de los mismos fuera escasa, con la finalidad de observar el establecimiento de nuevos organismos alejados de la planta parental.

En cada parcela se identificaron todos los individuos de *Bursera* a nivel de especie incluyendo plántulas (individuos con cotiledones) y juveniles (individuos con DAP menor a 10 cm); en cada individuo se midió altura, diámetro a la altura de la base (DAB), orientación y distancia respecto a la nodriza. Se consideraron como nodrizas a todas aquellas plantas que proporcionaran sombra a los individuos de *Bursera*, ya que el reclutamiento y la supervivencia de las plántulas depende en gran medida de los beneficios que la sombra pueda generar (protección contra radiación y temperaturas extremas, aumentar el contenido de nutrientes en el suelo, disponibilidad de agua y condiciones microambientales favorables) (Suzán *et al.*, 1994; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004). Las nodrizas se identificaron a nivel de especie y se midió altura, diámetro a la altura del pecho (DAP), cobertura, forma de crecimiento y forma de vida.

## **Estructura de sexos**

Para analizar la estructura de sexos y el estado en el que se encuentra la población del género *Bursera* en la ladera sur del cerro, se determinaron cuatro nuevas parcelas de 30x40m (4800m<sup>2</sup>) donde se encontraran adultos con flores y/o frutos; las parcelas fueron colocadas a diferentes altitudes y en cada una se identificaron adultos a nivel de especie, además, se tomaron datos de altura, diámetro a la altura del pecho (DAP) y cobertura. Posteriormente, una vez que iniciaron las lluvias mayo-junio 2016, se revisaron y colectaron flores de todos los individuos para determinar su sexo, los organismos con flores estaminadas se designaron como árboles macho y aquellos con flores pistiladas como árboles hembra; posteriormente las flores se fijaron en FAA y se llevaron al laboratorio para su análisis bajo el microscopio debido a su tamaño y a que en algunas especies se han encontrado anteras atrofiadas (Ramos-Ordoñez et al., 2008).

## RESULTADOS

### ***Bursera* como recurso alimenticio y sus potenciales dispersores**

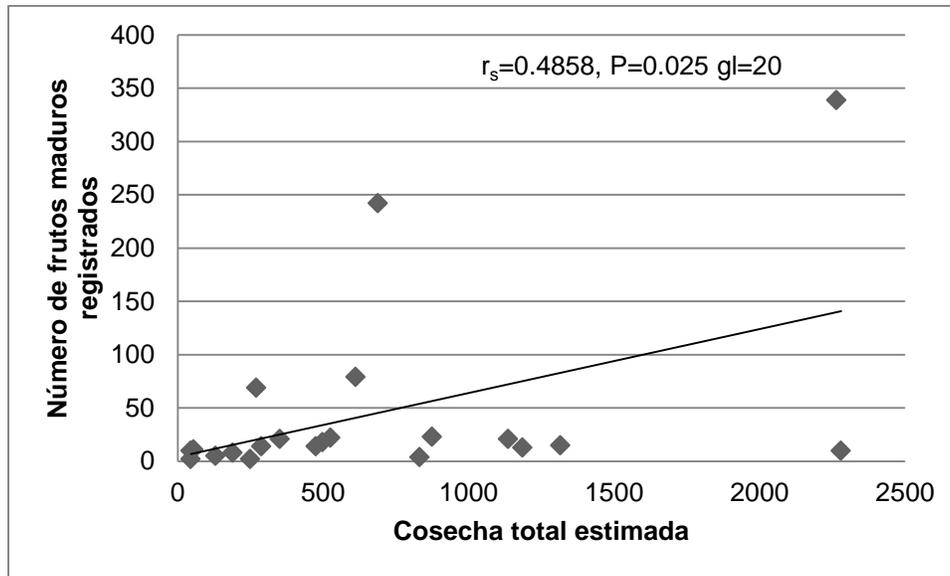
En las estimaciones de cosecha inicial de 21 individuos del género *Bursera* se observa gran variación en la producción de frutos tanto por especie, como por individuos, que no se encuentra relacionada con el tamaño del DAP ( $r_s=0.317$ ,  $P=0.161$ ,  $gl=20$ ). Por ejemplo, en *B. copallifera*, dos individuos con DAP similar muestran cosechas variables, el individuo con 47.12 cm de DAP produjo 688 frutos mientras que el de 50.26 cm de DAP sólo produjo 45 frutos (Tabla 1), lo que indica que no hay una relación directa entre el tamaño del fuste y la cosecha total de frutos. La producción de frutos por especie es diferente, por ejemplo, cada racimo de *B. grandifolia* puede tener más de 50 frutos mientras que *B. glabrifolia* produce de 3-4 frutos por racimo. Por otro lado, en la correlación entre la cosecha total y la cosecha madura los valores obtenidos son significativos ( $r_s=0.4858$ ,  $P=0.0255$ ,  $gl=20$ ), por lo que al haber mayor producción inicial la cosecha madura también se incrementa (Fig. 5); otra correlación significativa encontrada fue entre DAP y cobertura ( $r_s=0.557$ ,  $P=0.009$ ,  $gl=20$ ), de tal forma que el tamaño del fuste si determina la proporción del área de cobertura de los árboles, es decir, árboles con fuste más grande tendrán copas más grandes.

Las cosechas varían a lo largo de los siete meses observándose una maduración asincrónica y escalonada como lo muestra el fenograma de la figura 6. *Bursera glabrifolia* únicamente presentó frutos maduros en septiembre, *B. bicolor* durante septiembre-octubre; seguidas de *B. copallifera* que inició la maduración en octubre

y la continuó hasta enero. *Bursera fagaroides* maduró sus frutos durante noviembre, sin embargo, la cosecha total fue de 50 frutos en dos individuos, no obstante durante febrero se localizaron dos nuevos individuos con frutos, pero la maduración fue escasa (6 frutos en ambos individuos). Finalmente, la maduración de *B. grandifolia* inició en enero y finalizó en marzo. Los porcentajes mostrados representan el recurso alimenticio por mes que ofrece cada especie a los frugívoros, de tal forma que *B. copallifera* es la especie que ofrece alimento durante más tiempo (octubre 2015 a enero 2016), mientras que *B. glabrifolia* sólo ofrece recurso durante un mes.

**Tabla 1.** Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) y estimaciones de cosecha total y madura en cinco especies de *Bursera* de “El Organa”, Jonacatepec, Morelos. Los datos se encuentran ordenados por especie y dentro de la especie por DAP.

Especie	DAP (cm)	Cosecha total	Cosecha madura	Especie	DAP (cm)	Cosecha total	Cosecha madura
<i>B. copallifera</i>	47.1	688	242	<i>B. fagaroides</i>	72.2	832	4
	50.2	45	10		94.2	45	2
	69.1	1136	21		106.8	55	11
	75.3	498	18		229.3	250	2
	75.3	525	22	<i>B. glabrifolia</i>	43.9	288	14
	75.3	1185	13		69.1	351	21
	75.3	2280	10	<i>B. grandifolia</i>	125.6	2264	339
	78.5	475	14	<i>B. bicolor</i>	42.4	270	69
	100.5	189	8		69.1	130	5
109.9	1316	15	128.8		875	23	
			163.3		612	79	



**Figura 5.** Relación entre cosecha total y cosecha madura de cinco especies de *Bursera* en “El Organal”, Jonacatepec, Morelos (n=21árboles).

