

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

**UNIDAD IZTAPALAPA
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD**



**“DISTRIBUCIÓN, PREFERENCIAS DE FORRAJE Y DISPERSIÓN DE
SEMILLAS POR AVES FRUGÍVORAS EN ESTADOS SUCESIONALES DE
BOSQUE TROPICAL SECO EN LA CUENCA DEL BALSAS DE GUERRERO”**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD**

P R E S E N T A

ROBERTO CARLOS ALMAZÁN NÚÑEZ

CODIRECTORES DE TESIS:

**DR. PABLO CORCUERA MARTÍNEZ DEL RÍO
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**

ASESOR:

DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS

MÉXICO, D.F.

28 DE NOVIEMBRE DE 2013

El Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACYT y cuenta con el apoyo del mismo Consejo con el convenio PFP-20-93.

El H. Jurado designado por la Comisión del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana (Unidades Cuajimalpa,

Iztapalapa, Xochimilco)

aprobó la Tesis que presentó:

ROBERTO CARLOS ALMAZÁN NÚÉZ

El día 28 de Noviembre de 2013

Sinodales:

Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río (Presidente)

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga (Secretaria)

Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns (Vocal)

Dr. Pedro Luis Valverde Padilla (Vocal)

Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez (Vocal)

COMITÉ TUTORAL

CODIRECTORES DE TESIS

Dr. Pablo Corcuera Martínez del Río

Pofesor Investigador

Departamento de Biología

Unidad Iztapalapa

Universidad Autónoma Metropolitana

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga

Profesora Investigadora

Laboratorio de Ecología, UBIPRO

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Universidad Nacional Autónoma de México

ASESOR

Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns

Profesor Investigador

Departamento de Ecología Evolutiva

Instituto de Ecología

Universidad Nacional Autónoma de México

SINODALES

Dr. Pedro Luis Valverde Padilla

Pofesor Investigador

Departamento de Biología

Unidad Iztapalapa

Universidad Autónoma Metropolitana

Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez

Profesor Investigador

Laboratorio de Ecología, UBIPRO

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Universidad Nacional Autónoma de México

DEDICATORIAS

A mis queridos padres **Ángel e Irma**, por todo el apoyo incondicional que he recibido no sólo en esta etapa de mi vida, sino también en mis momentos de mayor irracionalidad. Gracias a su perseverancia, su ejemplo, guía y lucha constante de superación he podido forjar valores que espero siempre llevar ¡Los quiero mucho!

Con amor a **América**, mi esposa, por todo el apoyo brindado durante la realización de este proyecto y que ahora, por fin se ha consumado. Los logros son en conjunto, y este, es de ambos. Gracias por comprender mis ausencias, por alentarme cuando lo necesité, por el café de la medianoche y por compartir el sueño de ser mejores cada día ¡Es hora de celebrar!

Esta obra lleva una dedicatoria muy especial para mi hija **Ana Regina**, con quién comparto los mejores momentos de mi vida y que en cada palabra escrita en este documento, fue quien sostuvo mi pulso. El simple hecho de verla sonreír me da la fuerza y motivación necesaria para continuar ante cualquier circunstancia. A pesar de su corta edad, comprende las a veces largas ausencias de su “papi”, y desde donde estoy, siempre llevo conmigo una dosis de inspiración por saber que estos esfuerzos y logros, son también de ella ...¡Te amo hija!

A mis hermanos **Jorge Ángel y Karla Lisely**, de quienes guardo los mejores recuerdos de nuestra infancia y juventud. Como no recordar aquellos momentos en los que sentados a la mesa, nos expresábamos a nuestra manera el sentimiento de hermandad que nos unía con palabras tan simples como: caña, calabaza y patrón (seguro me entenderán). Aunque la expresión sentimental es lo que menos nos caracteriza, siempre los llevo en el corazón.

A mi abuelita **Cayita**, por la dicha de tenerla aún conmigo y quién ha sido testigo de los momentos más importantes de mi vida, y este sin duda, es uno de ellos. También gracias a mi abuelita **Beta**, de quién lamento ya no esté entre nosotros para compartir estos logros.

A mis queridos sobrinos **Axel, Renata, Angélica** y la ya próxima **Valentina**, como una muestra de que las cosas se pueden lograr si se las proponen con decisión.

Al cuñado **Fidel** por su siempre buena disposición y camaradería.

A quién me ha hecho entender que los títulos que realmente valen son los que te da la vida y que esos solo se consiguen con amor, respeto y gratitud...¡GRACIAS!

