



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Destino de las semillas de *Bursera cuneata* en la  
REPSA, Ciudad de México.

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

PRESENTA

ANDREA HERNÁNDEZ-GÓMEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARÍA FELIX RAMOS ORDOÑEZ

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO 2018





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



*Bursera cuneata*

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

**IA206616 DGAPA-UNAM**

**"No explicar la ciencia me parece perverso.  
Cuando uno se enamora, quiere contarlo al  
mundo"**

**Carl Sagan**

## **AGRADECIMIENTOS**

Especialmente quiero agradecer a la Dra. María Félix Ramos Ordoñez (mujer a la que admiro enormemente), por brindarme la oportunidad de formar parte de su equipo de trabajo, por su dedicación como profesora, por brindarme todo el material para el desarrollo de este trabajo, por su compromiso con este proyecto, por su tiempo para revisiones y comentarios a pesar de la inmensa carga de trabajo, por su paciencia y tolerancia, por todas las pláticas con consejos académicos y personales que me han ayudado tanto, de nuevo gracias por todo.

A los sinodales: Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, Dra. Ana María Contreras González y Dr. Francisco Rivera Ortiz, por aportar a la mejora de este trabajo mediante revisiones, comentarios y sugerencias.

A la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, por facilitar el permiso para la realización de este proyecto en la zona.

A la M. en C. Argelia Díaz Rico del Laboratorio de Ambientes controlados de la Facultad de Ciencias, UNAM. por su apoyo en el experimento de germinación.

A la M. en F.P. Ana Isabel Bieler Antolín del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, UNAM. por su apoyo en la toma de fotografías.

A los compañeros y ex-compañeros del Laboratorio de Ecología de la Unidad de Biotecnología y Prototipos de la FES Iztacala: Azareth Morales, Valeria Galindo, Julio Segundo, Tania González, Jorge Molina, Rocío Santamaría, Oscar Hernández, Yael Reyes y Daniel Corona, por brindarme su valiosa ayuda en campo para la obtención de los datos de este trabajo.

A mis compañeros y amigos: Erick Esaú Yáñez Villanueva y David Aguilar Carrillo, por apoyarme en los muestreos siempre que pudieron.

A Luis Bravo Vigi, por su ayuda y esfuerzo en los muestreos, así como por el tiempo y experiencias compartidas durante estos años; por ser mi compañero de vida.

A Soledad Vigi Gutiérrez, por su calidez humana, por su apoyo incondicional, por convertirse en mi familia, pero sobre todo por ser una excelente amiga.

A mis amigos y compañeros a lo largo del trayecto Universitario: Grecia Mendoza Domínguez, Rene Hernández Estrada y Jessica Acosta Perea, por todo lo que hemos vivido juntos, por tantas risas, por apoyarme y animarme cuando todo parece difícil, por estar siempre para mí.

A mi familia; en especial a mis padres (a quienes les debo tanto), por fomentar en mí lo mejor de ellos, por brindarme su amor incondicional, por su esfuerzo, dedicación y compromiso para que yo pudiera realizarme personal y académicamente, por compartir conmigo la fascinación hacia la naturaleza y los seres vivos, por permitirme tener un zoológico en casa, y por todo lo que me han dado. A mi hermana Victoria, por estar siempre a mi lado; a mis tías y tíos, por su apoyo y cariño; a mis abuelos, por acercarme a la naturaleza, por su amor y por compartir conmigo todos sus conocimientos.

## **DEDICATORIA**

A mis padres, porque este logro es más suyo que mío.

A la memoria de Francisco Arturo Santillan Pereja, amigo y hermano... las palabras son muy áridas para explicar la magnitud de ciertos sentimientos, pero sé que nuestra amistad es eterna como tu alma.

A Luis Bravo Vigi, por todo.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	3
<b>OBJETIVO GENERAL</b> .....	10
<b>OBJETIVOS PARTICULARES</b> .....	10
<b>MÉTODOS</b> .....	11
Área de estudio .....	11
<i>Bursera cuneata</i> .....	13
Tamaño de la cosecha de frutos .....	15
Vecería.....	15
Partenocarpia .....	15
Remoción de pirenos .....	16
Germinación.....	18
Estructura poblacional .....	20
<b>RESULTADOS</b> .....	22
Caracterización de la cosecha de frutos .....	22
Remoción de frutos.....	25
Estructura poblacional .....	29
<b>DISCUSIÓN</b> .....	33
Destino de la semilla en el árbol .....	33
Destino de la semilla durante la remoción.....	35
Destino de la semilla después de la remoción.....	38
<b>CONCLUSIONES</b> .....	41
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	43

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1:** Posibles destinos de las semillas, tomado y modificado de Bochet (2015)..... 4
- Figura 2:** Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad Universitaria. Coyoacán, México. CDMX. El color rojo marca las tres zonas núcleo mientras el color azul indica las trece zonas de amortiguamiento y el color amarillo, el sitio de estudio. Tomado de <http://www.repsa.unam.mx>..... 12
- Figura 3:** Frutos y pireno con pseudoarilo expuesto (ps) de *Bursera cuneata*. ..... 14
- Figura 4:** Correlación entre el número de frutos por árbol y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de 15 árboles de *Bursera cuneata*, en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel ( $r_s=0.735$ ,  $P=0.002$ ,  $gl=14$ )..... 22
- Figura 5:** Comparación de las cosechas promedio (media  $\pm$  error estándar) de dos años consecutivos (2016 y 2017) de diez árboles de *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel..... 23
- Figura 6:** Comparación las cosechas de dos años consecutivos (2016 y 2017) de diez árboles de *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. .... 23
- Figura 7:** Frutos de *Bursera cuneata*. a) Pireno con pseudoarilo. b) Apariencia de un fruto partenocárpico en el árbol. c) Corte transversal de un fruto. d) Resto de pireno partido por una ardilla. e) Pireno con restos de pseudoarilo. f) Resto de endocarpo partido por una ardilla. Embrión (em), endocarpo (en) pseudoarilo (ps), valva (va). barra de escala= 1 mm. .... 24
- Figura 8:** Proporción de frutos partenocárpicos, frutos abortados y frutos con dos embriones, de diez árboles de *Bursera cuneata*. ..... 25

<b>Figura 9:</b> Especies de aves acumuladas durante 172 horas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en los meses de septiembre, octubre, noviembre y diciembre (2016). .....	<b>26</b>
<b>Figura 10:</b> Ardillas ( <i>Sciurus aureogaster</i> ) sobre <i>Bursera cuneata</i> y alimentándose de los frutos (a); hormigas removiendo el pseudoarilo de un pireno bajo un árbol de <i>B. cuneata</i> (b). .....	<b>28</b>
<b>Figura 11:</b> Porcentajes de germinación (media $\pm$ error estándar) de pirenos de <i>Bursera cuneata</i> que pasaron por el tracto digestivo de aves y pirenos colectados de árboles. ....	<b>28</b>
<b>Figura 12:</b> Estructura de edades de 150 individuos de <i>Bursera cuneata</i> en la REPSA (agosto de 2017). ....	<b>29</b>
<b>Figura 13:</b> Tronco (T) de individuo juvenil de <i>Bursera cuneata</i> parasitado por hormigas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. ....	<b>30</b>
<b>Figura 14:</b> Distancia de establecimiento de plántulas y juveniles de <i>Bursera cuneata</i> bajo el dosel de plantas adultas en la REPSA. ....	<b>31</b>
<b>Figura 15:</b> Porcentaje de organismos establecidos y su orientación respecto a la posible planta nodriza. Norte (N), Noreste (NE), Sureste (SU). ....	<b>32</b>
<b>Figura 16:</b> Correlación entre el número de organismos establecidos bajo la copa de posibles árboles nodriza y la cobertura de seis posibles nodrizas ( <i>Bursera cuneata</i> ), en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel ( $r_s=0.941$ , $P=0.0167$ , $gl=5$ ). ....	<b>32</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

**Tabla 1:** Aves registradas como visitantes de *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel..... **26**

**Tabla 2:** Aves registradas como consumidoras de los frutos *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Gremio alimenticio de las aves; insectívoro (I), frugívoro (F). Estatus de acuerdo con Olmo y Roldán (2013); migratoria (M), residente (R). Número de semillas ingeridas (Si), tiempo de consumo (T), consumo específico (ICe) y porcentaje del ICe (%)...... **27**

## RESUMEN

Las semillas constituyen el medio por el cual las plantas pueden desplazarse en el espacio, el conocimiento de las rutas que estas pueden seguir es fundamental para comprender la ecología de las especies. El propósito de este trabajo fue analizar el destino de las semillas de *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal San de Ángel, analizando la producción de frutos, remoción, germinación y estructura de la población. Se analizó la capacidad de 15 árboles de *B. cuneata* para producir frutos, se comparó la cosecha de dos años consecutivos, se analizó la proporción de frutos partenocárpicos; se evaluó la remoción de frutos mediante 172 horas de observaciones focales y se calculó el índice de consumo específico (ICe) de cada especie removedora; además se realizó un experimento de germinación, para comparar los porcentajes de germinación entre pirenos que pasaron por el tracto digestivo de aves y pirenos sin tratamiento; se analizó el patrón de distribución espacial, la densidad, la estructura de edades y el patrón de establecimiento de plántulas y juveniles, para conocer el estado de conservación de dicha población e inferir como la producción y remoción de semillas se relacionan con el destino de las semillas.

Se encontró que la producción de frutos es proporcional al tamaño de los árboles, estos presentan comportamiento vecero y el número de frutos partenocárpicos que producen es bajo e independiente al tamaño de la cosecha total, por lo anterior, el destino de la semilla es considerablemente exitoso en esta etapa. El principal removedor de frutos fue *Empidonax* sp (ICe=41.56 %), por lo que podría ser considerado como potencial dispersor, en contraste, las ardillas (*Sciurus aureogaster*) depredan las semillas (ICe= 53.76 %), marcando fuertemente un destino fatal, aunque, al moverse entre los árboles promueven la caída de pirenos al suelo, en donde las hormigas remueven el pseudoarilo y podrían dar paso a una dispersión

secundaria, facilitando la germinación, contribuyendo al destino exitoso de la semilla. Otro evento que favorece la germinación de *B. cuneata* es el paso de las semillas por el tracto digestivo de aves. En cuanto a la estructura poblacional, se encontró que la densidad de *B. cuneata* es de 156.25 individuos/ha, su patrón de distribución es de tipo agregada, existe mayor número de adultos en la población y el establecimiento de nuevos individuos se da principalmente bajo la copa de conespecíficos. Lo anterior, aunado a la depredación de las semillas, podría explicar que la población de *B. cuneata* se encuentre en declive, por lo que es importante desarrollar proyectos que permitan la conservación de esta especie.

## INTRODUCCIÓN

La semilla es una estructura de propagación, generalmente resultado de la reproducción sexual (fecundación del óvulo) de plantas angiospermas y gimnospermas (Martínez-Orea *et al.*, 2009), aunque, también puede generarse mediante reproducción asexual; sin la fusión de gametos (apomixis) (Quero *et al.*, 2010). Esta estructura contiene al embrión, que, dependiendo de las condiciones ambientales (humedad, luz, precipitación, temperatura y oxigenación) dará lugar a un nuevo organismo (García, 1991; Castillo-Argüero *et al.*, 2002; Bewley & Black, 2006).

El destino de las semillas “seed fate” es un concepto que define: las posibles rutas que éstas pueden seguir desde su formación hasta convertirse en individuos adultos (Bochet, 2015, Fig. 1). Este proceso implica toda una serie de eventos, abarca la producción de propágulos, la remoción de frutos, la dispersión primaria (para fines de este trabajo, el alejamiento de las semillas desde el parental) y la dispersión secundaria (el desplazamiento de las semillas a sitios posteriores después de la dispersión primaria), la depredación, la germinación, el establecimiento y la supervivencia de las plántulas (Howe, 1977; Dalling, 2002; Herrera, 2002; Wang & Smith, 2002; Rozo-Mora & Parrado-Rosselli, 2004; Gallardo *et al.*, 2008; Moreno, 2010; Schupp *et al.*, 2010).

Las plantas angiospermas producen frutos, los cuales poseen dos funciones principales: i) la protección del embrión en vías de desarrollo antes y después de la remoción, y ii) funcionan como atrayente para los vectores que remueven o dispersan las semillas. (Sadava & Purves, 2009; Márquez, 2013; Castellanos, 2014). No obstante, también existe la producción de frutos sin semilla (fenómeno conocido como partenocarpia), que puede ser causado por factores ambientales, fisiológicos o genéticos (Vardi *et al.*, 2000; Ramos-Ordoñez *et al.*,



gravedad (barocoria), el arrastre de las semillas por acción del viento (anemocoria) o del agua (hidrocoria) (Orozco, 1999; Castillo-Argüero *et al.*, 2002), o bien, factores bióticos como los animales (zoocoria) (García, 1991; Jara, 1996; Amico & Aizen 2005). La movilización de semillas mediante animales puede darse de forma pasiva o activa (Andresen, 2000). En la epizocoria (dispersión por adhesión) las semillas se adhieren al cuerpo de los animales, y estos las transportan involuntariamente lejos del parental (Revilla & Encinas-Viso, 2015), mientras que en la endozocoria los frutos son ingeridos por animales que posteriormente defecan o regurgitan las semillas en su totalidad o parcialmente (García, 1991; Jara, 1996; Amico & Aizen 2005). Un caso interesante es el desplazamiento de propágulos mediante la intervención de hormigas, este es conocido como mirmecocoria; en este tipo de transporte las semillas son movilizadas de manera activa, durante el trayecto algunas semillas son abandonadas mientras que otras llegan al hormiguero donde pueden ser consumidas o almacenadas; las semillas que sobreviven tienen probabilidad de germinar al ser enterradas superficialmente o depositadas cerca de la entrada del hormiguero, ya que estas zonas suelen ser ricas en materia orgánica (Dalling, 2002; Passos & Oliveira, 2002; Escobar *et al.*, 2007; Castellanos, 2014).