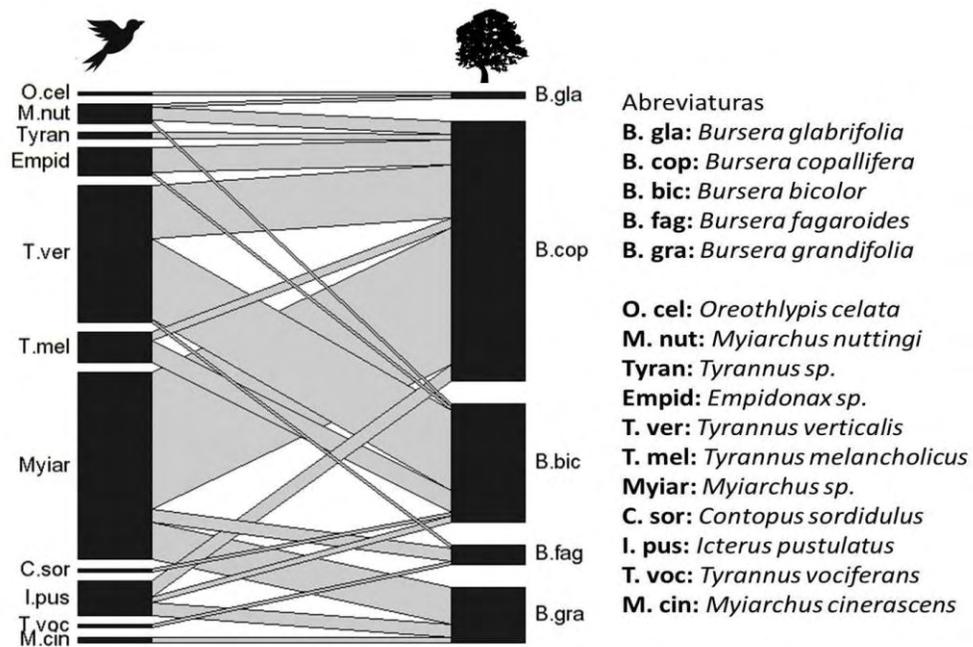
	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar
<i>B. glabrifolia</i>				5.48%	-	-	-	-	-	-
<i>B. bicolor</i>				4.33%	15.03%	-	-	-	-	-
<i>B. copallifera</i>					2.62%	2.23%	1.43%	4.22%	-	-
<i>B. fagaroides</i>						13%	-	-	0.55%	-
<i>B. grandifolia</i>								1.19%	73.51%	12.92%

**Figura 6.** Fenograma de maduración de frutos de cinco especies de *Bursera*. Se presenta el porcentaje promedio de frutos maduros en “El Organal”, Jonacatepec, Morelos. Las celdas en gris representan los meses sin frutos maduros y las celdas con guiones representan la temporada no reproductiva (n=21 árboles).

Para cada especie de *Bursera* se estimó el porcentaje total de frutos maduros y el porcentaje total frutos consumidos por aves. *Bursera grandifolia*, *B. bicolor* y *B. glabrifolia* tienen los porcentajes de maduración más altos 10, 8 y 5% respectivamente. Mientras que el porcentaje de consumo más alto fue de 1.76% en *B. bicolor*, 0.52% para *B. grandifolia* y de 0.51% para *B. copallifera*. Sin embargo el porcentaje de frutos maduros y su consumo no están correlacionados ( $r_s=0.6$ ,  $P=0.35$ ,  $gl=20$ ).

Se registraron 9 especies de aves que removieron 147 frutos, destacando *B. copallifera*, *B. bicolor* y *B. grandifolia* como las especies que tienen mayor número de frutos removidos 83, 38 y 18 frutos respectivamente. Los valores de la red de interacción fueron: asimetría= -0.375, este valor indica que la dependencia de la interacción es de *Bursera* hacia las aves; la conectancia o conectividad= 0.381 hace referencia a la baja densidad de interacciones entre aves y especies de *Bursera*, es decir que hay aves que sólo se relacionan con una o dos especies de *Bursera*, por ejemplo *Oreothlypis celata* que sólo consume los frutos de *B. glabrifolia*. El anidamiento=0.277 muestra que las interacciones de las especies menos conectadas no forman subconjuntos de las especies con más conexiones, en la red se observa que *O. celata* y *Tyrannus vociferans* son especies poco conectadas y que no consumen frutos de especies con grandes enlaces como *B. copallifera* o *B. bicolor*. Finalmente, el valor de especialización  $H_2=0.392$  muestra que la red no es altamente especialista, las asociaciones de *O. celata*, *Contopus sordidulus* y *T. vociferans* indican que son especies especialistas, sin embargo, los pocos registros prueban que son especies raras.

*Bursera copallifera* mantiene relación con siete especies de aves, principalmente *Myiarchus sp.* y *Tyrannus verticalis*. En *B. bicolor* hay interacción con seis especies, destacando *T. verticalis*, sin embargo, no hay asociación con *Myiarchus sp.* La intensidad de interacción sugiere que *Myiarchus sp.* tiene preferencia por *B. copallifera* mientras que *T. verticalis* la tiene por *B. bicolor*.



**Figura 7.** Red de interacción de cinco especies de *Bursera* y nueve especies aves frugívoras que removieron frutos durante septiembre 2015 a marzo 2016 en cerro “El Organal”, Jonacatepec, Morelos.

Las aves no tuvieron la misma frecuencia de visita ni consumieron la misma cantidad de frutos (Tabla 2). En *B. glabrifolia* sólo se registraron dos especies consumidoras (*O. celata* y *M. nuttingi*) y dos frutos removidos. En *B. bicolor*, la mayor remoción de frutos fue realizada por *T. verticalis* (68.4%). El género *Myiarchus* estuvo presente en las cinco especies de *Bursera* y tuvo el mayor

Índice de Consumo específico (ICe) en *B. copallifera*, *B. fagaroides* y *B. grandifolia*. En consecuencia, los potenciales dispersores de las burseras estudiadas son los papamoscas de dos géneros, *Tyrannus* y *Myiarchus*.

**Tabla 2.** Índice de Consumo específico (ICe) de aves frugívoras en cuatro especies de *Bursera* en “El Organal”, Jonacatepec, Morelos. Los valores más altos de ICe se muestran en negritas.

<i>Bursera</i>	ICe general	Especie de ave	ICe por sp. de ave	% de consumo	Número de visitas	Consumo de frutos
<i>B. bicolor</i>	0.365	<i>C. sordidulus</i>	0.010	2.632	1	1
		<i>Empidonax sp.</i>	0.010	2.632	1	1
		<i>I. pustulatus</i>	0.019	5.263	2	2
		<i>M. nuttingi</i>	0.010	2.632	1	1
		<i>T. melancholicus</i>	0.067	18.421	4	7
		<i>T. verticalis</i>	<b>0.250</b>	68.421	16	26
<i>B. copallifera</i>	0.798	<i>Empidonax sp.</i>	0.077	9.639	6	8
		<i>I. pustulatus</i>	0.048	6.024	3	5
		<i>Myiarchus sp.</i>	<b>0.462</b>	57.831	23	48
		<i>T. melancholicus</i>	0.029	3.614	2	3
		<i>T. verticalis</i>	0.163	20.482	10	17
		<i>Tyrannus sp.</i>	0.019	2.410	1	2
<i>B. fagaroides</i>	0.058	<i>Myiarchus sp.</i>	<b>0.038</b>	66.667	3	4
		<i>T. verticalis</i>	0.010	16.667	1	1
		<i>T. vociferans</i>	0.010	16.667	1	1
<i>B. grandifolia</i>	0.173	<i>I. pustulatus</i>	0.038	22.222	1	4
		<i>Myiarchus sp.</i>	<b>0.135</b>	77.778	5	14

La abundancia de aves es diferente por mes y por especie de árbol, y permite registrar la llegada de especies migratorias (Fig. 8). En *B. glabrifolia*, durante septiembre-octubre se registraron dos especies (*M. nuttingi* y *O. celata*) que tienen el mismo desempeño como removedores de frutos, sin embargo, fue la abundancia más baja en comparación con el resto de las especies de *Bursera*, probablemente esto se debe a que la maduración de frutos y la llegada de las aves inició antes del muestreo (agosto); en el caso de *O. celata*, no hubo registros posteriores. *Bursera bicolor* tiene frutos maduros durante septiembre-octubre, en

septiembre hay cinco especies de aves consumiendo los frutos, e *I. pustulatus* fue la más abundante; en octubre *T. melancholicus* y *T. verticalis* consumieron los frutos, *T. verticalis* sólo se registró de octubre-enero y no en el resto de los meses de muestreo.

En el caso de *B. copallifera*, la disponibilidad de frutos maduros se extiende de octubre a enero; la mayor abundancia se registró en noviembre con *Empidonax sp.* y *Myiarchus sp.*; en diciembre y enero *Myiarchus sp.* fue el más abundante. Durante noviembre en *B. fagaroides*, *T. verticalis*, *T. vociferans* y *Myiarchus sp.* tuvieron la misma abundancia. Por último, en *B. grandifolia* que tiene frutos maduros de enero a marzo, la mayor abundancia fue registrada para *Myiarchus*.