Las plantas atraen a los removedores mediante la oferta de nutrientes en forma de frutos carnosos, arilos, pericarpios o pulpas, derivados del ovario o partes florales (Howe & Smallwood, 1982), los animales responden a estas recompensas, así como a la morfología, coloración, tamaño, y la disponibilidad de los de frutos (Valido *et al.*, 2011; Castellanos, 2014). Si bien, la producción de frutos carnosos representa un costo reproductivo adicional para las plantas (Wilson & Travasset, 2000), éste les asegura el movimiento de las semillas a sitios que favorecen la germinación y el establecimiento de las plántulas al disminuir la

competencia con sus parentales (Howe & Miriti 2004), permitiendo que las plantas puedan colonizar nuevos sitios (Jara, 1996; Amico & Aizen, 2005), mientras que, los frugívoros se ven beneficiados por la pulpa de los frutos (como un recurso alimenticio) que los provee de azúcares, lípidos, proteínas y agua (Amico & Aizen, 2005), generándose una interacción mutualista planta-animal (Andresen, 2000; Jordano *et al.*, 2009).

Sin embargo, durante la remoción, el destino de las semillas también puede ser fatal, ya que no todos los frugívoros generan efectos positivos a las plantas, tal es el caso de aquellos animales que destruyen las semillas al ingerirlas y se clasifican como depredadores (Kitajima, 2007; Villaseñor, 2009). Las semillas pueden ser depredadas cuando están en el árbol desarrollándose o maduras (depredación pre-dispersión), cuando se encuentran en el suelo y no han sido movilizadas por un agente secundario (post-dispersión), o después de la dispersión secundaria antes de su germinación (Dalling, 2002). Para disminuir el impacto que generan los depredadores, las plantas emplean estrategias como la partenocarpia (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2008; Ramos-Ordoñez, 2009; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2012) y la vecería, esta última estrategia es un comportamiento en el que existe una producción intermitente de frutos, es decir, años de escases y años donde la producción de frutos es masiva; reduciendo así la pérdida de semillas por saciado de los predadores (Kelly, 1994; Dalling, 2002; Kelly & Sork, 2002).

Por otra parte, los animales considerados como dispersores son aquellos que excretan o regurgitan las semillas en condiciones favorables para su germinación, además en algunos casos, el paso de las semillas por el tracto digestivo del animal incrementa la capacidad germinativa de éstas (Castellanos, 2014), en este caso, el destino de la semilla dependerá del sitio donde ésta sea depositada por el dispersor, así como del tipo de hábitat y la cantidad de

semillas depositadas en un mismo sitio, estos factores pueden afectar el establecimiento, ya que al ser mayor la densidad de semillas en un área determinada, la competencia por espacio y recursos, así como la mortalidad, aumentan (Vander Wall *et al.*, 2005). Entre los vertebrados que más participan en la diseminación de semillas se encuentran las aves (Castellanos, 2014), las cuales son consideradas dentro de los mejores dispersores frugívoros debido a que poseen gran movilidad, aunado a su modo de alimentación y al tiempo de retención de las semillas que es corto (Ortiz-Pulido *et al.*, 2000).

Para el género *Bursera*, las aves parecen ser las principales responsables de la remoción de semillas (Johnson, 1992; Cházaro *et al.*, 2010), al madurar los frutos de *Bursera* se abren exponiendo una semilla cubierta por el endocarpo fuertemente lignificado (estructura conocida como pireno), rodeada total o parcialmente de un pseudoarilo que va de tonos naranjas a rojizos (Rzedowski & Guevara-Féfer, 1992; Castillo-Argüero, 2007; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2012; Garduño, 2015), esta variación en la coloración de las diásporas permite a las plantas aumentar la detección de sus frutos e informar el estado de madurez de los mismos (Soriano *et al.*, 1999), incrementando así la probabilidad de movilización de las semillas (Jordano & Herrera, 1995; Jordano *et al.*, 2009).

Se sabe que las aves del género *Myiarchus* (conocidos comúnmente como papamoscas), consumen frutos del género *Bursera*; se ha reportado que consumen frutos de *B. simaruba* (Scott & Martin, 1984), frutos de *B. morelensis* (Ortiz-Pulido, 2006; Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011; Barranco-Salazar, 2011) y frutos de *B. microphylla* (Bates, 1992). En *B. fagaroides* se reporta que dos especies de aves, *Dumetella carolinensis* y *Vireo griseus* remueven y consumen los frutos (Ortiz-Pulido & Rico-Gray, 2006). Algunos autores atribuyen a las aves la dispersión de las semillas de *B. cuneata* (Castillo-Argüero, 2002; Rojo

y Rodríguez, 2002), sin embargo, no se han desarrollado trabajos al respecto, por ello uno de los objetivos de este proyecto fue registrar e identificar a las especies que remueven los frutos de *B. cuneata* para conocer el efecto que estas pueden tener sobre el destino de las semillas, lo cual es importante debido a que esta especie nativa de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, puede encontrarse amenazada debido a la destrucción de su hábitat causada por el crecimiento antropocéntrico (Castillo-Argüero *et al.*, 2009; Mendoza y Cano, 2010), cabe señalar que esta especie es endémica del centro sur de México, y dentro del Valle de México solo se encuentra en el Parque Estatal Sierra de Guadalupe y en la Reserva Ecológica del Pedregal San Ángel (Rzedowski y Guevara-Féfer, 1992; Gutiérrez-Guzmán, 2007).

El destino de las semillas tiene incidencia directa en la dinámica poblacional de una especie de planta, reflejado en el número de individuos que forman la población y sus cambios en el tiempo, por lo tanto, además de conocer los posibles destinos es importante evaluar el estado en el que se encuentra la población, en el supuesto de que las semillas presentan un destino exitoso, se encontrarían poblaciones estables o en crecimiento, en cambio, si las semillas mueren en alguna parte del proceso, esto resultará en poblaciones con bajo establecimiento y por ende, en poblaciones decadentes. El análisis de los parámetros poblacionales ayuda a establecer estrategias de conservación, uso y manejo para especies en riesgo (Krebs, 2008; Mollers, 2008). Una población se caracteriza por la distribución de sus individuos (tamaño, forma y localización dentro de un área) y la abundancia de estos. La abundancia se puede medir calculando la densidad (número de individuos por unidad de área o volumen), estructura de edades, estructura de sexos, tasas de natalidad y mortalidad, tasas de inmigración y emigración y tasas de crecimiento (Caswell, 1986; Mollers, 2008). La estructura de edades dice mucho acerca del estado de una población, puede indicar periodos

reproductivos exitosos, periodos de baja o alta supervivencia, y puede predecir si una vez que los individuos más viejos mueran, habrá o no un reemplazamiento (Caswell, 1986; Krebs, 2008; Mollers, 2008). En árboles suele utilizarse la estructura de tamaños más que la estructura de edades (Vester & Navarro, 2007), debido a que en algunas especies es difícil de calcular la edad real (Boyce, 2012), sin embargo, el tamaño de los árboles no siempre refleja el estadio de vida en el que se encuentran, ni el aporte potencial de nuevos individuos, por lo tanto, los cambios que una población puede tener pueden ser más difíciles de predecir (Ortiz-Quijano *et al.*, 2016), en cambio, la edad de los arboles si puede analizarse en función de sus periodos pre-reproductivo y reproductivo.

## **OBJETIVO GENERAL**

Analizar el destino de las semillas de *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal San de Ángel, considerando la producción de frutos, la remoción, la germinación y la estructura de la población.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

- Analizar la capacidad de individuos adultos de *B. cuneata* para producir frutos.
- Determinar si existe comportamiento vecero en *B. cuneata* como sucede en otras especies del género.
- Identificar la proporción de frutos partenocárpicos en *B. cuneata*.
- Identificar a las especies de animales que remueven los frutos de *B. cuneata*.
- Calcular las tasas de remoción de frutos y determinar el tipo de consumo de los removedores.
- Comparar los porcentajes de germinación entre semillas que fueron ingeridas por frugívoros y semillas sin tratamiento.
- Determinar el patrón de distribución espacial y la densidad poblacional de *B. cuneata* en la REPSA.
- Analizar la estructura de edades de la población y el patrón de establecimiento de plántulas y juveniles.

## MÉTODOS

### Área de estudio

Este estudio fue realizado en la Reserva Ecológica del Pedregal de San ángel (REPSA) (Fig. 2), dentro del campus central de la Universidad Nacional Autónoma de México, al sur de la Ciudad de México (Palacio-Prieto & Guilbaud, 2015), entre las coordenadas 19°18'21"-19°20'17" N, 99°10'15"- 99°12'4" O; en un intervalo altitudinal de 2,292 a 2,365 m.s.n.m. (Castillo *et al.*, 2009). La REPSA ocupa un área fragmentada de 2.47 km<sup>2</sup>, de la cual 171 ha corresponden a la zona núcleo y 66 a la zona de amortiguamiento (Palacio-Prieto & Guilbaud, 2015). Presenta una precipitación promedio anual de 835 mm y una temperatura media anual de 15.5 °C, con una marcada estacionalidad, que se divide en: una época de lluvias de junio a octubre y una época de secas de noviembre a mayo (Castillo-Argüero *et al.*, 2004).

El tipo de vegetación que caracteriza a la REPSA es un matorral xerófilo de alta elevación, ya que se localiza en la zona ecológica templada subhúmeda; el suelo es escaso, poco profundo y rocoso. En este matorral dominan las formas de crecimiento arbustiva y herbácea, y muchas de las plantas que crecen en esta zona presentan adaptaciones fisiológicas y características morfológicas más afines a las de los ecosistemas de zonas áridas (Castillo-Argüero *et al.*, 2007). Particularmente, la toma de datos de este trabajo se realizó en la zona de amortiguamiento A5 (Paseo de las esculturas), que cuenta con una superficie total de 5 hectáreas (UNAM, 2005) y un mayor número de veredas de acceso (Lot *et al.*, 2012).



**Figura 2.** Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Ciudad Universitaria. Coyoacán, México. CDMX. El color rojo marca las tres zonas núcleo mientras el color azul indica las trece zonas de amortiguamiento y el color amarillo, el sitio de estudio. Tomado de <http://www.repsa.unam.mx>.

### ***Bursera cuneata***

El género *Bursera* es un componente característico de la vegetación de México (Rzedowski *et al.*, 2005), está constituido por poco más de 100 especies, de las cuales cerca de 90 habitan naturalmente en el país y al redor de 50 son endémicas (Garduño, 2015), se distribuyen a lo largo del territorio nacional; particularmente en la vertiente del Pacífico en donde se concentran la mayoría de las especies (Rzedowski & Kruse, 1979; Garduño, 2015).

Los árboles y arbustos pertenecientes a este género son típicos de las selvas bajas caducifolias (o bosques tropicales caducifolios) (Purata, 2008); son generalmente deciduos, dioicos o poligamodioicos, rara vez hermafroditas, con troncos de corteza externa exfoliante rojiza a amarillenta que se desprende en láminas grandes o pequeñas y la corteza interna presenta tonos de verde muy diversos, o bien la corteza es no exfoliante lisa y de color grisáceo (Medina, 2008); presentan hojas alternas, deciduas, pinnadas, con flores actinomorfas unisexuales, y frutos drupáceos globosos con pulpa (Castillo–Argüero *et al.*, 2007).

Este género se encuentra dividido en dos secciones: *Bursera* y *Bullockia*; en la sección *Bursera* los árboles son conocidos como “cuajotes”, presentan corteza exfoliante y frutos trivalvados, mientras que los árboles de la sección *Bullockia* son conocidos como “copales”, presentan corteza lisa no exfoliante y sus frutos son bivalvados (Mc Vaugh & Rzedowski, 1965; Rzedowski, 1968; Toledo, 1982). Para el Valle de México se reconocen dos especies de *Bursera*: *B. fagaroides* y *B. cuneata* (Rzedowski & Guevara-Féfer, 1992).

*Bursera cuneata* comúnmente conocido como “copal” o “copalillo”, pertenece a la sección *Bullockia* (Toledo, 1982), es un árbol o arbusto dioico, con corteza lisa no exfoliante de color gris, mide hasta 10 metros de alto, su tronco mide hasta de 40 cm de diámetro, presenta flores

unisexuales tetrámeras blanquecinas, sus frutos son drupáceos globosos, bivalvados y al madurar se abren exponiendo una semilla cubierta por el endocarpo fuertemente lignificado (estructura conocida como pireno), rodeada casi totalmente de un pseudoarilo que va de tonos naranjas a rojizos, la parte descubierta es de color negro (Fig. 3) (Rzedowski & Guevara-Féfer, 1992; Castillo–Argüero, 2007; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2013). Esta especie florece entre abril y julio, permanece con follaje de abril a noviembre y fructifica en agosto; los pirenos con pseudoarilo de color rojo intenso se exponen de octubre a diciembre (Gutiérrez, 2007). Esta especie es endémica del centro sur de México; se distribuye en la parte centro del país, es frecuente en corrientes de lava basáltica; en el Valle de México se encuentra en el Parque Estatal Sierra de Guadalupe y en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (Rzedowski *et al.*, 1992; Gutiérrez, 2007).