El comportamiento de la red de interacciones, el ICe y la abundancia relativa durante los meses de muestreo definen como potenciales dispersores a *T. verticalis* y *Myiarchus sp.*

**B. glabrifolia**

	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar
<i>Myiarchus nuttingi</i>				0.5	-	-	-	-	-	-
<i>Oreothlypis celata</i>				0.5	-	-	-	-	-	-

**B. bicolor**

	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar
<i>Tyrannus melancholicus</i>				0.166	0.047	-	-	-	-	-
<i>Icterus pustulatus</i>				0.333	-	-	-	-	-	-
<i>Myiarchus nuttingi</i>				0.166	-	-	-	-	-	-
<i>Empidonax sp.</i>				0.166	-	-	-	-	-	-
<i>Contopus sordidulus</i>				0.166	-	-	-	-	-	-
<i>Tyrannus verticalis</i>					0.952	-	-	-	-	-

**B. copallifera**

	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar
<i>Tyrannus melancholicus</i>						0.076	0.076	-	-	-
<i>Icterus pustulatus</i>						0.153	-	0.076	-	-
<i>Myiarchus nuttingi</i>								0.076	-	-
<i>Empidonax sp.</i>						0.307	0.153	-	-	-
<i>Tyrannus verticalis</i>					1	0.153	0.076	0.076	-	-
<i>Myiarchus sp.</i>						0.307	0.692	0.769	-	-

**B. fagaroides**

	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar
<i>Tyrannus verticalis</i>						0.333	-	-	-	-
<i>Myiarchus sp.</i>						0.333	-	-	1	-
<i>Tyrannus vociferans</i>						0.333				

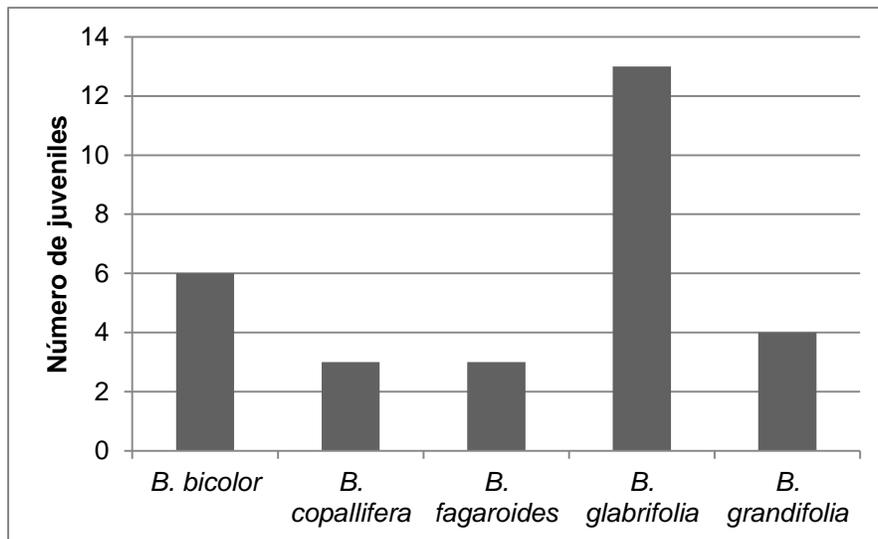
**B. grandifolia**

	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar
<i>Icterus pustulatus</i>								0.5	-	0.333
<i>Myiarchus nuttingi</i>								0.5	-	-
<i>Myiarchus sp.</i>									1	0.666

**Figura 8.** Fenogramas de abundancia relativa de aves por especie de *Bursera* durante septiembre 2015-marzo 2016 en “El Organal”, Jonacatepec, Morelos. Las celdas en gris indican la ausencia de registros de aves en la especie de *Bursera* y las celdas con guiones indican los meses posteriores en los que no se registró la especie consumidora.

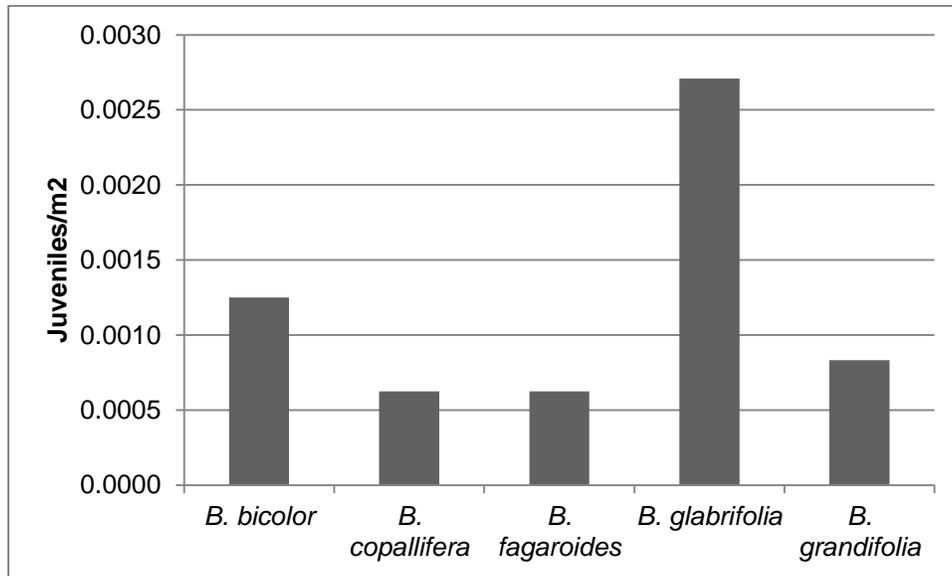
## Sitios de deposición

Se registraron 29 juveniles de cinco especies de *Bursera* (*B. bicolor*, *B. copallifera*, *B. fagaroides*, *B. glabrifolia* y *B. grandifolia*) de las cuales el 58.6% estuvo asociado a rocas y otros objetos inertes, aunque también se encontraron juveniles bajo la copa de árboles de 2 a 8m de altura (*A. cochliacantha*, *Bunchosia* sp., *M. polyanta*, entre otras) cinco individuos de *B. glabrifolia*, tres de *B. fagaroides* y uno de *B. bicolor* (Fig. 9).

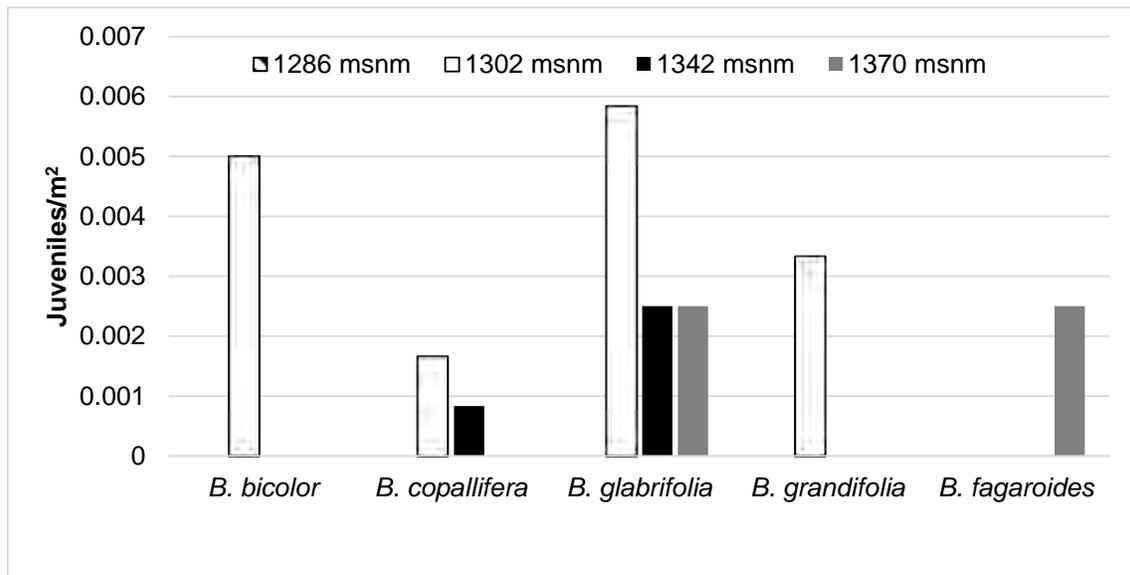


**Figura 9.** Total de juveniles de cinco especies de *Bursera* localizados en la ladera sur del cerro “El Organal”, Jonacatepec, Morelos en marzo de 2016.

En el área muestreada, *B. glabrifolia* fue la especie con mayor densidad seguida de *B. bicolor* con 13 y 6 organismos respectivamente (Fig. 10). En la parcela situada en la parte media del gradiente altitudinal (parcela 3 a 1302 msnm) se presentó mayor densidad de individuos, mientras que la densidad fue menor en lo alto del gradiente (1342 y 1370 msnm, parcelas 1 y 2 respectivamente) y a 1286 msnm (parcela 4) no se registraron organismos (Fig. 11).



**Figura 10.** Densidad total de cinco especies de *Bursera* en 4,800m<sup>2</sup> registradas durante marzo de 2016 en “El Organal”, Jonacatepec, Morelos.



**Figura 11.** Densidad de juveniles de cinco especies de *Bursera* en el gradiente altitudinal de “El Organal”, Jonacatepec, Morelos.