**Figura 3.** Frutos y pireno con pseudoarilo expuesto (ps) de *Bursera cuneata*.

### **Tamaño de la cosecha de frutos**

Para conocer la capacidad de producir frutos de *B. cuneata*, en septiembre de 2016 se seleccionaron 15 árboles hembra con frutos, éstos se eligieron con diámetro a la altura del pecho (DAP) de 20-50 cm. A cada árbol se le estimó la cosecha mediante la técnica reportada por Chapman (1994) modificada por Ramos-Ordoñez (2009), la cual consiste en la selección de cuatro ramas al azar con diámetro similar para contabilizar los frutos de cada una, con lo cual se obtiene la media de los frutos, que al ser multiplicada por el total de ramas del árbol da como resultado la cosecha total estimada. A cada individuo se le midió el DAP y se le calculó el área aproximada de la copa (cobertura) tomando el diámetro menor y el diámetro mayor de la copa (formula de la elipse) (Morales, 2017). Para determinar si existía una relación entre el tamaño de los árboles (DAP) y su capacidad para producir frutos se realizó una prueba de correlación de Spearman (previas pruebas de normalidad Shapiro–Wilk y Kolmogorov-Smirnov, con un error alfa de 0.05), en el programa GraphPad Prism V.5.01.

### **Vecería**

Para determinar si existe comportamiento vecero en *B. cuneata*, en noviembre de 2017 se estimó nuevamente la cosecha de sólo 10 árboles medidos en 2016 (debido a que cinco organismos fueron removidos), con el fin de comparar ambas cosechas. Se aplicó una prueba de Rangos de Wilcoxon en el programa GraphPad Prism V.5.01. para conocer si existían diferencias significativas entre ambas cosechas.

### **Partenocarpia**

Para conocer la proporción de frutos partenocárpicos en *B. cuneata*, en octubre de 2017, se seleccionaron 10 árboles con frutos a los cuales se les midió el DAP, la altura, la cobertura y

se estimó la cosecha. En octubre y noviembre de 2017 se realizaron colectas de 50 frutos (con distintos estados de maduración) por árbol, obteniendo 500 frutos por mes.

Los frutos colectados fueron colocados en alcohol al 70% para ser analizados en el laboratorio, posteriormente fueron disectados y observados en un microscopio estereoscópico (Zeiss Stemi CV6, Oberkochen, Alemania), se clasificaron en: frutos con semilla, frutos partenocárpicos (no presentan semilla) y frutos con semilla abortada (con el óvulo atrofiado por oxidación). Una vez disectados, los frutos fueron fijados en FAA (Formol: Ácido acético: Etanol 96%: Agua, 1:0.5:5:3.5) y almacenados en el Laboratorio de Desarrollo en Plantas de la Facultad de Ciencias, UNAM. Las muestras fueron fotografiadas en el Laboratorio de Microcine, Facultad de Ciencias, UNAM con ayuda de un fotomicroscopio estereoscópico (Zeiss, Oberkochen, Alemania).

Los datos obtenidos fueron analizados mediante una prueba de correlación de Spearman (previa prueba de normalidad Shapiro–Wilk y Kolmogorov-Smirnov, con un error alfa de 0.05), en el programa GraphPad Prism, V.5.01. para determinar si existía alguna relación entre el número de frutos partenocárpicos y el tamaño de cosecha.

### **Remoción de pirenos**

Para determinar las especies animales que remueven los frutos se realizaron observaciones focales a los árboles cuya cosecha había sido previamente estimada. Las observaciones se realizaron durante la temporada de fructificación (septiembre, octubre, noviembre y diciembre de 2016), utilizando binoculares (7x35mm) a una distancia de 15-20 m, durante el horario establecido por la REPSA: de 9:00 a 12:00 horas y de 13:00 a 15:00 horas. Se registró la fecha, especie visitante, hora de llegada al árbol observado, número de individuos, número

de frutos removidos, número de visitas y hora de salida del individuo (Ramos-Ordóñez, 2009). De las especies consumidoras, se consideró solo a aquellas que removían los pirenos directamente de los árboles. La identificación de las especies de aves se realizó con ayuda de guías de campo (Howell & Webb, 1995; Peterson & Chalif, 2008; Olmo & Roldán, 2013), al igual que la identificación de mamíferos (Hortelano-Moncada *et al.*, 2009). Los árboles se seleccionaron tomando en cuenta que el observador tuviera a la vista al menos dos árboles de manera simultánea, que las copas de dichos árboles no se sobrelaparan desde el punto de observación y que el observador quedara en línea horizontal a las copas observadas, en cada punto de muestreo, dos o tres personas observaban de dos a cuatro árboles, en total se cubrieron 172 horas de observación (11.50 horas/árbol en 15 árboles).

Para determinar la intensidad de uso que cada especie ejerce sobre los frutos en una hora, se calculó el índice de consumo específico (ICe), el cual permite comparar la remoción de semillas que cada especie realiza (Soriano *et al.*, 1999; Barranco-Salazar, 2011; Morales, 2017).

Matemáticamente se expresa:

$$ICe = NF_i T_i / E$$

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

El porcentaje de ICe, se calculó tomando como 100% la sumatoria del ICe calculado para cada especie registrada como consumidora, posteriormente se calculó la proporción con la que cada especie participo, mediante una regla de tres.

Con los datos obtenidos durante el registro de visitantes se calculó la frecuencia relativa de visita por hora, de las especies de aves que se alimentaron de *B. cuneata*, las frecuencias se calcularon dividiendo el número de visitas totales de cada especie entre el número total de horas de observación (Barranco-Salazar, 2011). Para conocer si el tiempo de observación fue adecuado para registrar la mayoría de las especies de aves que se alimentan de *B. cuneata*, se realizó una curva de acumulación de especies (modelos Chao1 y ACE), con el programa EstimateS, V.9; el total de horas de observación se dividió en intervalos de cuatro horas, debido a que el tiempo empleado por muestreo no fue el mismo.

### **Germinación**

Para conocer el porcentaje de germinación de semillas de *B. cuneata*, en el mes de noviembre de 2016 se colectaron pirenos expuestos (grupo control) de los árboles previamente medidos, además se colectaron pirenos sin pseudoarilo con materia fecal de ave provenientes de una lluvia de semillas bajo un árbol de pirul (*Schinus molle*); Se contabilizaron 253 pirenos en un área de 9m<sup>2</sup> dando como resultado una densidad de 28.11 semillas/m<sup>2</sup>, seis días después la densidad de semillas del mismo sitio era de 14 semillas/m<sup>2</sup>. Se observó un *Turdus rufopalliatu*s perchando en el pirul, también fue observado alimentándose de árboles de *B. cuneata* que se encontraban frente el pirul (*Schinus molle*). Los pirenos colectados fueron divididos en seis lotes, tres lotes con pirenos provenientes de los árboles y tres lotes con pirenos provenientes de la lluvia de semillas; en cada lote se colocaron 30 pirenos.

Los pirenos fueron sometidos a un choque térmico en agua a 40°C y se dejaron enfriar a temperatura ambiente, a continuación, se dejaron en imbibición durante 24 horas lo que permitió seleccionar aquellos que fueran viables (pirenos que se precipitaron) asumiendo que presentaban un embrión viable en su interior (Martínez, 2016).

Posteriormente los pirenos con semillas viables fueron colocadas en cajas Petri con un sustrato de tierra negra pasteurizada y arena de río en proporción 1:1, para la germinación las unidades experimentales se mantuvieron con temperatura constante de 25°C, fotoperiodo de 12x12 h, luz blanca y riego semanal, en el Laboratorio de Ambientes Controlados de la Facultad de Ciencias, UNAM (Martínez, 2016). Los pirenos se revisaron cada tres días, en cada revisión el sustrato se regó a capacidad de campo, y se registró el número de pirenos germinados, la germinación se consideró una vez que emergió la radícula, el experimento se siguió durante 60 días, las plántulas obtenidas fueron colocadas en semilleros para su cuidado y puestas a disposición para otro proyecto.

Los porcentajes de germinación obtenidos fueron normalizados mediante la función raíz cuadrada del arcoseno (Sokal & Rohlf, 1986; McCune & Grace, 2002), matemáticamente se expresa como:

$$b_{ij} = 2/\pi * \arcsin (\sqrt{x_{ij}})$$

Donde:

$x_{ij}$  = Valor original

$b_{ij}$  = Valor ajustado

Posteriormente se realizó una prueba de t de Student (con un error alfa de 0.05) con el programa EstimateS, V.9, para conocer si existían diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre semillas que pasaron por el tracto digestivo de aves y las que no.

### **Estructura poblacional**

Para conocer la densidad poblacional de *B. cuneata* y su distribución en la REPSA, en agosto de 2017 (durante la temporada de lluvias) se establecieron aleatoriamente ocho parcelas de 30x40m en la zona de amortiguamiento A5 (Paseo de las Esculturas).

Con base en el número organismos encontrados por parcela, se calculó la densidad poblacional, mientras que el patrón de distribución espacial de los individuos se analizó mediante la relación de la varianza y la media considerando que, la distribución es agrupada cuando  $S^2/\bar{X} > 1$ , al azar cuando  $S^2/\bar{X} = 1$ , o uniforme si  $S^2/\bar{X} < 1$  (Pielou, 1977; Ramírez, 1999).

Para conocer la estructura de edades de *B. cuneata*, en individuos adultos se registró la altura, DAP y dos diámetros perpendiculares de la copa para obtener el área de cobertura de la copa (Morales, 2017). En cada parcela se clasificó a los individuos de *B. cuneata* de acuerdo con los siguientes criterios: plántula (individuos con cotiledones), juvenil 1 (altura <50 cm, DAB <10cm), juvenil 2 (altura 51-1m, DAB <10cm), Adulto (altura >1m, DAP >10cm) (Modificado de Ponce, 2013). El DAB (diámetro a la altura de la base), se midió para los individuos con altura menor a un metro. Para plántulas y organismos juveniles se registró la orientación y la distancia con respecto a la planta adulta más cercana o posible nodriza, así mismo se registró; la altura, el diámetro a la altura del pecho, la cobertura y la especie de la posible nodriza (Morales, 2017).

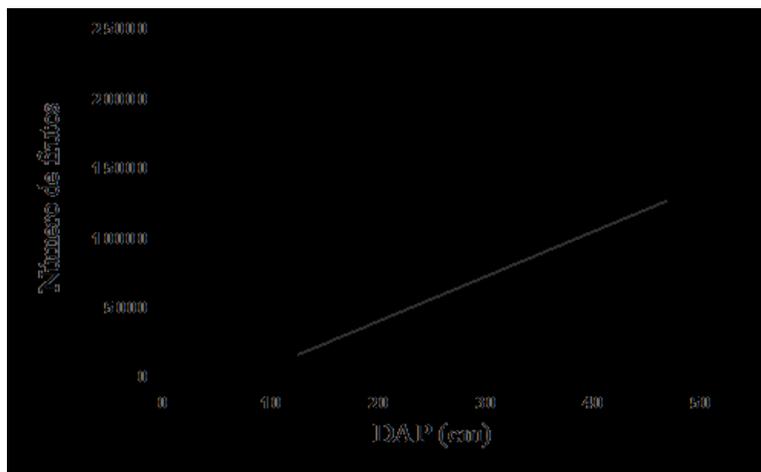
Para conocer si *B. cuneata* se establece asociada a posibles plantas nodrizas, se obtuvo la proporción de individuos juveniles y plántulas establecidos bajo el dosel de árboles y arbustos, así como la proporción de individuos establecidos a cielo abierto. Para los individuos asociados al dosel de árboles y arbustos se analizó el patrón de establecimiento utilizando la orientación y distancia de establecimiento bajo la copa (Ramos-Ordoñez, datos no publicados). En el caso de la orientación, se estimó la proporción de individuos en ocho puntos cardinales, para el caso de la distancia a la que se establecen los individuos, el radio mayor de la cobertura de la posible nodriza se dividió en intervalos de 10%, posteriormente se localizó a las plántulas y juveniles dentro de estos rangos (Ramos-Ordoñez, datos no publicados).

Para conocer si existía una relación entre el tamaño de las copas de los posibles árboles nodriza y el número de organismos establecidos bajo ellas se realizó una prueba de correlación de Spearman (previa prueba de normalidad Shapiro–Wilk y Kolmogorov-Smirnov, con un error alfa de 0.05), en el programa GraphPad Prism V.5.01. Durante el muestreo, se observaron plántulas que se establecieron rodeadas completamente de pasto, si bien estas últimas plantas le brindan a la semilla las condiciones idóneas para germinar, la sobrevivencia de las plántulas se ve afectada por la limitante de luz que las mismas provocan, además de la competencia por espacio, nutrientes y agua (Augspurger, 1984; Contreras, 2015), por ello, estos registros no fueron considerados para el análisis.

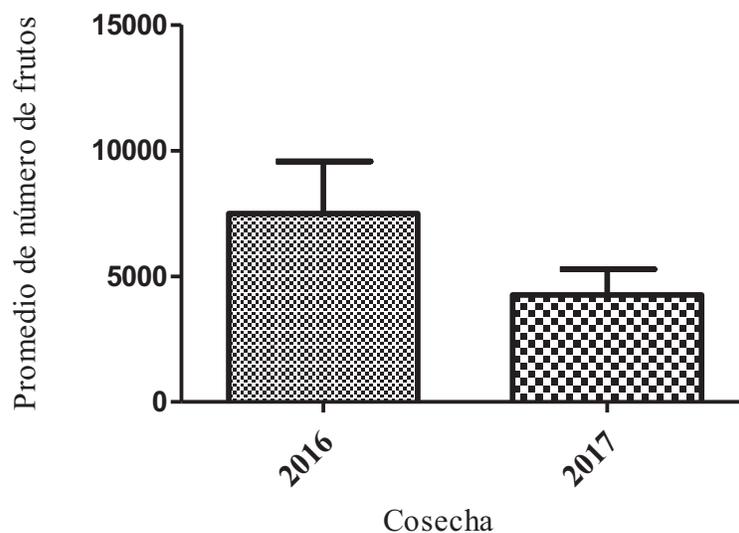
## RESULTADOS

### Caracterización de la cosecha de frutos

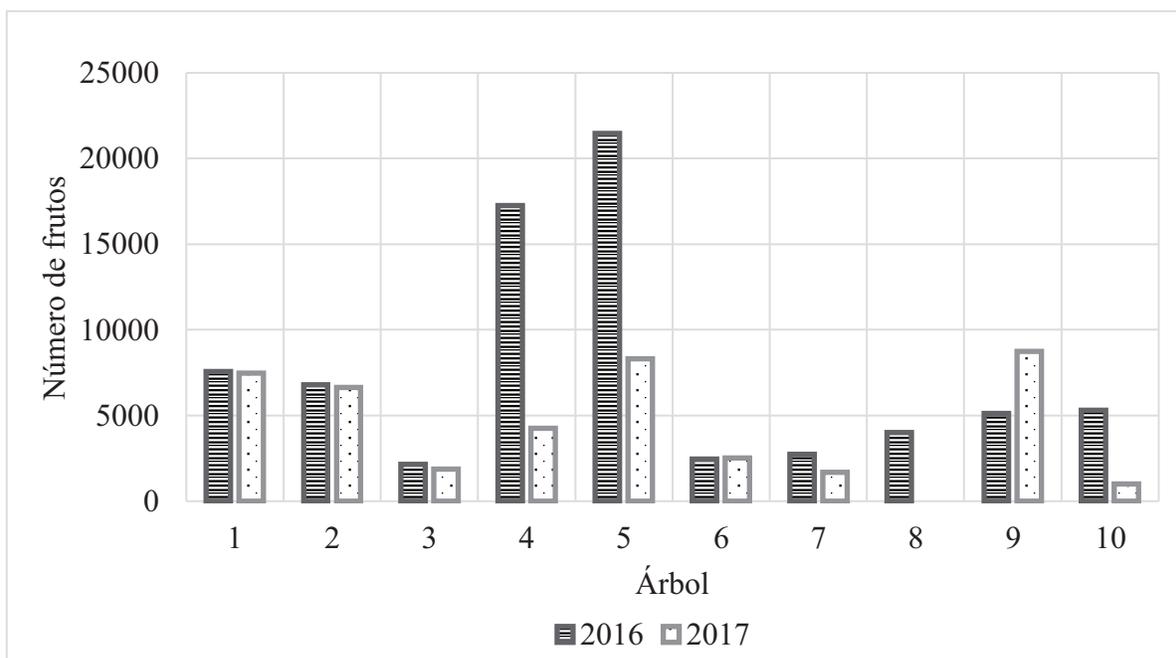
A través de la relación entre el DAP y el tamaño de la cosecha producida se encontró que los árboles de mayor tamaño tienen una mayor capacidad para producir frutos ( $r_s=0.735$ ,  $P=0.002$ ,  $gl =14$ ; Fig. 4). En cuanto a la vecería, las cosechas comparadas en dos años consecutivos (2016 y 2017) presentan diferencias significativas entre sí, ( $W= 41$ ,  $P= 0.0371$ ,  $n= 10$ ; Fig. 5), (Fig. 6). Se encontró una baja proporción de frutos partenocárpicos (del 1% al 5%; Fig.7) y de frutos abortados (del 1% al 14%), con respecto al número de frutos con embrión (del 78% al 98%), también se observaron frutos que contenían dos embriones (del 1% al 2%). El porcentaje más alto de frutos no viables corresponde a los frutos abortados (Fig. 8). En promedio, el  $92.3\pm 5.65\%$  de los frutos era morfológicamente viable. No se encontró una relación entre el número de frutos partenocárpicos y el tamaño de la cosecha producida ( $r_s=0.1106$ ,  $P=0.3477$ ,  $gl =9$ ).



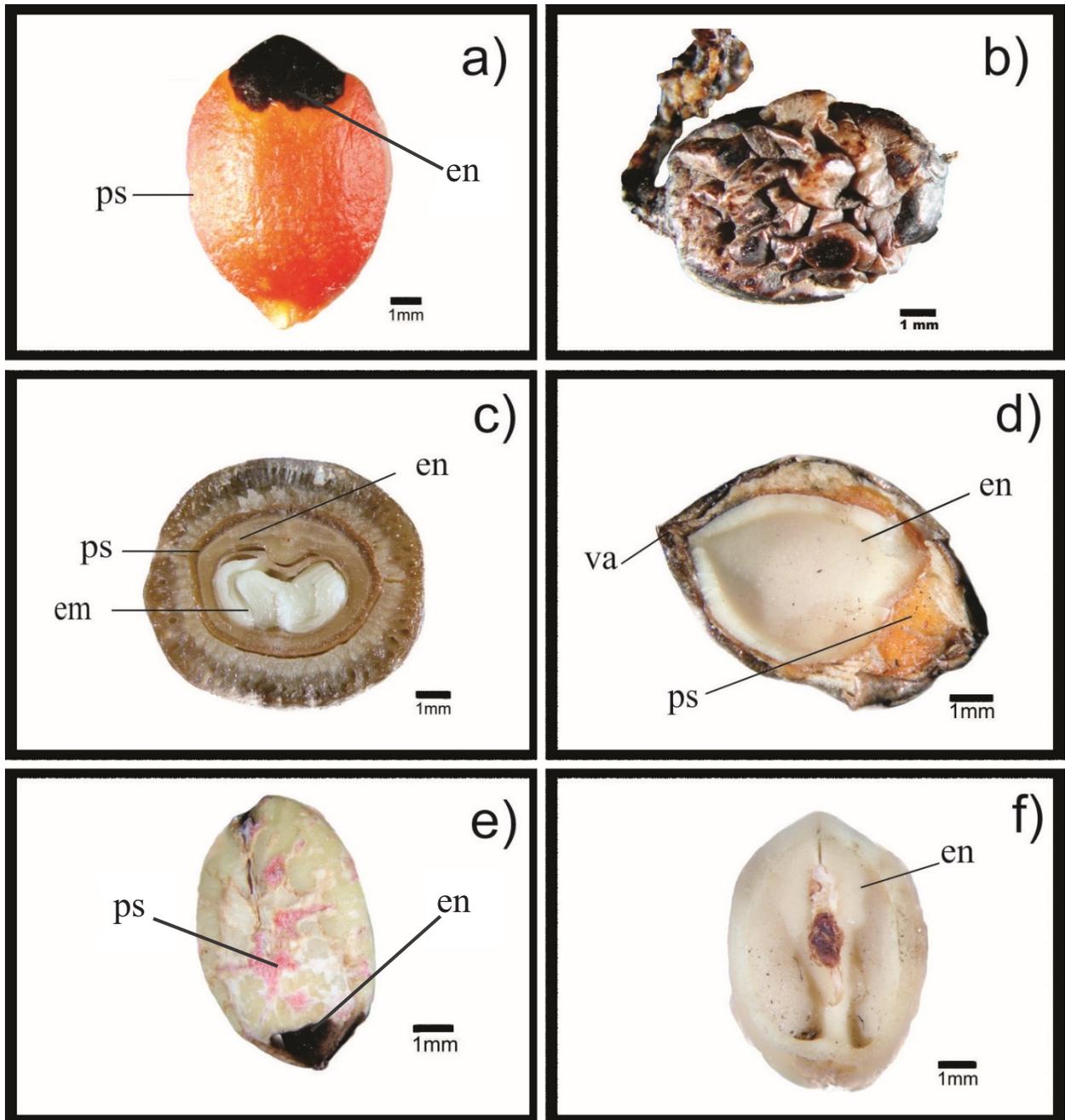
**Figura 4.** Correlación entre el número de frutos por árbol y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de 15 árboles de *Bursera cuneata*, en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel ( $r_s=0.735$ ,  $P=0.002$ ,  $gl =14$ ).



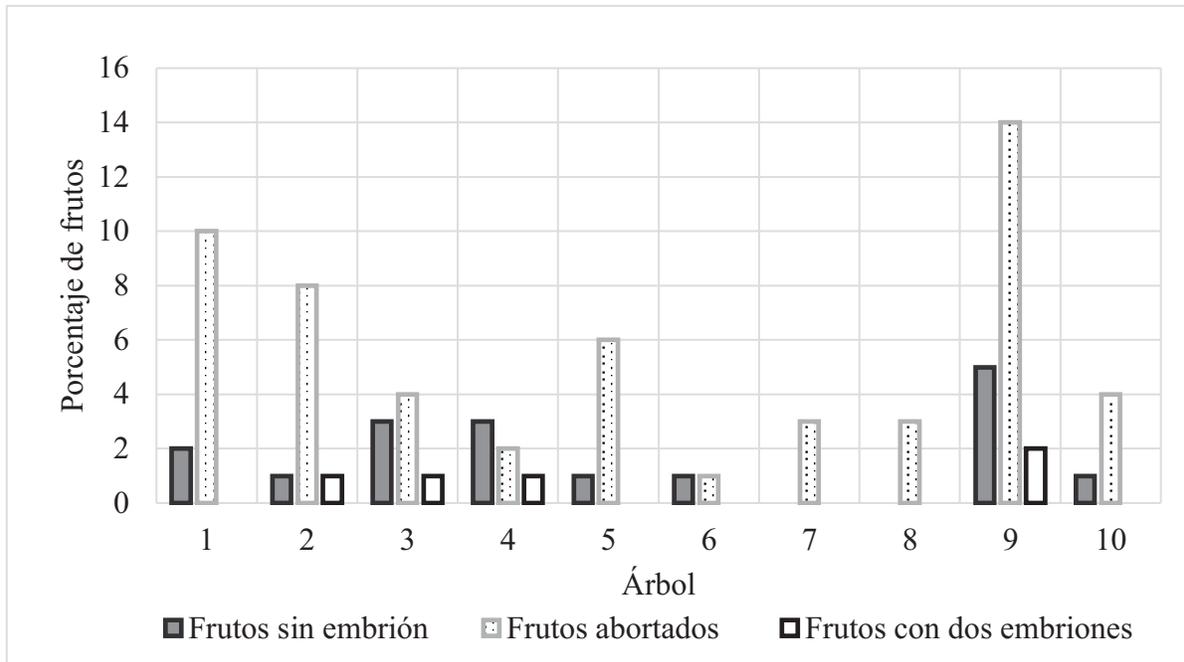
**Figura 5.** Comparación de las cosechas promedio (media  $\pm$  error estándar) de dos años consecutivos (2016 y 2017) de diez árboles de *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.



**Figura 6.** Comparación las cosechas de dos años consecutivos (2016 y 2017) de diez árboles de *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.



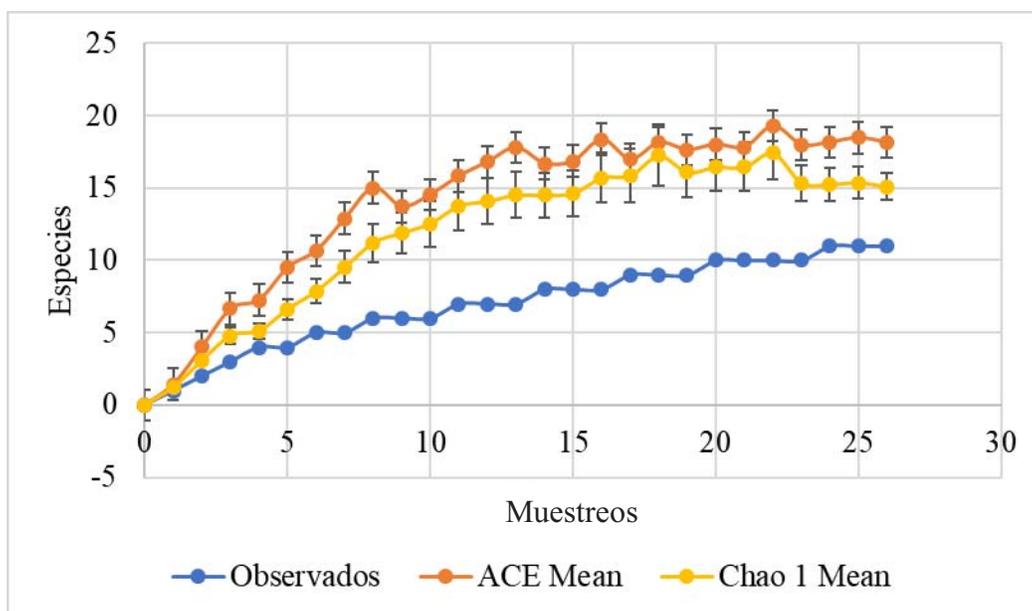
**Figura 7.** Frutos de *Bursera cuneata*. a) Pireno con pseudoarilo y porción del endocarpo desnudo. b) Apariencia de un fruto partenocárpico en el árbol. c) Corte transversal de un fruto. d) Resto de pireno partido por una ardilla. e) Pireno con restos de pseudoarilo. f) Resto de endocarpo partido por una ardilla. Embrión (em), endocarpo (en), pseudoarilo (ps), valva (va). barra de escala= 1 mm.



**Figura 8.** Proporción de frutos partenocápicos, frutos abortados y frutos con dos embriones, de diez árboles de *Bursera cuneata*.

### Remoción de frutos

Se registraron 10 especies de aves como visitantes y consumidoras de *B. cuneata* (Tabla 1), en 172 horas de observación en la REPSA; 70.40% de las especies predichas por el modelo de Chao 1 (13.44 especies) y 60.67% de las especies predichas por el modelo ACE (Fig. 9). De las diez especies registradas (Tabla 1), solo *Empidonax sp*, *Mitrephanes phaeocercus*, *Oreothlypis celata*, *Oreothlypis ruficapilla*, *Turdus rufopalliatatus* y *Turdus migratorius*, fueron observadas alimentándose de los frutos de *B. cuneata* directamente de los árboles. El cálculo del índice de consumo específico (ICe) mostró que el género *Empidonax* posee un mayor porcentaje en la remoción de los frutos, así como la mayor frecuencia relativa de visitas (Tabla 2).