## Estructura de sexos

*Bursera bicolor*, *B. fagaroides*, *B. grandifolia*, *B. glabrifolia*, *B. copallifera* y *B. schlechtendalii* presentaron flores y/o frutos. En los árboles macho (Fig. 12a), las flores se caracterizan por tener estambres del mismo número que las divisiones del cáliz o bien dos veces más numerosos, la imagen muestra una flor pentámera con el verticilo del androceo doble. Las flores femeninas de las especies estudiadas (Fig. 12b) tienen ovario supero, similares a las masculinas trímeras o pentámeras, presentan estaminodios, es decir, estambres con anteras no funcionales.



**Figura 12.** Flores de *B. fagaroides* en “El Organal”, Jonacatepec, Morelos. a) Flor masculina y b) flor femenina.

Se encontraron 36 adultos reproductivos (63.9% hembras y 36.1% machos); la cantidad de individuos de cada especie fue diferente en cada parcela (Tabla 3). La elevación con mayor número de organismos fue 1406 m con 14 individuos, cinco de *B. copallifera*, tres de *B. fagaroides* y seis de *B. glabrifolia*, ésta es la parte más elevada del cuajjotal. En la parte media alta del cuajjotal (1386 m) se encontraron

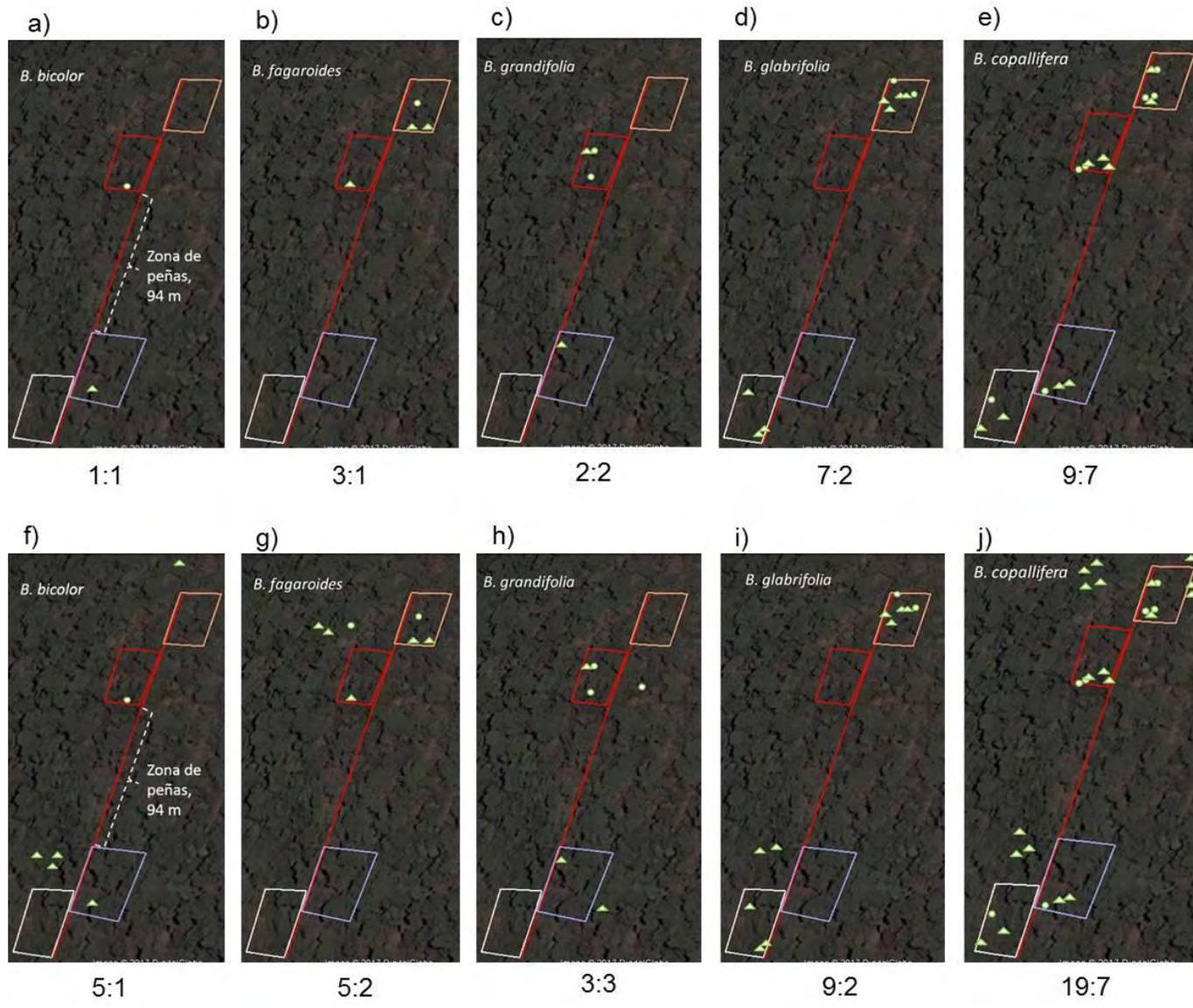
11 individuos, cinco de *B. copallifera*, tres de *B. grandifolia*, uno de *B. fagaroides* y uno de *B. bicolor*, en esta sección del gradiente destacó la presencia de un individuo de *B. schlechtendalii* y la ausencia de *B. glabrifolia*. En la parte media se encuentra una zona de roca ígnea de fácil desprendimiento en donde no se establecen plantas. En la parte media y baja y baja del cuajiotal se registraron 5 y 6 individuos respectivamente. Excepto por *B. grandifolia*, la proporción de sexos muestra un sesgo hacia las hembras en las diferentes especies de *Bursera*, dicho sesgo es más evidente cuando se consideran los individuos fuera de las parcelas (Tabla 3, Fig. 13).

**Tabla 3.** Total de individuos hembra y macho de seis especies de *Bursera* en el cuajiotal de “El Organal”, Jonacatepec, Morelos.

	1406 msnm		1386 msnm		1314 msnm		1304 msnm		Proporción de sexos
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	
<i>B. bicolor</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1:1
<i>B. copallifera</i>	2	3	3	2	2	1	2	1	1:0.78
<i>B. fagaroides</i>	2	1	1	0	0	0	0	0	1:0.33
<i>B. glabrifolia</i>	4	2	0	0	0	0	3	0	1:0.28
<i>B. grandifolia</i>	0	0	1	2	1	0	0	0	1:1
<i>B. schlechtendalii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1:0
Total	8	6	6	5	4	1	5	1	

En el caso de *B. schlechtendalii* se encontró solo un individuo hembra en la ladera sur y dentro de las parcelas, se localizaron otros dos individuos en la ladera oeste, presumiblemente machos ya que no se les observaron frutos a lo largo del tiempo de muestreo, ambos individuos se encuentran a una distancia de 516 m de la hembra, sugiriendo que la transferencia de polen es difícil.

Sólo se encontraron dos individuos de *B. bicolor* (un macho y una hembra) con una separación de 134 m, fuera de las parcelas se registraron cuatro individuos hembra a una distancia menor de 134 m, por tanto sólo hay un macho para las cinco hembras, sugiriendo que el polen es compartido por todas. En *B. fagaroides* se encontraron tres hembras y un macho dentro de las parcelas, fuera de ellas se registraron dos hembras y un macho, todos se localizaron en la parte alta del cuajiotal a una distancia máxima aproximada de 72 m. Para *B. grandifolia* la proporción 1:1 (2 hembras y 2 machos), se mantiene aún fuera de las parcelas aunque el número de individuos aumenta a 3 hembras y 3 machos. En *B. glabrifolia* se encontraron 7 hembras y 2 machos, éstos últimos se encuentran en la parte alta del cuajiotal; al considerar los individuos fuera de las parcelas el número de hembras aumenta (9:2), pero estos registros se encuentran en la parte baja del cuajiotal. En el caso de *B. copallifera*, el número de individuos dentro de las parcelas (9 hembras y 7 machos), aumenta considerablemente ya que se registraron 10 hembras más fuera de las parcelas, sin embargo no se registraron más machos, por lo tanto, en la parte alta del cuajiotal 12 hembras podrían disponer del polen de cinco machos, en cambio en la parte baja hay siete hembras y únicamente dos machos, sugiriendo que la distribución de polen es desigual (Fig. 13).