**Figura 9.** Especies de aves acumuladas durante 172 horas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San ángel en los meses de septiembre, octubre, noviembre y diciembre (2016).

**Tabla 1.** Aves registradas como visitantes de *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel

Familia	Especie	Frecuencia de visita	Actividad
<i>Trochilidae</i>	<i>Amazilia beryllina</i>	0.011	Percha
<i>Tyrannidae</i>	<i>Empidonax sp</i>	0.127	Alimentación/ Percha
<i>Trochilidae</i>	<i>Lampornis clemenciae</i>	0.011	Percha
<i>Tyrannidae</i>	<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	0.005	Alimentación/ Percha
<i>Parulidae</i>	<i>Oreothlypis celata</i>	0.011	Alimentación/ Percha
<i>Parulidae</i>	<i>Oreothlypis ruficapilla</i>	0.005	Alimentación/ Percha
<i>Picidae</i>	<i>Picoides scalaris</i>	0.005	Percha
<i>Tyrannidae</i>	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	0.005	Percha
<i>Turdidae</i>	<i>Turdus rufopalliatus</i>	0.057	Alimentación/ Percha
<i>Turdidae</i>	<i>Turdus migratorius</i>	0.034	Alimentación/ Percha

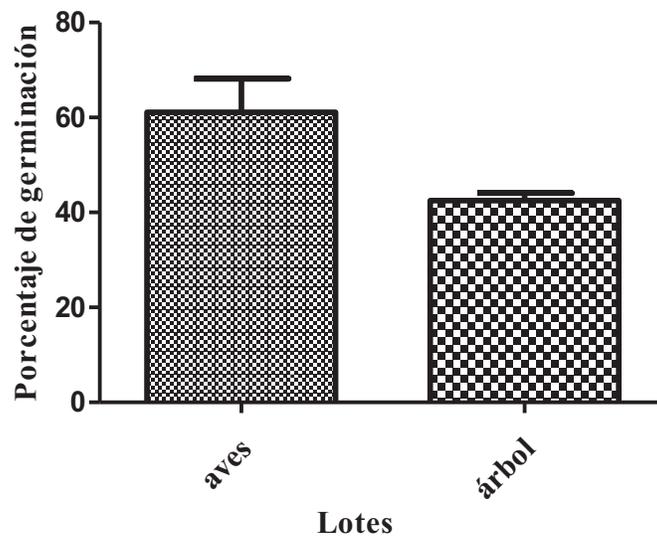
**Tabla 2.** Aves registradas como consumidoras de los frutos *Bursera cuneata* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Gremio alimenticio de las aves; insectívoro (I), frugívoro (F); estatus de acuerdo con Olmo y Roldán (2013). Estatus de residencia: migratoria (M), residente (R). Número de semillas ingeridas (Si), tiempo de consumo (T), consumo específico (ICe) y porcentaje del ICe (%).

Familia	Especie	Estatus	Habito alimenticio	Frecuencia de visitas	Si	T	ICe	%
<i>Tyrannidae</i>	<i>Empidonax sp</i>	M	I	0.127	41	37	0.12	41.56
<i>Tyrannidae</i>	<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	R	I	0.005	1	1	0.00009	0.03
<i>Parulidae</i>	<i>Oreothlypis celata</i>	M	I	0.011	4	3	0.0011	0.36
<i>Parulidae</i>	<i>Oreothlypis ruficapilla</i>	M	I	0.005	2	2	0.0004	0.12
<i>Turdidae</i>	<i>Turdus rufopalliatu</i>	R	I / F	0.057	24	13	0.02	5.10
<i>Turdidae</i>	<i>Turdus migratorius</i>	R	I / F	0.011	45	14	0.001	0.36

Además de registrar a las aves que se alimentaban de los frutos de *B. cuneata*, se observaron ardillas (*Sciurus aureogaster*) (Fig. 10a), que se desplazaban entre las ramas de los árboles seleccionando frutos y pirenos expuestos; las ardillas separaban las valvas del fruto y rompían el endocarpo (estructura de protección) con sus dientes, extraían la semilla y la consumían tirando el resto del pireno (Fig. 7d y f), por esta forma de forrajeo se considera que las ardillas son depredadoras de la semilla de *Bursera cuneata*. El ICe, equivalente a la tasa de depredación por parte de las ardillas fue de **53.76 %**, se observó que, al moverse entre las ramas las ardillas tiraban debajo de la planta madre frutos y pirenos, también fue posible observar hormigas removiendo el pseudoarilo de pirenos caídos debajo de la planta madre (Fig. 10b). Los pirenos que pasaron por el tracto digestivo de aves presentaron mayor porcentaje de germinación promedio ( $61.10 \pm 0.12$  %), en comparación con los pirenos colectados de árboles ( $42.5 \pm 0.02$ %) ( $t= 1.979$ ,  $gl= 8$ ,  $P=0.042$ ; Fig. 11).



**Figura 10.** Ardillas (*Sciurus aureogaster*) sobre *Bursera cuneata* y alimentándose de los frutos (a); hormigas removiendo el pseudoarilo de un pireno bajo un árbol de *B. cuneata* (b).

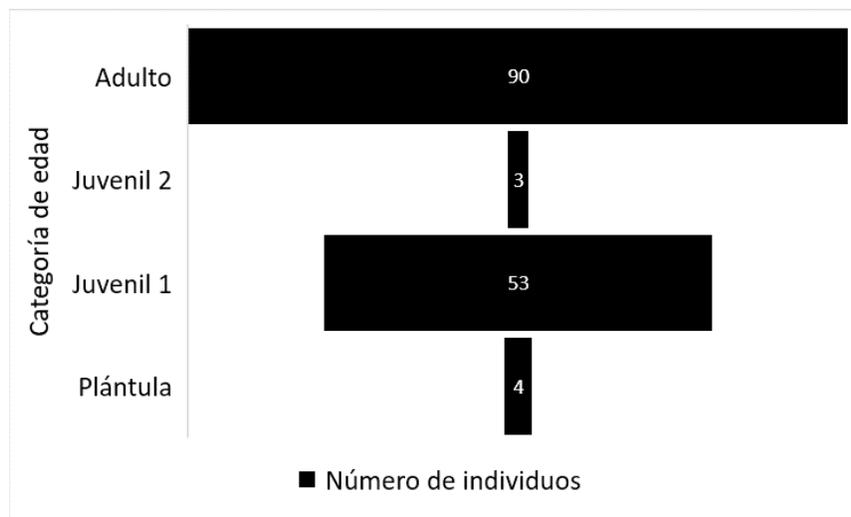


**Figura 11.** Porcentajes de germinación (media  $\pm$  error estándar) de pirenos de *Bursera cuneata* que pasaron por el tracto digestivo de aves y pirenos colectados de árboles.

## Estructura poblacional

En un área de 9600 m<sup>2</sup> se encontraron 150 individuos de *B. cuneata*, de los cuales cuatro fueron plántulas, 53 eran juveniles etapa uno, tres eran juveniles etapa dos y 90 se encontraban en la etapa adulta (Fig. 12). Uno de los juveniles en etapa uno registrado, se encontraba formando parte de un hormiguero como se muestra en la Figura 13.

La densidad poblacional de esta especie en la REPSA es de 156.25 individuos/ha, en promedio la densidad de adultos es de 93.75 individuos/ha, la de juveniles etapa dos es de 3.12 individuos/ha, la de juveniles etapa uno es de 55.20 individuos/ha y la de plántulas es de 4.16 individuos/ha. La distribución de los organismos de acuerdo con la razón varianza media es de 13.23, lo que indica un patrón de distribución de tipo agregado.



**Figura 12.** Estructura de edades de 150 individuos de *Bursera cuneata* en la REPSA (agosto de 2017).



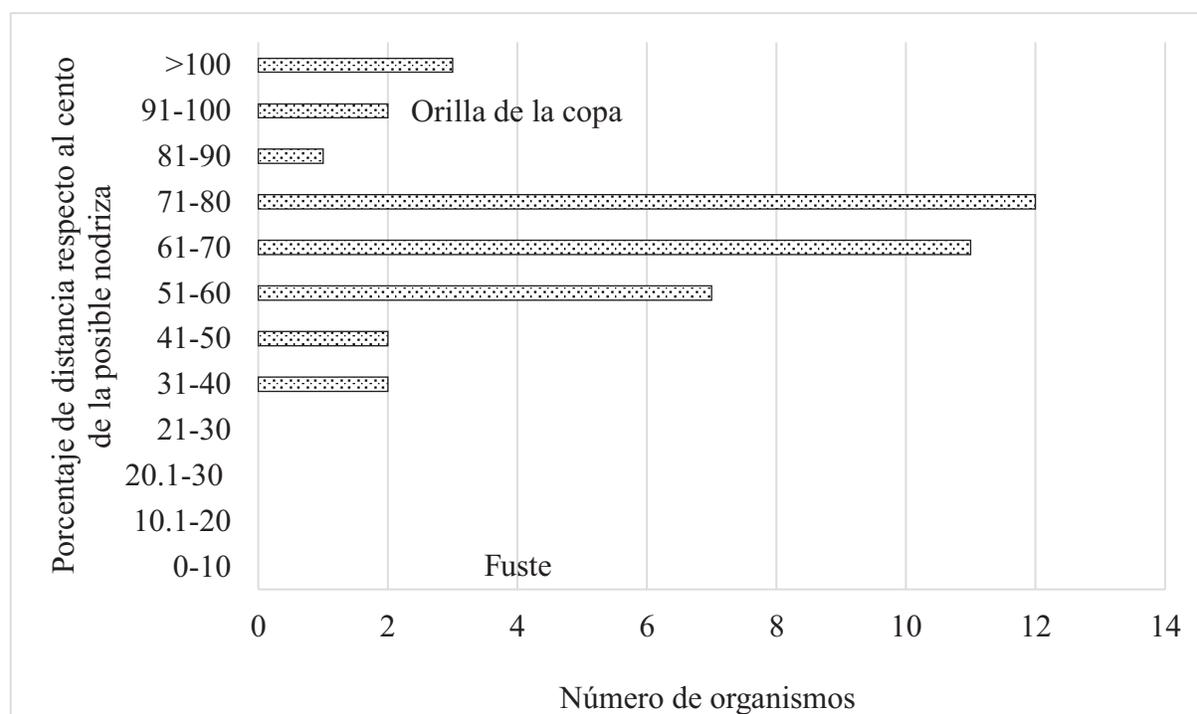
**Figura 13-** Tronco (T) de individuo juvenil de *Bursera cuneata* parasitado por hormigas en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel.

Se registraron 40 organismos (plántulas, juveniles etapa 1 y juveniles etapa 2; Fig. 14) establecidos bajo el dosel de árboles de *B. cuneata*, no se encontraron debajo de otras especies arbóreas o arbustivas, el 30% de los individuos se encontraron establecidos entre el 70% y el 80% de distancia al fuste, es decir, estos organismos no se encontraron ubicados en el centro de la copa (o inmediatamente cercanos al fuste). Solo se encontraron dos individuos juveniles en etapa uno y un juvenil en etapa dos, fuera de la copa de plantas adultas, el primero de los organismos en etapa uno presentaba un diámetro de base (DAB) de seis centímetros y una altura de 12 centímetros, el segundo organismo presentaba un DAB de tres milímetros y una altura de dos centímetros, mientras que el individuo en etapa dos presentaba nueve centímetros de DAB y 102 centímetros de altura.

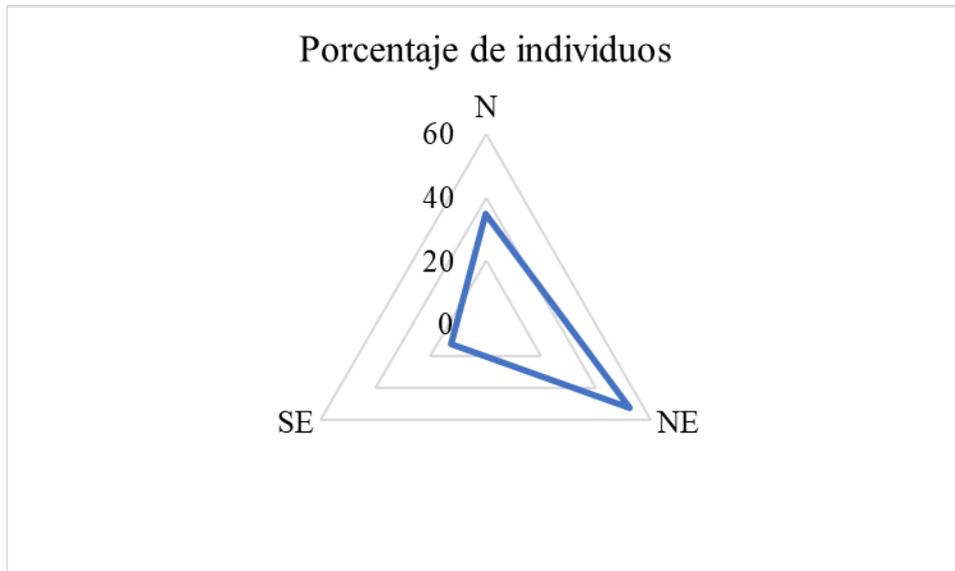
La orientación de los organismos con respecto a la posible nodriza fue mayor en dirección al noreste (21 organismos), seguida del norte (14 organismos), solo cinco organismos se encontraban orientados hacia el sureste (Fig. 15).

Se observó una plántula, 12 juveniles en etapa 1 y un juvenil de etapa dos, que se establecieron rodeados de pasto, en promedio la altura de los pastos era de 83 cm.