**Figura 13.** Número de individuos hembra y macho en las parcelas muestreadas (a-e) y en el cuajital (f-j).

## DISCUSIÓN

### ***Bursera* como recurso alimenticio y sus potenciales dispersores**

La diferencia de tamaños en las cosechas por especie de *Bursera*, se pueden asociar a varios factores, el primero enfocado a la marcada estacionalidad de la SBC donde la oferta de frutos puede aumentar o disminuir (Blake & Loiselle, 1991), el segundo está asociado al comportamiento de *Bursera* conocido como vecero (masting behavior) en el que se refleja una producción intermitente en la cosecha de frutos, provocando años de buena cosecha y años con escasez de frutos (Kelly, 1994; Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2010). Por otro lado, la diferencia en los tamaños de cosecha podrían incrementar la eficiencia de detección y dispersión de las especies de un año a otro, ya que si en una población se producen grandes cantidades de frutos, disminuye la probabilidad de que un individuo de *Bursera* atraiga más aves que el resto; sin embargo, si en la población la producción de frutos es baja, muy probablemente la cosecha individual aumente así como las visita de aves (Ortiz-Pulido & Rico-Gray, 2000).

En el Valle de Tehuacán, Puebla, Ramos-Ordoñez y Arizmendi (2011) reportan que la producción de frutos de *B. morelensis* está relacionada positiva y significativamente con el DAP, sin embargo, en el sitio de estudio esto no se cumple. En Puebla, se trabajó con 23 individuos de *B. morelensis*, mientras que en este sitio se observaron 21 individuos de cinco especies, por lo que el tamaño de muestra por especie es distinto; es posible que al aumentarlo se encuentre una correlación. Otro factor puede ser la diferencia de humedad entre sitios, en el Valle

de Tehuacán la temperatura anual es de 25°C y la precipitación de 395 mm, no obstante, aunque en el sitio de este estudio la temperatura anual es de 24°C, la precipitación es mayor, siendo de 800 mm (Aguilar, 2012). Así mismo, el área donde se realizó el presente estudio se encuentra en un gradiente de 1286 a 1446 msnm, de tal forma que el agua de lluvia siempre estará en constante flujo, además en la base del cerro se encuentran cultivos de peces, los cuales podrían incrementar la humedad de la zona, mientras que los árboles de *B. morelensis* se ubican en un abanico aluvial sin pendiente a 1000 msnm.

Como sucede con *B. morelensis* en el Valle de Tehuacán y *B. longipes* en Guerrero, la maduración de frutos de las cinco especies de *Bursera* es asincrónica (Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011; Almazán-Núñez, 2013). De acuerdo con lo reportado en el Río Tembembe (Xochicalco, Morelos), *B. glabrifolia*, *B. bicolor*, *B. copallifera* y *B. grandifolia* maduran frutos entre junio y diciembre, periodo que coincide con los de la zona de estudio; sin embargo, en Puebla, *B. fagaroides* madura sus frutos de febrero a mayo, mientras que en el sitio fue durante noviembre-febrero (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2012). Almazán-Núñez (2013) y Ramos-Ordoñez (2009), mencionan que algunas especies de *Bursera* son dispersadas por aves frugívoras y que la presencia de estas aves se encuentra relacionada con los periodos de fructificación o disponibilidad de alimento y la fisionomía de la vegetación lo que determinará la selección y uso del recurso. Por ejemplo, si hay dos especies con frutos maduros disponibles para las aves, la especie que tenga mayor oferta de frutos tendrá mayor número de visitas y por ende mayor número

de frutos removidos (Rozo-Mora & Parrado-Rosselli, 2004; Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011).

Ya que las cinco especies de *Bursera* representaron recurso alimenticio para 9 especies de aves durante siete meses de muestreo; en este tiempo, la oferta de alimento varió mes con mes, así como la abundancia de aves por especie de *Bursera*, misma que refleja el estatus migratorio de algunas aves y la remoción que tiene cada especie de ave sobre la especie vegetal por mes. Se sabe que los frutos de *Bursera* forman parte importante en la dieta de papamoscas y vireos durante la temporada seca, aunque generalmente consumen artrópodos y frutos de otras plantas, (Almazán-Núñez *et al.*, 2015). En poblaciones de plantas con alta variabilidad en la producción de frutos, los parámetros de dispersión dependen del tamaño de la cosecha así como la competencia entre especies dispersoras (Pesendorfer & Koenig, 2016) y su distribución, la cual se encuentra relacionada con la variación espacio temporal del recurso alimenticio, propiciando la llegada de aves migratorias estacionales o el desplazamiento a otro tipo de hábitat en busca de alimento (Blake & Loiselle, 1991); relacionándose con el número de árboles con frutos maduros por mes, ya que las especies en la comunidad de aves se mueven temporalmente en este tipo de vegetación (Ortiz-Pulido *et al.*, 2000).

Las aves migratorias altitudinales como *O. celata*, *C. sordidulus*, *T. verticalis* y *T. vociferans*, seleccionan y utilizan los recursos necesarios para su subsistencia durante su ruta (Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011), por lo que consumen frutos ricos en lípidos que les permiten cubrir sus necesidades energéticas para continuar su trayectoria; estas grandes cantidades de lípidos pueden ser obtenidas

principalmente del pseudoarilo que recubre el pireno de *Bursera* (Ramos-Ordoñez, 2009; Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011; Almazán-Núñez, 2013). La presencia de estas aves no es azarosa, ya que la disponibilidad de frutos maduros coincide con el periodo de migración de las aves, que a través de un proceso evolutivo de consumo específico fueron seleccionando frutos ricos en lípidos de colores rojo-naranja (asociados a carotenos) (Stiles, 1980; Schaefer *et al.*, 2007; Valido *et al.*, 2011; Schaefer *et al.*, 2014).

*Bursera* muestra dependencia parcial hacia las aves ya que no todas las especies estudiadas son visitadas por todas las aves registradas como removedoras de frutos. En el caso de *B. bicolor* y *T. verticalis*, se sugiere mutualismo especializado debido a que *T. verticalis* remueve más frutos en esta especie que en *B. fagaroides*, a pesar de que ésta también presenta frutos maduros durante el mismo periodo. Aunque la asimetría de la red podría mostrar un comportamiento similar con otras especies de aves (*O. celata*, *C. sordidulus* y *T. vociferans*), esto no ocurre debido a que son registros únicos, y considerarlos como enlaces especialistas sería erróneo (Dormann *et al.*, 2009). Para definir si estas interacciones son específicas en la especie de *Bursera*, se sugiere incrementar la intensidad de muestreo e iniciar las observaciones en agosto ya que las aves que se alimentan de copal llegan durante este mes de acuerdo con los pobladores de la zona.

En este trabajo se encontraron aves generalistas como *Myiarchus sp.*, quien remueve frutos en las cinco especies de burseras. En estos casos, la escasez de alimento en una especie de *Bursera* no tendría un efecto tan negativo en el ave, ya que consumiría los frutos de las otras cuatro especies. Sin embargo, la escasez

de aves si podría tener un efecto negativo más visible en la planta, ya que disminuiría el número de vectores que ayudan en la dispersión. En ambos casos, la interacción planta-animal es dependiente de las características ambientales ya que modifican la diversidad, oferta de frutos o el comportamiento de los dispersores (Ponce et al., 2012).

El comportamiento del sistema es asimétrico generalista porque *Myiarchus sp. verticalis* y *T. melancholicus* son removedores de frutos en la mayoría de las especies de *Bursera* estudiadas, lo cual se relaciona con los valores bajos de especialización y conectancia que presenta la red de interacción (Ramírez, 2013; García, 2016). La caracterización de los patrones de interacciones refleja que el género *Myiarchus* es generalista, sin embargo, durante octubre, mes en el que coincide la maduración de frutos de *B. bicolor* y *B. copallifera*, se observa repartición de recurso, ya que *T. verticalis* tiene una mayor cantidad de visitas en *B. bicolor*, mientras que *Myiarchus* consume los frutos de *B. copallifera*. Es posible que esta diferencia sea resultado de la abundancia de cada especie de ave en el sitio, debido a que estas especies migran altitudinalmente (Barranco- Salazar, 2011).

El ICe de las nueve especies removedoras de frutos de *Bursera*, refleja que el género *Myiarchus* y *T. verticalis*, podrían considerarse como potenciales dispersores, ya que son quienes remueven mayor cantidad de frutos, esto coincide con lo reportado por Ramos-Ordoñez (2009), Barranco-Salazar (2011) y Almazán-Núñez (2013). Estos mismos autores también reportan la presencia de aves granívoras como depredadoras de semillas de las burseras que estudiaron, en contraste, en el área de estudio se observaron aves granívoras como *Zenaida*

*asiatica*, *Z. macroura*, *Spinus psaltria*, *Columbina inca* entre otras, sin embargo, no se registraron alimentándose de *Bursera*, aunque si se observaron alimentándose de *Acacia* sp. y *Senna* sp. (Fabaceae). Ciertas especies de Fabaceae pueden producir de 80,000- 800,000 semillas por hectárea (Álvarez & Villagra, 2010), por lo que al haber 23 especies de fabáceas en la zona de estudio (Segundo Hernandez J. com.pers.), es probable que reduzcan el consumo de frutos de *Bursera*.

### **Sitios de deposición**

De acuerdo con los valores obtenidos en las tasas de remoción, es probable que el establecimiento de nuevos individuos de las cinco especies de *Bursera* sea llevado a cabo por aves del género *Myiarchus* y *T. verticalis*, sin embargo, es necesario evaluar el efecto a través del tracto digestivo y la calidad en la deposición de semillas (Schupp *et al.*, 2010). Estas aves favorecen la redistribución espacial de semillas, incrementando la riqueza local (Wandrag *et al.*, 2015), previniendo patógenos, depredadores y la mortalidad de semillas debida a la alta densidad (Howe & Smallwood, 1982).

Además de la función que cumplen las aves durante el proceso de dispersión, las características microambientales bajo las plantas nodrizas, determinan la germinación de la semilla y el establecimiento de la plántula de *Bursera* ya que durante la temporada seca no se encontraron plántulas, sugiriendo que la poca disponibilidad de agua y sombra reduce la supervivencia de las plántulas que germinaron durante la época de lluvias anterior (Godínez-Álvarez *et al.*, 2008). Un factor que disminuye el porcentaje de germinación, es la producción de frutos

partenocárpicos cuyo origen puede ser genético, fisiológico o ambiental (Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011).

Es probable que el establecimiento de los juveniles se favorezca por elementos como rocas, otros objetos inertes y árboles que actúan como nodrizas, ya que generan condiciones específicas de luz, temperatura, tolerancia al frío, etc., que permiten que el organismo se desarrolle (Martínez-Arévalo, 2015). Los individuos de *Bursera* que lograron establecerse se encontraron en sitios con vegetación más cerrada; aunque en este trabajo no se midió de manera formal la extensión de la cobertura vegetal, varios autores sugieren que en los sitios con mayor cobertura el establecimiento de *Bursera* es mayor (Bonfil-Sanders *et al.*, 2008; Almazán-Núñez, 2013; Ponce, 2013), esto explicaría la alta densidad de individuos en la parte media del gradiente (1302 msnm) y la ausencia de organismos en la base (1286 msnm) ya que este era un sitio con escasa cobertura vegetal.

La alta densidad de individuos en estado juvenil de *B. glabrifolia* y *B. bicolor* en los diferentes puntos muestreados se debe probablemente a que durante la temporada de lluvias, los organismos incrementan biomasa y acumulan reservas que favorecen el éxito de supervivencia durante la temporada seca (Castellanos-Castro & Bonfil-Sanders, 2010). En trabajos anteriores se muestra que estas especies tienen mayor tasa de germinación y supervivencia así como baja especificidad ambiental (Bonfil-Sanders *et al.*, 2008; Castellanos-Castro & Bonfil-Sanders, 2010). Sin embargo, el porcentaje de germinación en estos estudios ha sido menor al 32% por lo cual es necesario realizar estudios en zonas con diferentes grados de perturbación y considerar la interacción planta-planta o planta-objeto inerte (rocas

o troncos), en el establecimiento y supervivencia. Por otro lado, la escarificación de semillas por agentes naturales, como el paso a través del sistema digestivo de las aves también puede favorecer el porcentaje de germinación (Ramos-Ordoñez, 2009; Almazán, 2013). En *B. grandifolia* y *B. fagaroides* las densidades fueron menores ya que éstas especies tienen bajas tasas de germinación que restringen el establecimiento de nuevos organismos y requieren condiciones específicas, ya que de acuerdo con Bonfil-Sanders *et al.* (2008), la orientación y el grado de pendiente pueden afectar su distribución. Finalmente *B. copallifera* se encontró en sitios con mayor cobertura vegetal, donde probablemente la disponibilidad de agua es mayor que en los sitios abiertos (Bonfil-Sanders *et al.*, 2008; Ponce, 2013).

### **Estructura de sexos**

De las seis especies localizadas en el área de estudio, *B. copallifera* y *B. glabrifolia* son las especies con mayor número de individuos, esto se encuentra asociado a su amplia distribución en el estado y baja especificidad climática, ya que las condiciones ambientales afectan su historia de vida dependiendo de la fase de desarrollo del individuo (Hernández-Pérez *et al.*, 2011; Ortiz-Pulido & Rico-Gray, 2006).

De la ladera sur a la ladera oeste del cerro “El Organal”, se ubicó una plántula y tres adultos de *B. schlechtendalii*, de los cuales se identificó sólo un individuo hembra en el gradiente de estudio. Es posible que los individuos de esta especie se reproduzcan sexual y/o asexualmente (apomixis), ya que existe el antecedente de que *B. schlechtendalii* y *B. morelensis* producen un híbrido apomíctico que es

*B. medranona* (Cortés, 1998), aunque sería importante realizar experimentos de sistema de cruzas. También se puede sugerir que haya extracción de la especie ya que en la zona se le observa como cerca viva; o bien que los individuos se localicen hacia el Este (colindando con el cerro El Colorado), en ambos casos es necesario hacer muestreos.

En cuanto a las proporciones de sexos dentro de la zona muestreada, cuatro de las seis especies tienen sesgo hacia hembras, mientras que en *B. bicolor* y *B. grandifolia* la proporción es 1:1. Al considerar los individuos fuera del área muestreada y de acuerdo con el modelo de tablero de ajedrez para dispersión de polen y semillas (Jong *et al.*, 2002), si el área de dispersión para ambos (polen y semillas) es la misma, ocurre una proporción de sexos 1:1 (tendencia teórica que siguen las poblaciones); en este sentido solo *B. grandifolia* seguiría este patrón, no obstante, este supuesto es difícil de comprobar ya que se requiere un tamaño de muestra significativo (Smith, 2007; Jong *et al.*, 2002).

El número de individuos de *Bursera* en todo el cuajiotal mantiene un sesgo hacia las hembras en cinco especies, como sucede en *Pistacia lentiscus* (Verdú & García-Fayos, 2002), en esta especie las zonas más perturbadas tienen mayor proporción de hembras, los autores argumentan que los machos tienen mayor capacidad competitiva bajo condiciones con recursos limitados, además de que existe una explotación selectiva hacia los machos. En el caso de *Bursera* también es posible que la extracción de resinas y el corte de ramas principales para cerca viva se estén realizando en los machos, ya que se observó un macho de *B. grandifolia* con cicatrices de pica o calado (corte para extraer la resina).

La localización de los organismos es otra variable a considerar, ya que si las hembras se encuentran agregadas o lejanas a los machos, como sucede con *B. bicolor* y *B. glabrifolia*, la probabilidad de ser polinizadas se reduce y no se producirían semillas, afectando negativamente a la población (Jong *et al.*, 2002). A largo plazo la población original podría ser sustituida, gracias a la llegada de semillas dispersadas en diferentes direcciones desde otros sitios (Jong *et al.*, 2002).

Debido a que las semillas son la segunda parte de la dispersión de genes en las plantas, en una población donde hay más hembras que machos, los descendientes tendrían una carga genética similar, provocando una población con baja diversidad, lo cual la volvería vulnerable a enfermedades, plagas y factores ambientales adversos (Jong *et al.*, 2002; Verdú & García-Fayos, 2002; Ortiz-Pulido & Pavón, 2010; Ponce, 2013).

### **Importancia de las aves en la dinámica poblacional de *Bursera***

Para los árboles pertenecientes al género *Bursera*, la estrecha relación que tiene con las aves les permite mantenerse en el sistema, ya que al producir frutos atractivos y con grandes cantidades de lípidos para las aves dispersoras, éstas las movilizan a sitios óptimos para su establecimiento. Las especies mayormente consumidas fueron *B. copallifera*, *B. bicolor* y *B. grandifolia*.

La mayor densidad de juveniles se presentó en *B. glabrifolia*, esta es la segunda especie con mayor abundancia de adultos y de acuerdo con Hernández-Apolinar *et al.* (2006), presenta valores elevados de fecundidad dados por el tamaño de la

cosecha de frutos, esto sugiere que tiene mayor probabilidad de sobrevivir en el sitio en comparación con las otras especies de *Bursera*.

*Bursera copallifera*, *B. fagaroides* y *B. grandifolia* también presentan juveniles en el sitio, presumiblemente dispersados por *Myiarchus* y *Tyrannus*; no obstante, *B. copallifera* tiene una proporción de sexos más sesgada hacia las hembras en comparación con *B. glabrifolia*, así como mayor número de individuos adultos, mayores tasas de visita y remoción por aves, sin embargo, no se observó reclutamiento; esto sugiere que las condiciones del sitio no son adecuadas para la supervivencia de plántulas y juveniles de *B. copallifera*, o bien que podría encontrarse en un proceso de desplazamiento y, que será sustituida por *B. glabrifolia*.