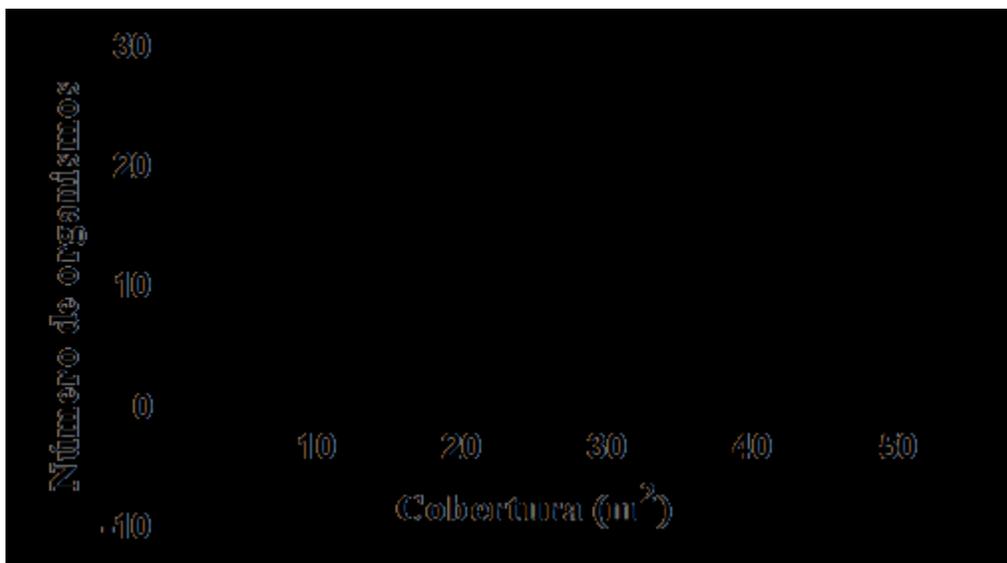
Se encontró una relación positiva entre el tamaño de la copa de los posibles árboles nodriza y el número de organismos establecidos bajo ellos, es decir, se establecen más organismos bajo el dosel de árboles con copas más grandes ( $r_s=0.941$ ,  $P=0.0167$ ,  $gl=5$ ; Fig. 16).



**Figura 14.** Distancia de establecimiento de plántulas y juveniles de *Bursera cuneata* bajo el dosel de plantas adultas en la REPSA.



**Figura15.** Porcentaje de organismos establecidos y su orientación respecto a la planta nodriza. Norte (N), Noreste (NE), Sureste (SU).



**Figura 16.** Correlación entre el número de organismos establecidos bajo la copa de posibles árboles nodriza y la cobertura de seis posibles nodrizas (*Bursera cuneata*), en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel ( $r_s=0.941$ ,  $P=0.0167$ ,  $gl=5$ ).

## DISCUSIÓN

### Destino de la semilla en el árbol

En este estudio se encontró que el destino fallido de las semillas de *B. cuneata* causado por partenocarpia es bajo, ya que existe una alta producción de semillas morfológicamente viables (en promedio 92.3%) y una baja proporción de frutos sin semilla (1.7% en promedio), muy similar a lo reportado por Mendoza (2017). El número de frutos partenocárpicos no se encontró relacionado con el tamaño de la cosecha, como lo reportan Ramos-Ordoñez y Arizmendi (2011) para *B. morelensis*. En árboles de *B. cuneata*, los frutos partenocárpicos se pueden diferenciar de los frutos con semillas al final de la temporada de maduración (en los meses de noviembre y diciembre), ya que éstos presentan una abertura incompleta de las valvas, como ocurre con *B. morelensis* (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2008). Mendoza (2017), reporta que los frutos partenocárpicos son más abundantes en las especies de la sección *Bursera* (como *B. morelensis*) que en las especies de la sección *Bullockia* (como *B. cuneata*), sin embargo, no se conocen las causas este fenómeno, algunos autores proponen que la partenocarpia es un carácter plesiomórfico no adaptativo presente en la familia Burseraceae y Anacardiaceae, debido a un arrastre filogenético (Verdú & García-Fayos, 1998; Mendoza, 2017). En *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae), se ha considerado que este fenómeno (partenocarpia) puede ayudar a disminuir el impacto de la depredación que ocurre antes de la remoción de las semillas (Verdú & García-Fayos, 2000) similar a lo que ocurre con *B. morelensis*, ya que esta especie es parasitada por avispas que depositan sus huevos dentro de los frutos antes del desarrollo del óvulo (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2008; Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011), en presente estudio no se observó depredación de las semillas antes de la remoción, por lo que la producción de frutos sin semilla en *B. cuneata* podría deberse a

factores ambientales, fisiológicos o genéticos pero no es posible dilucidar su función (Vardi *et al.*, 2000; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2008; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2012).

Por otra parte, la producción de frutos se relaciona positivamente con el tamaño del tronco (árboles con mayor fuste presentan mayor producción de frutos), al igual que ocurre con árboles de *B. inversa* (Stevenson *et al.*, 2005) y *B. morelensis* (Ramos-Ordoñez, 2009; Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011). Se ha documentado que los árboles más productivos (tamaño de cosecha alta) aumentan la conspicuidad de sus frutos, por tanto, la probabilidad de remoción de sus semillas es más alta (Stevenson *et al.*, 2005; Pesendorfer & Koenig, 2016). Otra estrategia que permite aumentar la detección de los frutos es la variación de color, cuando los frutos de *Bursera* se encuentran maduros, el pseudoarilo presenta una coloración que va de tonos naranjas a rojos (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2013), dicha variación funciona como atractivo para las aves (Gutiérrez, 2007; Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011), éstas responden a los colores brillantes que les permiten diferenciar el recurso alimenticio en relación a la vegetación circundante (Jordano, 2000; Valido *et al.*, 2011; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2012). Ambas estrategias (el tamaño de la cosecha y la coloración), generan un impacto positivo en la remoción, considerando que éstas características aumentan la posibilidad de que el destino de las semillas sea exitoso.

La producción de frutos en *B. cuneata* podría parecer mayor en comparación con otras especies del género como *B. fagaroides*, *B. glabrifolia*, *B. grandifolia* y *B. bicolor* (Morales, 2017), sin embargo, los árboles pertenecientes a este género presentan un comportamiento conocido como vecería o “masting behavior”, el cual refleja una producción alterna de frutos; teniendo como consecuencia años de buena cosecha y años de producción baja o nula (Kelly, 1994; cita Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2010), en este trabajo se encontró que la

producción de frutos en *B. cuneata* varía de un año a otro, es decir, presenta comportamiento vecero, lo cual podría constituir una estrategia para disminuir el impacto de la depredación sobre las semillas entre años. En un año con cosechas pequeñas la probabilidad de que las semillas escapen de los predadores es muy baja, en cambio en un año con cosechas grandes la probabilidad de supervivencia aumenta, ya que la alta densidad de semillas sacia a los depredadores (Kelly, 1994; Dalling, 2002; Kelly & Sork, 2002), el comportamiento de vecería dependerá de los recursos disponibles y almacenados por la planta (Isagi *et al.*, 1997; Montesinos, 2007). En otras especies de *Bursera* se ha reportado que existe producción de frutos partenocárpicos (frutos sin embrión), como una manera de disminuir la depredación de las semillas viables (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2008; Ramos-Ordoñez, 2009; Ramos-Ordoñez *et al.*, 2012), que a la vez constituye una táctica para aumentar la posibilidad de atraer aves frugívoras que dispersen las semillas (Ramos-Ordoñez & Arizmendi, 2011).

### **Destino de la semilla durante la remoción**

Los frutos de *B. cuneata*, forman parte de la dieta alimenticia de aves residentes y migratorias, de igual manera que ocurre con otras especies del género (Ramos-Ordoñez, 2009; Sánchez *et al.*, 2011; Almazán-Núñez, 2013; Sousa, 2016; Morales, 2017). La curva de acumulación de especies de aves mostró que el tiempo de observación no fue suficiente para cubrir el valor teórico de especies esperadas, esto podría deberse a que las observaciones se realizaron de: 9:00 a 12:00 horas y de 13:00 a 15:00 horas, abarcando el horario establecido por la REPSA, sin abarcar las horas de mayor actividad de las aves; poco antes del amanecer y atardecer (Ortega-Álvarez *et al.*, 2012), no obstante, se considera que el esfuerzo de muestreo si es confiable ya que en otros sitios se ha observado que las aves forrajean en *Bursera* con diferentes horarios y no necesariamente al amanecer y anochecer, esto

probablemente se debe a que en los sitios en que se han hecho observaciones, la maduración de los frutos coincide con los meses más fríos del año (Morales A., 2017 com. pers. y Ramos-Ordoñez MF., 2017 com. pers).

De las especies registradas como consumidoras de los frutos de *B. cuneata* en este estudio, *Oreothlypis celata*, *Oreothlypis. ruficapilla* y *Empidonax sp*, son aves migratorias con gremio alimenticio de tipo insectívoro (Olmo & Roldán, 2013), lo que indica que, éstas son capaces modificar sus hábitos alimenticios durante su viaje (Villaseñor, 1994) para aprovechar la disponibilidad de los frutos de *B. cuneata*, los cuales les brindan a las aves un recurso importante (a través del pseudoarilo rico en lípidos), que les permite cubrir el gasto energético que implica la migración (Ramos-Ordoñez, 2009; Almazán-Núñez, 2013; Morales, 2017). El género *Empidonax sp* ha sido reportado como consumidor de los frutos de *Bursera copallifera*, con un ICe de 0.077 (Morales, 2017), mientras que en *B. cuneata*, presentó la mayor frecuencia relativa de visitas, así como el mayor ICe (0.12), por esta razón se podría considerar como el potencial dispersor de *B. cuneata* en la REPSA, como lo son otros Tiránidos para otras especies de *Bursera* (Ramos-Ordoñez, 2009; Barranco-Salazar, 2011; Sousa, 2016; Morales, 2017). Las aves residentes que fueron registradas como consumidoras de *B. cuneata* (*Mitrephanes phaeocercus*, *Turdus migratorius* y *T. rufopalliatu*s) son especies que al igual que las especies migratorias, presentan hábitos alimenticios de tipo insectívoro (Olmo & Roldán, 2013), lo cual indica, que la fructificación de *B. cuneata* en la época seca, podría representar un recurso alimenticio en la temporada de escasez (Almazán-Núñez, 2013; Morales, 2017), cuando los insectos se encuentran en menor proporción (Bates, 1992; Villaseñor, 2009).

Las aves benefician a la planta, cuando éstas ingieren los frutos y remueven el pseudoarilo de los pirenos al pasar por su tracto digestivo (Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2011), favoreciendo la germinación. Esto se confirma con el experimento de germinación realizado en este trabajo, el cual mostró que las semillas que pasaron por el tracto digestivo de las aves, tuvieron un mayor porcentaje de germinación, al igual que lo reportado por Almazán-Núñez (2013); quien encontró que las semillas de *B. longipes* que fueron ingeridas por papamoscas obtuvieron un mayor porcentaje de germinación, sugiriendo que existe una relación mutualista, donde las aves se benefician del pseudoarilo rico en lípidos, mientras favorecen la germinación y transportan las semillas a sitios que favorecen el establecimiento de las plántulas alejándolas de su parental; reduciendo la competencia por espacio y nutrientes (Howe & Miriti, 2004; Jordano *et al.*, 2009, Jordano *et al.*, 2011; Almazán-Núñez, 2013), aumentando el destino exitoso de las semillas (Bochet, 2015).

Además del tratamiento que las aves dan a las semillas, otro factor importante que determina el destino exitoso de éstas son los sitios de deposición, el establecimiento y supervivencia de las plántulas estará dado por condiciones ambientales específicas (Martínez-Arévalo, 2015), en *Bursera*, los organismos suelen establecerse sitios con mayor cobertura vegetal (Bonfil-Sanders *et al.*, 2008; Almazán-Núñez, 2013; Ponce, 2013; Morales, 2017), en este trabajo se observó que un *Turdus rufopalliatus* que perchaba en un pirul (*Schinus molle*), depositó semillas de *B. cuneata* bajo este, lo que implica otro destino fatal para las semillas, debido a que este árbol, produce metabolitos secundarios que inhiben la germinación y por ende crecimiento, de las especies a su alrededor (Avendaño, 2014).

A pesar de que las ardillas (*Sciurus aureogaster*) presentaron un porcentaje mayor (53.76 %) en el índice de consumo específico en comparación con el género *Empidonax*, éstas no

pueden ser consideradas como dispersoras, debido a que destruyen los pirenos para alimentarse de las semillas (clasificándose como depredadoras), al tiempo que afectan a las aves que se alimentan del mismo recurso, al generar una interacción de competencia por el recurso alimenticio (Vilà *et al.*, 2006; Palmer *et al.*, 2007). Si bien, la depredación de semillas por parte de las ardillas afecta directamente la reproducción de *B. cuneata*, al desplazarse entre las ramas de los árboles, las ardillas propician la caída de frutos y pirenos al suelo, dando paso a una remoción secundaria por parte de las hormigas que remueven el pseudoarilo de los pirenos, favoreciendo la germinación de las semillas, ya que se sabe que esta capa es inhibitoria de la germinación (Ramos-Ordoñez, 2009); así mismo, la recolección de semillas por las hormigas puede alterar la abundancia y la distribución local de la planta (Pizo y Oliveira, 1998), por lo cual es primordial profundizar en las investigaciones que permitan aclarar el rol que toman las hormigas en la dispersión de *B. cuneata*.