En *B. bicolor*, las tasas de visita y la densidad de juveniles en el gradiente, sugieren que *T. verticalis* es el principal vector en la movilidad de semillas ya que es una especie migratoria que se concentra en las selvas bajas caducifolias entre septiembre a octubre (Barry *et al.*, 2009), periodo que coincide con la maduración de frutos de *B. bicolor*. En *B. grandifolia* los datos muestran que la población es pequeña pero se mantiene estable. Finalmente en el caso de *B. fagaroides*, aunque hay mayor número de adultos, la densidad de juveniles es baja lo cual nos sugiere la necesidad de revisar si está presente en la ladera norte de El Organal y en el Cerro Colorado (al este), ya que suele establecerse a mayores altitudes y en pendientes orientadas hacia el este (Ortiz-Pulido & Rico-Gray, 2006; Ortiz-Pulido & Pavón, 2010).

## CONCLUSIONES

En los árboles de *Bursera* la maduración de frutos fue asincrónica y escalonada durante los siete meses de muestreo. Los frutos fueron consumidos por nueve especies de aves tanto locales como migratorias. Los tiránidos de los géneros *Myiarchus* y *Tyrannus* fueron las aves que consumieron la mayor cantidad de frutos y se consideran especies migratorias, para ellas, la ingesta de frutos con alto contenido lipídico es esencial para continuar con su ruta. Este trabajo arroja a *Myiarchus sp.* como generalista y potencial dispersor de las cinco especies de *Bursera*, mientras que *T. verticalis* se sugiere como potencial dispersor de *B. bicolor*.

Las densidades de juveniles por especie de *Bursera* fueron variables a diferentes altitudes, la mayor densidad se encontró 1302 msnm (parte media del gradiente) y las especies con mayor número de individuos establecidos fueron *B. glabrifolia* y *B. bicolor*. En la comunidad reproductiva de *Bursera*, la especie *B. copallifera* tuvo mayor número de individuos adultos, sin embargo, la relación hembra macho difiere en cada especie. *Bursera grandifolia* fue la única que mantuvo la proporción 1:1, el resto mostró un sesgo hacia las hembras, lo que en un futuro podría ocasionar desplazamiento o sustitución de especies, así como pérdida de la variabilidad genética. La población de *B. copallifera* podría ser sustituida o desplazada por *B. glabrifolia* ya que la densidad de juveniles de esta última fue mayor.

Aunque en este trabajo se analizó parte de la dinámica poblacional de *Bursera* y sus potenciales dispersores, es necesario medir la eficiencia de la dispersión. Se requiere evaluar el efecto del paso por el tracto digestivo de las aves, los sitios adecuados de deposición de semillas, el reclutamiento y la supervivencia de plántulas durante las diferentes etapas de desarrollo. También es importante analizar si las distancias grandes entre hembras y machos reproductivos, así como la baja cantidad de machos, afecta la genética de las poblaciones. Así mismo, es importante hacer estudios sobre germinación *in situ* tomando en cuenta las variables ambientales y el grado de perturbación del sitio.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, M., Batista, W., Ghera, C., Kaufman, M., León, R., Mella, A., y otros. (2016). *Fundamentos de Ecología: su enseñanza con un enfoque novedoso* (1ra ed.). (M. Van Esso, Ed.) Buenos Aires, Argentina: Ediciones Novedades Educativas. 176 p.
- Aguilar, C. (2012). *Reconocimiento geológico de la zona de skarn de la sierra de Tlayecac y Tlayca en el estado de Morelos, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Sonora. Departamento de Geología, México.
- Álvarez, A., & Villagra, P. (2010). *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae, Mimosoideae). *Kurtziana*, 35(1).
- Almazán-Núñez, R. C. (2013). *Distribución, preferencias de forrajeo y dispersión de semillas por aves frugívoras en estados sucesionales de Bosque Tropical Seco en la Cuenca del Balsas de Guerrero*. Tesis de Doctorado. México, D.F.: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Almazán-Núñez, R. C., Eguiarte, L. E., del Coro Arizmendi, M., & Corcuera, P. (2016). Myiarchus flycatchers are the primary seed dispersers of *Bursera longipes* in Mexican dry forest. *PeerJ*, 4, 2126.
- Almazán-Núñez, R., Arizmendi, M., Eguiarte, L., & Corcuera, P. (2015). Distribution of the community of frugivorous birds along successional gradient in a tropical dry forest in south-western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 31, 57-68.

- Álvarez, A., & Villagra, P. (2010). *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae, Mimosoideae). *Kurtziana*, 35(1).
- Barranco- Salazar, A. R. (2011). Dispersores potenciales de *Bursera morelensis* en Santa María Tecomavaca. Tesis de licenciatura. México. 39. Los Reyes Iztacala, Estado de México.
- Barry, J. H., Butler, L. K., Rohwer, S., & Rohwer, V. G. (2009). Documenting Molt-migration in Western Kingbird (*Tyrannus verticalis*) Using Two Measures of Collecting Effort. *The Auk*, 126(2), 260-267.
- Blake, J. G., & Loiselle, B. A. (1991). Variation in resource abundance affects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *The Auk*, 108, 114-130.
- Bonfil-Sanders, C., Cajero-Lázaro, I., & Evans, R. (2008). Germinación de semillas de seis especies de *Bursera* del centro de México. *Agrociencia*, 42(7).
- Bronstein, J. L. (2009). Mutualism and Symbiosis. En S. R. Carpenter, H. C. Godfray, A. P. Kinzig, M. Loreau, J. B. Losos, B. Walker, y otros, & S. A. Levin (Ed.), *The Princeton Guide to Ecology* (pág. 742). Estados Unidos de América: Princeton University Press. 832 p.
- Castellanos-Castro, C., & Bonfil-Sanders, C. (2010). Establecimiento y crecimiento inicial de estacas de tres especies de *Bursera* Jacq. ex L. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 1(2).

- Challenger, A. y. (2008). Los ecosistemas terrestres. En CONABIO, *Capital Natural de México* (Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad, págs. 87-108). México.
- Cortés, P. A. (1998). *Biología reproductiva de Bursera medranoana Rzedowski & Ortiz (Burseraceae) : una especie de origen híbrido*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dorado, O., Álvaro, F.-C., de Jesús-Almonte, J. M., Arias, D. M., & Martínez-Alvarado, D. (2012). *Árboles de Cuernavaca. Nativos y Exóticos. Guía para su identificación*. México: UAEM/Trópico Seco Ediciones. 361 p.
- Dormann, C., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- García, D., Chacoff, N. P., & Herrera, J. M. (2009). La escala espacial de las interacciones planta-animal. En R. Medel, & M. A. Aizen, *Ecología y evolución de interacciones planta-animal* (págs. 133-139). Santiago de Chile: Editorial Universitaria. 399 p.
- Godínez-Álvarez, H. y. (2007). An Empirical Approach to Analysing the Demographic Consequences of Seed Dispersal by Frugivores. En A. J. Dennis, E. Schupp, & R. y. Green, *Seed Dispersal: Theory and its application in a changing world*. USA: CABI, 391-406.

- Godínez-Álvarez, H., Jiménez, M., Mendoza, M., Pérez, F., Roldán, P., Ríos-Casanova, L., y Lira, R. (2008). Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79(2), 393-403.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J., Hóder, J., Castro, J., & Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14(4), 1128-1138.
- Greenberg, R., Foster, M. S., & Márquez-Valdemar, L. (1995). The role of the withe-eyed vireo in the dispersal of *Bursera* fruit on the Yucatan Peninsula. *Journal of Tropical Ecology*, 11, 619-639.
- Hernández-Apolinar, M., Valverde, T., & Purata, S. (2006). Demography of *Bursera glabrifolia*, a tropical tree used for folk woodcrafting in Southern Mexico: An evaluation of its management plan. *Forest Ecology and Management*, 223, 139-151.
- Hernández-Pérez, E., González-Espinoza, M., Trejo, I., & Bonfil, C. (2011). Distribución del género *Bursera* en el estado de Morelos, México y su relación con el clima. *Revista Mexicana de Biodiversidad*(82), 964-976.
- Howe, H., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 201-228.

INAFED. (s/a). *Enciclopedia de los Municipios y Delegaciones de México*. Recuperado el 10 de 06 de 2015, de <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM17morelos/municipios/17013a.html>

INEGI. (2010). *Compendio de información geográfica municipal 2010. Jonacatepec. Morelos*. México: Instituto Nacional de Estadística y Geografía.