### **Destino de la semilla después de la remoción**

Después de ser removidas, las semillas de *Bursera*, pueden permanecer en el suelo de cinco a siete meses hasta que germinan (Bonfil-Sanders *et al.*, 2008), la etapa entre la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas constituye la etapa más vulnerable para las plantas (Dalling, 2002; Núñez-García & Azócar, 2004), en ambientes estacionales como lo es el matorral xerófilo de la REPSA (Castillo-Argüero *et al.*, 2004), la germinación tardía es común (Dalling, 2002), una semilla que es depositada en la estación seca puede verse limitada para obtener agua del suelo, la germinación de ésta puede ser pospuesta hasta comienzos del siguiente período de lluvia, con el fin de garantizar el abastecimiento de agua que permita la supervivencia de la plántula en la temporada seca (Dalling, 2002). Las plántulas de *B. cuneata*, desarrollan una raíz axonomorfa (ramificada) y almacenan agua en

el tallo como estrategia para enfrentar la falta de agua (Vázquez, 2016), pero las plántulas también son vulnerables a factores bióticos como la depredación (Mostacedo *et al.*, 2009), el sistema de defensa de la plántula de *B. cuneata* se compone de colénquima (lo que le proporciona cierto endurecimiento a los tejidos) y tricomas simples (Serrano-Rosas, 2018), este es poco desarrollado en comparación con las plántulas de otras especies como *B. schlechtendalii*, la cual desarrolla metabolitos secundarios (taninos y cristales de oxalato de calcio), que reducen la palatabilidad de los tejidos y el desarrollo de muchos insectos, además engrosa considerablemente la peridermis después de cuatro meses) lo que dificulta la depredación (Ramos-Ordoñez *et al.*, 2012; Serrano-Rosas, 2018), la falta de metabolitos secundarios en las plántulas de *B. cuneata* explicaría porque se observaron hormigas dentro de un juvenil en etapa 1.

Por otra parte, el establecimiento de plántulas y juveniles de *B. cuneata* fue mayor entre el 70.1% y el 80% de distancia al fuste de posibles árboles adultos nodriza; estos árboles les brindan a las semillas las condiciones micro ambientales necesarias para germinar y a las plántulas para su establecimiento (Ortiz-Pulido & Rico-Gray, 2006), sin embargo, la agregación de las plántulas bajo el parental o conespecífico favorece la mortalidad por competencia de espacio y nutrientes (Janzen, 1970). Se encontró que la distribución de esta especie es agrupada, lo que podría deberse al modo de remoción de las semillas (Morlans, 2004; Rojas-Robles *et al.*, 2008); árboles más grandes producen mayor cantidad de frutos, por ende, atraerán a más removedores (tanto depredadores como posibles dispersores), el movimiento que las ardillas realizan al forrajear, propicia la caída de pirenos bajo el parental lo que podría explicar la relación positiva que existe entre el número de organismos

establecidos y el tamaño de la copa de los árboles adultos (Rojas-Robles *et al.*, 2008; Rojas-Robles *et al.*, 2012).

La mayoría de los organismos establecidos bajo la copa de árboles adultos, se encontraron orientados hacia el noreste y el norte, Ortiz-Pulido y Pavón (2010) reportan que la orientación de las plántulas de *B. fagaroides* se relaciona con la pendiente, sin embargo, en el presente estudio, este factor no fue considerado, por lo cual se sugiere realizar trabajos enfocados al estudio este patrón de establecimiento.

La pirámide poblacional muestra que la población de *B. cuneata* es decadente (Morlans, 2004), ya que, cuenta con mayor cantidad de organismos adultos que juveniles, además, en relación al número de organismos en etapa uno, los organismos que se encontraron en la etapa dos fueron muy pocos, se sabe existe un declive importante en la supervivencia de los juveniles del género *Bursera*, debido a que muchos de estos mueren en la temporada de secas (Barrales, 2009; Hamann, 2001). Las semillas de *B. cuneata* requieren hasta un mes para germinar y un periodo mínimo de cuatro meses de riego constante y abundante para que el sistema vascular se diferencie y sea capaz de resistir la sequía próxima (Serrano-Rosas, 2018), además, el hecho de que las plántulas almacenen agua en el tallo, las vuelve susceptibles a ser depredadas por la fauna en la temporada de sequía (Mostacedo *et al.*, 2009; Díaz, 2010).

La densidad de *B. cuneata* (156.25 individuos/ha) podría considerarse alta, sin embargo, el patrón de distribución agregada y el establecimiento de nuevos individuos bajo la copa de un conspecifico puede aumentar la mortalidad debido a la competencia y explicaría que la población de *B. cuneata* se encuentre en declive. La gran proporción de individuos adultos con alta producción de semillas sugieren que en algún tiempo el destino de las semillas fue

exitoso, sin embargo, las condiciones actuales en la REPSA han cambiado, por ende, es importante desarrollar proyectos que permitan la conservación de esta especie.

## **CONCLUSIONES**

En *Bursera cuneata* la capacidad de generar propágulos es proporcional al tamaño de los individuos. Esta especie presenta variación en el tamaño de las cosechas entre un año y otro (comportamiento vecero), y una escasa producción de frutos partenocárpicos independiente al tamaño de la cosecha total. Considerando que la mayoría de los frutos desarrollan semillas viables (desde el punto de vista morfológico), el destino de la semilla de *B. cuneata*, durante su formación y desarrollo se considera altamente exitoso.

Una vez maduros, los pirenos serán removidos de la planta madre, en esta etapa el destino fallido de la semilla está fuertemente determinado por las ardillas, ya que su tasa de depredación es mucho más alta que la tasa de remoción por aves dispersoras como *Empidonax* sp, que brinda a la semilla la posibilidad de un destino éxito al alejarla de su progenitora. El destino de las semillas que caen bajo el parental puede ser favorecido por las hormigas que remueven el pseudoarilo y, posiblemente, podrían ser removidas secundariamente, por ello es importante desarrollar trabajos enfocados al papel que toman las hormigas en el destino de las semillas de *B. cuneata* y analizar con detenimiento la interacción con ardillas ya que, por su abundancia en la Ciudad de México, estos mamíferos podrían representar un problema en la reproducción de la planta.

La remoción del pseudoarilo al pasar por el tracto digestivo del frugívoro favorece la germinación; si el sitio de deposición es adecuado la semilla tiene la posibilidad de un destino exitoso, de lo contrario, se convierte en otro destino fallido. Los organismos que logran

establecerse son susceptibles a la depredación y a factores abióticos como la falta de agua, en este contexto, es relevante analizar a largo plazo la supervivencia de los individuos establecidos, tanto bajo el dosel de *B. cuneata* como los que se hallaron entre pastos, para conocer qué tan exitoso puede ser el destino de una semilla en esta última etapa.

## LITERATURA CITADA

- Almazán-Núñez, R. (2013). "*Distribución, preferencias de forrajeo y dispersión de semillas por aves frugívoras en estados sucesionales de bosque tropical seco en la Cuenca del Balsas, Guerrero*. Tesis de doctorado. México: Universidad Autónoma Metropolitana.
- Amico, G. C. & M. A. Aizen. (2005). Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral* 15(1):89-100.
- Andresen, E. (2000). Ecological roles of mammals: the case of seed dispersal. En: Entwistle A, Dunstone N(eds) Future priorities for the conservation of mammalian diversity: Has the panda had its day? Cambridge University Press, Cambridge, UK. 455 pp.
- Augspurger, C. K. (1984). Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, 65(6), 1705-1712
- Avendaño, G. (2014). *Efectos inhibitorios de la especie exótica Schinus molle L. (Anacardiaceae) sobre la germinación de especies nativas de México*. Tesis de licenciatura en Maestría en Ciencias ambientales. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica. San Luis Potosí, México. pp. 46.
- Barranco-Salazar, A. R. (2011). *Dispersores potenciales de Bursera morelensis en Santa María Tecomavaca. México*. Tesis de licenciatura. Distrito Federal, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. pp. 45.

- Bates, J. M. (1992). Frugivory on *Bursera microphylla* (Burseraceae) by Wintering Gray Vireos (*Vireo vicinior*, Vireonidae) in the Coastal Deserts of Sonora, Mexico. *Southwestern Naturalist* 37:252-258.
- Bewley, D. & M. Black. (2006). The Encyclopedia of seeds: science, technology and uses. CABI International. Washington, D. C. pp. 828.
- Bonfil-Sanders, C., I. Cajero-Lázaro y Richard, Y. E. (2008). Germinación de semillas de seis especies de *Bursera* del centro de México. *Agrociencia* 42: 827-834.
- Bochet. (2015). The fate of seeds in the soil: a review of the influence of overland flow on seed removal and its consequences for the vegetation of arid and semiarid patchy ecosystems. *SOIL*, 1: 131-146.
- Boyce, R. (2012). Size Structure of *Fagus grandifolia*, *Liriodendron tulipifera*, and *Celtis occidentalis* Populations in a Wetland Forest in Campbell County, Kentucky. *Journal of the Kentucky Academy of Science*, 73(2):83-89.
- Briones, M. A. (1996). *Estudio sobre la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos en un bosque tropical caducifolio*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. DF. pp. 132.
- Castellanos, H. (2014). *Interacción Planta-Animal: Frugivoría y diseminación de semillas*. En: Hernández, L. & N. Valero (editores). *Desarrollo sustentable del Bosque húmedo tropical. Características, ecología y uso*. 2da Edición. Editorial UNEG. Estado Bolívar, Venezuela. pp. 113-125.
- Castillo-Argüero, S., Guadarrama, P., Martínez, Y., Mendoza-Hernández, P.E., Núñez-Castillo, O., Romero-Romero, M.A. & I. Sánchez-Gallén. (2002). *Diásporas*

*del Pedregal de San Ángel*. Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. pp. 11-16.

- Castillo–Argüero S., Martínez–Orea Y., Meave J.A., Hernández–Apolinar M., Núñez–Castillo O., Santibáñez–Andrade G. & P. Guadarrama–Chávez. (2009). Flora: susceptibilidad de la comunidad a la invasión de malezas nativas y exóticas. En: Lot. A. y Cano–Santana Z. Eds. *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*, pp 107–133. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Castillo–Argüero S., Martínez–Orea, Y., Romero–Romero, M. A., Guadarrama–Chávez, P., Núñez–Castillo, O., Sánchez–Gallén, I. & Meave, J.A. (2007). *La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Aspectos florísticos y ecológicos*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. D.F.
- Castillo-Argüero, S., G. Montes-Cartas, M. A. Romero-Romero, Y. Martínez-Orea, P. Guadarrama-Chávez, I. Sánchez-Gallen Y O. Núñez-Castillo. (2004). Dinámica y conservación de la flora del matorral xerófilo de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74: 51-75.
- Caswell, H. (1986). Life cycle models for plants. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, 18, 171-233.
- Chapman, C. A., Wrangham R and Chapman L. J. (1994). Indice of habitat-wide fruit abundance in tropical forests. *Biotropica* 26:160-171.
- Cházaro, M., Mostul, B. L. & García, F. (2010). Los copales mexicanos (*Bursera spp.*). *Bouteloua*, Vol. 7. pp 57-60
- Contreras, G. A. (2015). *Efecto de las interacciones bióticas en algunos aspectos de la biología reproductiva del cactus Neobuxbaumia tetetzo en un boque tropical*

*caducifolio*. Tesis de doctorado. Distrito Federal, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. pp. 124.

- Dalling, J. W. (2002). *Ecología de semillas*: (en) Guariguata, M.R. & Kattan, G.H. (eds.) *Ecología y Conservación de bosques neotropicales*. Primera edición. Ediciones LUR. pp. 345-375.
- Díaz, M. R. (2010). *Evaluación del desempeño de plántulas y estacas de dos especies de Bursera en la restauración de sitios perturbados del Noroeste de Morelos*. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 85.
- Escobar, S., Armbrrecht, I. & Z. Calle. (2007). Transporte de semillas por hormigas en bosques y agroecosistemas ganaderos de los Andes Colombianos. *Agroecología* 2: 65-74.
- Forget, P.M., Lambert, J.E. & P.E. Hulme. (2005). *Seed Fate: Predation, Dispersal, and Seedling Establishment*.
- Gallardo, A., Montti, L. & S. Bravo. (2008). Efectos del tacuarembó (*Chusquea ramosissima*, *Poaceae*) sobre el proceso de dispersión de semillas en la Selva Misionera. *Ecología Austral* 18:347-356
- García, A. (1991). La dispersión de las semillas. *Ciencias núm. 24*, octubre-diciembre, pp. 3-6.
- Garduño, G. (2015). *El género Bursera como recurso biológico en México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. 119 páginas

- Gutiérrez-Guzmán, J. C. (2007). *Propagación y desarrollo en vivero de Bursera cuneata (Schelecht.) Engl. (Burseraceae)*. Tesis de licenciatura. Distrito Federal, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. pp. 81.
- Hamann, O. (2001). Demographic studies of three indigenous stand-forming plant taxa (*Scalesia*, *Opuntia*, and *Bursera*) in the Galápagos Islands, Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 10: 223–250.
- Herrera, C. M. (2002). Seed dispersal by vertebrates. Blackwell Science Ltd. Malden, Massachusetts, USA. pp. 185-208.
- Hortelano-Moncada, Y., Cervantes, F.A & A. Trejo-Ortíz. 2009. *Mamíferos silvestres*. En: A. Lot y Z. Cano-Santana (Eds.) Biodiversidad del Pedregal de San Ángel. UNAM, Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y Coordinación de la Investigación Científica, D.F. México. pp. 277-293.
- Howe, H. F. & J. Smallwood. (1982). Ecology and seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Howe, H. F. (1977). Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology*. Vol 58. pp. 539-550.
- Howe, H. F. & M. Miriti. (2004). When seed dispersal matters. *BioScience*, 54(7):651-660.
- Howell, S. N. G., & Webb, S. (1995). *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford: Oxford University Press.
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A. y Ito, H. (1997). How does masting happen and synchronize? *Journal of Theoretical Biology* 187: 231-239.

- Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*. 104:501-528.
- Janzen, D. H. (1982). Seed removal from fallen guanacaste fruits (*Enterolobium cyclocarpum*) by spiny pocket mice (*Liomys salvini*). *Brenesia*, 19 (20): 425-429.
- Jara, F. (1996). *Biología de semillas forestales*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. pp 17-18.
- Johnson, M. B. (1962). The genus *Bursera* (*Burseraceae*) in Sonora, Mexico and Arizona, USA. *Desert Plants* 10: 126-143.
- Jordano, P. & C. M. Herrera. (1995) Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience*, 2, 230 – 237.
- 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.
- Jordano, P., Forget, P., Lamber, J. E., Böning-Gaese, K., Traveset A. y S. J. Wrioth. (2011). Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biology Letters* 7:321-323.
- Kelly, D. (1994). The evolutionary ecology of mast seeding. *Tree*, 9(12), 465-470.
- Kelly, D. & V.L. Sork. (2002). Mast Seeding in Perennial Plants: Why, How, Where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.
- Krebs C.J. (2008). *The ecological world view*. CSIRO Publishing. Oxford, UK.
- Kitajima, K. (2007). *Seed and seedling ecology*. En: Valladares, F y F. Punaire (editores). *Funtional Plant Ecology*. pp. 744.

- Lot, A., Pérez, M., Gil, G., Rodríguez, S. & Camarena, P. 2012. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, Atlas de Riesgos. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 51.
- Márquez-Guzmán, J., M. Collazo, M. Martínez, A. Orozco y S. Vázquez. 2012. Biología de angiospermas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México-Coordinación de Servicios Editoriales. D.F., México. 632 pp.
- Martínez M. P. B. (2016). *Respuesta germinativa ex situ de Beiselia mexicana (Copal de piedra)*. Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp 59.
- 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).
- Martínez-Orea, Y., Castillo-Argüero, S. & P. Guadarrama-Chávez. (2009). La dispersión de frutos y semillas y la dinámica de comunidades. *Ciencias* 96. pp. 38-41.
- McCune, B. & J. B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA. pp. 304.
- Mc Vaug, R. & J. Rzedowski. (1965). Synopsis of the genus *Bursera* L. in western México, whit note on the material of *Bursera* collected by Sesse. *Mosiño. Ke Bull.* 18:317-382.
- Mendoza, P. E. & Cano, Z. (2010). Elementos para la restauración ecológica de pedregales: la rehabilitación de áreas verdes de la Facultad de Ciencias en Ciudad Universitaria. *Restauración, conservación y manejo*. Departamento de Ecología y

Recursos Naturales, Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México.

- Mollers M.C. (2008). *Ecology: concepts and applications*. 4th Ed. McGraw Hill. New York.
- Mendoza, S. Y. (2017). *Análisis de la variación interespecífica e intraespecífica en la viabilidad de semillas del género Bursera*. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 116.
- Montesinos, T. D. (2007). *Juniperus thurifera*: una especie dioica, vecera y reléctica. *Ecosistemas 16 (3)*: 172-185.
- Morales, A. (2017). *Remoción de frutos por aves y sus implicaciones en la dinámica poblacional de Bursera, en una selva baja de Morelos, México*. Tesis de licenciatura. Distrito Federal, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. pp 61.
- Moreno, V. (2010). *Aves dispersoras de semillas en un remanente de bosque seco tropical en la finca Betanci–Gucamayás, Córdoba*. Pontificia Universidad Javeriana Facultad De Ciencias Bogotá D.C. pp 7-10.
- Morlans, M. C. (2004). *Introducción a la Ecología de Poblaciones*. Editorial Científica Universitaria. Universidad Nacional de Catamarca.
- Mostacedo, B., Putz, F. E., Fredericksen, T. S., Villca, A. & T. Palacios. (2009). Contributions of root and stump sprouts to natural regeneration of a logged tropical dry forest in Bolivia. *Forest Ecology and Management 258*: 978-985.

- Núñez-García, C. & A. Azócar. (2004). Ecología de la regeneración de árboles de la sabana. *Ecotropicos* 17:1-24.
- Olmo, G. & Roldán, E. (2013). *Aves comunes de la Ciudad de México*. 2a ed. Editorial Bruja de Monte. México.
- Orozco, C. L. (1999). *Caracterización de síndromes de dispersión endozoocora en frutos carnosos de la estación científica Las Joyas (ECLJ), Sierra de Manantlán, Jalisco*. Tesis de Licenciatura, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias División de Ciencias Biológicas y Ambientales. Guadalajara, Jalisco. pp. 4-13.
- Ortega-Álvarez, R., Sánchez-González, L. A., Berlanga, H., Rodríguez-Contreras, V. & V. Vargas (2012). Iniciativa de monitoreo de aves en áreas bajo influencia de actividades productivas promovidas por el Corredor Biológico Mesoamericano, México. NABCI-CONABIO. pp 28.
- Ortiz-Quijano, A. Sánchez-González, A., López-Mata, L. & J. Villanueva-Díaz. (2016). Population structure of *Fagus grandifolia* subsp. Mexicana in the cloud forest of Hidalgo State, Mexico. *Botanical Sciences* 94 (3): 483-497.
- Ortiz-Pulido, R. & V. Rico-Gray. (2006). Seed Dispersal of *Bursera Fagaroides* (*Burseraceae*): The effect of linking environmental factors. *The Southwestern Naturalist* 51(1):11-21.
- 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.

- Palacio-Prieto, J.L. & M.N. Guilbaud. (2015). Patrimonio natural de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel y áreas cercanas: sitios de interés geológico y geomorfológico al sur de la Cuenca de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. Volumen 67, núm. 2*.pp. 227-244.
- Palmer, G.H., Koprowski, J. & T. Pernas. (2007). Tree squirrels as invasive species: conservation and management implications. In: Witner, G.W., W. C. Pitt and K. A. Fagerstone (Eds.). *Managing vertebrate invasive species. Proceedings of an International Symposium. August 7-9. Fort Collins, CO USA*. pp. 273-282.
- Passos, L. & P. S. Oliveira. (2002). Ants affect the distribution and performance of *Clusia criuva* seedlings, a primarily bird-dispersed rainforest tree. *Journal of Ecology* 90: 517-528.
- 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.
- Peterson, R. T. & E. Chalif. (2008). *Aves de México: Guía de campo, identificación de todas las especies encontradas en México, Guatemala, Belice y El Salvador*. Editorial Diana. México, D.F. pp 256.
- Pielou, E. C. (1977). *Mathematical ecology*. Wiley, New York. 385 p.
- Pizo, A. & Oliveira, S. (1998). Interaction between ants and seeds of a non-myrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeastern Brazil. *American Journal of Botany* 85: 669-674.
- Ponce, G. O. (2013). *Efecto de la fragmentación del bosque tropical caducifolio sobre la estructura poblacional y éxito reproductivo de *Bursera fagaroides* y *B.**

- palmeri*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Autónoma de Querétaro. México. pp. 42.
- Purata, S. (2008). Uso y manejo de los copales aromáticos: resinas y aceites. Manuscrito. Iniciativa Copales y diversidad biológica del Programa Recursos Biológicos Colectivos de la CONABIO, México. pp 60.
  - Quero, C. A., Enríquez, Q. J., Morales, N. C. & J. L. Miranda. (2010). Apomixis y su importancia en la selección y mejoramiento de gramíneas forrajeras tropicales: Revisión. *Revista mexicana de ciencias pecuarias*, 1(1): 25-42.
  - Ramírez, A. (1999). *Ecología aplicada: diseño y análisis estadístico*. Universidad de Bogotá. pp 325.
  - Ramos-Ordoñez, M. F and M.C. Arizmendi. (2011). Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments*. (75) 9:757–762.
  - Ramos-Ordoñez, M. F, Arizmendi M., Martínez, M. & Márquez-Guzmán, J. (2013). The pseudaril of *Bursera* and *Commiphora*, a foretold homology? *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 84: 509-520.
  - Ramos-Ordoñez, M. F. febrero de (2009). *Dispersión biótica de semillas y caracterización de frutos de Bursera morelensis en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de doctorado. Distrito Federal, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. pp. 103.
  - Ramos-Ordoñez, M. F., & Arizmendi, M. (2010). Parthenocarpy and seed production in Burseraceae. *Desert Plants*, 231-239.

- Ramos-Ordoñez, M. F., Arizmendi, M. C. & J. Márquez-Guzmán. (2012). The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB PLANTS*.
- Ramos-Ordoñez, M. F., Arizmendi, M. C. & J. Márquez-Guzmán. (2008). Parthenocarpy and Seed Predation by Insects in *Bursera morelensis*. *Annals of Botany* 102: 713–722.
- Revilla, T. A. & F. Encinas-Viso. (2015). Ecología y evolución de la endozoocoria. *Acta Biol. Venez., Vol. 35(2):*187-215.
- Rojas-Robles, R., Correa A. & E. Serna. 2008. Sombra de semillas, supervivencia de plántulas y distribución espacial de *Oenocarpus bataua* (Arecaceae) en un bosque de los Andes colombianos. *Actual. Biol.* 30: 137-150.
- Rojas-Robles, R., Gary Stiles, F. & Y. Muñoz-Saba. (2012). Frugivoría y dispersión de semillas de la palma *Oenocarpus bataua* (Arecaceae) en un bosque de los Andes colombianos. *Revista de Biología Tropical*, 60 (4): 1445-1461.
- Rojo, A.& J. Rodríguez. (2002). *La flora del Pedregal de San Ángel. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales*. Instituto Nacional de Ecología. México, D.F
- Rozo-Mora, M., & Parrado-Rosselli, A. (2004). Primary diurnal seed dispersal of *Dacryodes chimantensis* and *Protium paniculatum* (*Burseraceae*) in a terra firme forest of the Colombian Amazon. *Caldasia*, 26 (1), 111-124.
- Rzedowski, J. 1968. Notas sobre el género *Bursera* (*Burseraceae*) en el Estado de Guerrero (México). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.* pp. 17-36.
- Rzedowski, J. y H. Kruse. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (*Burseraceae*). *Taxon* 28: 102–116.

- Rzedowski, G. C. de, J. Rzedowski y colaboradores, (2005). *Flora fanerogámica del Valle de México*. 2a. ed., 1a reimp., Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro (Michoacán), 1406 pp.
- Rzedowski, J. & F. Guevara-Féfer. (1992). *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Fascículo 3. Instituto de Ecología, A. C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro. Michoacán. México.
- Rzedowski, Jerzy; Medina Lemos, Rosalinda; Calderón de Rzedowski, Graciela; (2005). Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana*, enero-Sin mes, 85 - 111.
- Sadava, D. & W. H. Purves. (2009). Life: The Science of Biology. Ed Médica Panamericana. pp. 638-647.
- Salazar, J., Mateo, A., & Y. León. (2014). Diversity of woody plants and diaspores dispersal syndrome in Fondo Paradí, Jaragua National Park, Dominican Republic. *Anuario de Investigaciones Científicas*. Vol. 2. No. 1 pp. 6-17
- 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. *ATBC, Biotropica* 16 (4): 319-326.
- Serrano-Rosas, I. (2018). *Diferenciación de los sistemas vascular y de defensa en plántulas del género Bursera (Burseraceae)*. Tesis de licenciatura. Distrito Federal, México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. pp 61.

- 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.
- Sokal, R. & F. Rohlf. 1986. *Introducción a la bioestadística*. Editorial Reverté, S.A. España, Barcelona. pp 362.
- Sousa-S, M. (2016). Influencia de las aves en la vegetación de la laguna del Majahual en Los Tuxtlas. *Botanical Sciences*, 0(30), 97-112.
- Stevenson, P., Link, A & B. Ramírez. (2005). Frugivory and Seed Fate in *Bursera inversa* (Burseraceae) at Tinigua Park, Colombia: Implications for Primate Conservation. *Biotropica* 37(3): 431–438.
- Toledo, C. (1982). El género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero (México). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. Meéxico. pp. 198.
- Valido, A., Schaefer, H. M., & P. Jordano (2011). Colour, desing and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 751-760.
- Vander Wall, S. B., Kuhn, k. & Beck. M. J. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology*, 86(3), pp. 801–806.
- Vardi, A., Neumann, H., Frydman-Shani, A., Yaniv, Y. & P. Spiegel-Roy. (2000). Tentative model on the inheritance of juvenility, self-incompatibility and parthenocarpy. *Acta Horticulturae*535: 199-205.

- Vázquez, M. M. (2016). *Características funcionales y respuesta al estrés hídrico en plántulas de once especies del género Bursera*. Tesis de maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 61.
- Verdú, M. & P. García-Fayos. 1998. Ecological causes, function and evolution and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany* 76:134-141.
- Verdú, M. & P. García-Fayos. 2000. The effect of deceptive fruits on predispersal seed predation by birds in *Pistacia lentiscus*. *Plant ecology* 00:1-4.
- Vester, H. & M. Navarro. (2007). Árboles maderables de Quintana Roo. Fondo Mixto de Fomento a la Investigación Científica y Tecnológica, CONACYT. Quintana Roo, México. pp. 139.
- Villaseñor, J. (1994). Aspectos Fisiológicos de la Migración en Aves: Fuente de Energía, Ajustes Musculares, Respiración y Control Hormonal. *Ciencia Nicolaita Vol. 6*
- Villaseñor, E. (2009). *Depredación de semillas de Astronium graveolens por el loro corona lila (Amazona finschi) en un bosque tropical seco*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. DF. pp. 73.
- Wang, B. C. & T. B. Smith. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution Vol.17 No.8*. pp. 379-385.
- Wilson, M. & A. Travesset. (2000). *The Ecology of Seed Dispersal*. En: *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Fenner, M. (ed.). 2da edición. CAB International, Wallingford, Inglaterra. p. 85-110.