Jong, T. J., Eke, V. B., & Van Dijk, J. (2002). Seed sex ratio in dioecious plants depends on relative dispersal of pollen and seeds: an example using a chessboard simulation model. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 373-379.

Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. En M. Fenner, *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford, UK: CABI, 125-166.

Jordano, P., Vázquez, D., & Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En R. Medel, M. A. Aizen, & R. Zamora, *Ecología y Evolución de interacciones planta-animal: Conceptos y aplicaciones* (Primera edición ed., pág. 400). Santiago de Chile: Editorial Universitaria, S.A.

Kelly, D. (1994). The evolutionary ecology of mast seeding. *Tree*, 9(12), 465-470.

Kricher, J. (2011). *Tropical Ecology*. United States of America: Princeton University Press. 704 p.

- Lara-Rodríguez, N., Díaz-Valenzuela, R., Martínez-García, V., Mauricio-López, E., Anaid-Díaz, S., Valle, O., y otros. (2012). Redes de interacción colibrí-plantadel centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2), 569-577.
- Martínez-Arévalo, J. (2015). Características in situ y de propagación de seis especies arbustivas utilizadas como plantas nodrizas en la región occidental de Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud*, 2(2), 15-27.
- Meave, J. A., Romero-Romero, M. A., Salas-Morales, S. H., Pérez-García, E. A., & Gallardo-Cruz, J. A. (2012). Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas*, 21(1-2), 85-100.
- Medina-Lemos, R. (2008). Fascículo 66. Burseraceae. En *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* (Primera edición ed., págs. 1-76). Distrito Federal, México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Miranda, F. y. (1963). *Redmeso*. Recuperado el 28 de mayo de 2016, de [ftp://www.redmeso.org/observatorio/cen\\_documento/Articulos/art\\_eco\\_1963.pdf](ftp://www.redmeso.org/observatorio/cen_documento/Articulos/art_eco_1963.pdf)
- Ortiz-Pulido, R., & Pavón, N. (2010). Influence of slope orientation on sex ratio and size distribution in a dioecious plant *Bursera fagaroides* var. *purpusii* (Brandeg.) McVaugh and Rzed. (Burseraceae). *Plant Ecology*, 208, 271-277.

- Ortiz-Pulido, R., & Rico-Gray, V. (2000). The effect of spatio-temporal variation in understanding the fruit crop size hypothesis. *Oikos*, *91*, 523-527.
- Ortiz-Pulido, R., & Rico-Gray, V. (2006). Seed dispersal of *Bursera fagaroides* (Burseraceae): The effect of linking environmental factors. *The Southwestern Association of Naturalists*, *51*(1), 11-21.
- Ortiz-Pulido, R., Laborde, J., & Guevara, S. (2000). Frugivoría por Aves en un Paisaje Fragmentado: Consecuencias en la Dispersión de Semillas. *Biotropica*, *32*(3), 473-488.
- Padilla, D., González-Castro, A., & Nogales, M. (2012). Significance and extent of secondary seed dispersal by predatory birds on oceanic islands: the case of the Canary archipelago. *Journal of Ecology*(100), 416-427.
- Pesendorfer, M. B., & Koenig, W. (2016). The effect of within-year variation in acorn crop size on seed harvesting by avian hoarders. *Oecologia*, *181*(1), 97-106.
- Peters, C. M., Purata, S. E., Chibnik, M., Brosi, B. J., López, A. M., & Ambrosio, M. (2003). The life and times of *Bursera glabrifolia* (H.B.K.) Engl. in Mexico: a parable for ethnobotany. *Economy botany*, *57*(4), 431-441.
- Ponce, A. M., & Grilli, G. y Galetto, L. (2012). Frugivoría y remoción de frutos ornitocórosen fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). *Bosque (Valdivia)*, *33*(1), 33-41.

- Ponce, G. (2013). *Efecto de la fragmentación del bosque tropical caducifolio sobre la estructura poblacional y éxito reproductivo de *Bursera fagaroides* y *B. palmeri**. Santiago de Querétaro: Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Autónoma de Querétaro.
- Ramírez, B. (2013). *Redes de interacción mutualista colibrí-flor en el Parque Nacional Natural Munchique: ¿La pérdida de un colibrí endémico y en peligro crítico de extinción, acarrea el colapso del sistema?* Tesis de doctorado. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Ramos-Ordoñez, M. F. (2009). *Dispersión biótica de semillas y caracterización de frutos de *Bursera morelensis* en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de doctorado. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
- Ramos-Ordoñez, M. F., & Arizmendi, M. (2010). Parthenocarpy and seed production in Burseraceae. *Desert Plants*, 231-239.
- Ramos-Ordoñez, M. F., del Coro Arizmendi, M., & Márquez-Guzmán, J. (2012). The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB Plants*, 2012, pls027.
- Ramos-Ordoñez, M. F., Márquez-Guzmán, J., & del Coro Arizmendi, M. (2008). Parthenocarpy and seed predation by insects in *Bursera morelensis*. *Annals of Botany*, 102(5), 713-722.

- Ramos-Ordoñez, M., & Arizmendi, M. (2011). Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments*, 1-6.
- Reydocbici. (13 de mayo de 2012). *Cicloturismo y Turismo en México por Estado*. Recuperado el 29 de noviembre de 2016, de <http://reydocbici.com/blog/2012/05/xal/>
- Rico-Gray, V., & Oliveira, P. S. (2007). *The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions*. Chicago: University of Chicago Press.
- Rozo-Mora, M. C., & Parrado-Rosselli, M. C. (2004). Dispersión primaria diurna de semillas de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum* (Burseraceae) en un bosque de tierra firme de la Amazonia Colombiana. *Ecología, Caldasia* 26(1), 111-124.
- Rzedowski, J., & Guevara-Féfer, F. (1992). Flora del Bajío y de regiones adyacentes. *Fascículo* 3, 46. Michoacán, México.
- Rzedowski, J., Medina, R. L., & Calderón, R. G. (2004). Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la Cuenca Superior del Río Papaloapan (México). *Acta Botánica Mexicana*, 66, 23-151.
- Santana, A. (s.f.). Recuperado el 26 de octubre de 2015, de [https://gradocienciasdelmar.files.wordpress.com/2012/03/introduccion\\_r.pdf](https://gradocienciasdelmar.files.wordpress.com/2012/03/introduccion_r.pdf)

- Schaefer, H., Schaefer, V., & Vorobyev, M. (2007). Are Fruit Colors Adapted to Consumer Vision and Birds Equally Efficient in Detecting Colorful Signals. *The American Naturalist*, 169(S1), S159-S169.
- Schaefer, H., Valido, A., & Jordano, P. (2014). Birds see the true colours of fruits to live off the fat of the land. *Proceedings of the Royal Society B*, 281, 1-7.
- Schupp, E. W., Jordano, P., & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*(188), 333-353.
- Scott, P. E., & Martin, R. F. (1984). Avian consumers of Bursera, Ficus, and Ehretia fruit in Yucatan. *The Association for Tropical Biology and Conservation, Biotropica* 16(4), 319-326.
- Smith, T. M., & Smith, R. L. (2007). *Ecología*. (6a edición ed.). Madrid: Pearson Educación, S. A.
- Soriano J., P., Naranjo, M. E., Rengifo, C., Figuera, M., Rondón, M., & Ruíz, R. L. (1999). Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Sociedad Venezolana de Ecología, Ecotrópicos* 12(2), 91-100.
- Stiles, E. W. (1980). Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. *The American Naturalist*, 116(5), 670-688.

- Suzán, H., Nabham, G., & Patten, D. (1994). Nurse Plant and Floral Biology of a Rare Night-Blooming Cereus, *Peniocereus striatus* (Brandege) F. Buxbaum. *Conservation Biology*, 8(2), 461-470.
- Trejo, V. I. (Agosto de 1999). El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas*(39), 40-52.
- Uriarte, M., Ancianes, M., Da Silva, M. T., Rubim, P., Johnson, E., & Bruna, E. M. (2011). Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology*, 92(4), 924-937.
- Valido, A., Schaefer, H. M., & Jordano, P. (2011). Colour, desing and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 751-760.
- Verdú, M., & García-Fayos, P. (2002). Reproductive ecology of *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae): an evolutionary. *Revista chilena de historia natural*, 75(1).
- Wandrag, E. M., Dunham, A. E., Miller, R. H., & Rogers, H. S. (2015). Vertebrate seed dispersers maintain the composition of tropical forest seedbanks. *AoB Plants*, 1-10.