Por último, a esas noches en las que trabajar con una buena taza de café y escuchando Jazz, se convirtieron en todo un deleite...costó, vaya que costó ¡pero he aquí el fruto de esas noches!

AGRADECIMIENTOS

La consecución de este trabajo estuvo acompañada de la intervención y apoyo de muchas personas. Varias de ellas, dedicaron parte de su valioso tiempo en expresarme ideas, observaciones, comentarios, correcciones y hasta regaños, que seguro estoy, han servido para moldear mi desarrollo profesional. Otras, contribuyeron de manera importante en mi vida como estudiante, ciclo que cierro, pero no el del aprendizaje diario que ese nunca termina. Este es el momento para expresarles mi más sincero agradecimiento, por ello, espero no omitir a nadie y de suceder así, aclaro que escapó de mi voluntad.

*En primera instancia quiero agradecer al Dr. **Pablo Corcuera** por todo el apoyo brindado en la realización de esta investigación, por su valioso tiempo invertido, su preocupación por llevar a buen curso el proyecto, por las llamadas constantes, por las muchas asesorías a corta y larga distancia, por transmitirme varios de sus conocimientos en el campo de la ecología y la estadística, pero particularmente, por ese don de gente que lo caracteriza ¡Muchas gracias doc!*

*A la Dra. **María del Coro Arizmendi** de quién aún recuerdo sus palabras cuando le expuse de inicio mi proyecto doctoral: “no te va alcanzar la vida”. Lo acotamos y me alcanzó. Gracias Coro por tu gentileza, por transmitirme parte de tus conocimientos, por aceptar formar parte de este proyecto y codirigirlo y por tu gran calidad académica y humana.*

*Al Dr. **Luis Eguiarte** por formar parte de mi comité tutorial y por sus contribuciones siempre objetivas que mejoraron y por mucho el contenido de este trabajo, pero también por abrirme el panorama de lo que se puede hacer en el futuro inmediato. Además, reafirmó mi idea de que la excelencia académica no está peleada con la sencillez, que es sin duda, uno de los atributos que lo caracteriza.*

*A mis sinodales los doctores **Héctor Godínez** y **Pedro Luis Valverde** por el tiempo invertido en las correcciones y los comentarios siempre oportunos que sirvieron para la mejora sustancial del proyecto.*

*La Dra. **María Ramos Ordoñez** fue cómplice en gran medida de este trabajo y su ayuda fue determinante para que pudiera comprender varios aspectos relacionados con el proceso de dispersión de semillas de *Bursera*. Gracias por atender siempre a mis dudas María, estoy en deuda y espero pronto saldarla.*

*No quiero pasar por alto la oportunidad de agradecer el apoyo que siempre me brindó el Dr. **Adolfo Navarro**, con quién comencé mi formación profesional hasta lograr mis primeros “pininos” en este fabuloso campo de la ornitología ¡Mi eterno agradecimiento Adolfo! Asimismo, a quiénes considero han sido también mis mentores, pero mejor aún, los considero mis amigos, los doctores **Octavio Rojas**, **Fernando Puebla**, **Luis Sánchez González** y **César Ríos**, además de la M. en C. **Gaby Deras** y el Biol. **Samuel López** (Sam) de quienes tuve la enorme fortuna de conocerlos y aprovechar mucho de sus conocimientos durante mi estancia en el Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM.*

*Aunque ya tiene rato que no los veo, siempre estaré agradecido con **Fernando Urbina** y **César Jiménez Piedragil**, profesores e investigadores de la Universidad de Morelos y quiénes me dejaron un fuerte aprendizaje sobre el trabajo en campo y el muestreo con las aves. Ni que decir de mis amigos la Dra. **Jill Deppe** y el cuasi doc **Antonio Celis**, por confiar en mi en su momento y permitir que colaborara en algunos de sus proyectos, mismos que me permitieron ampliar mi panorama de lo que se puede hacer con las aves desde el punto de vista de la ecología.*

*Este trabajo se benefició de la muy, pero muy valiosa participación en el campo de **Oscar Nova** (el cuñao), **Roberto** (tamagoshi), **Trinidad** (doña Ru), **Jeraldin** (chiapameca 1), **Noemí** (chiapameca 2), **Brenda** (la de los yucles), **Pablo** (el dangerous) y **Jaili** (la nueva víctima), alumnos que con el tiempo, se convirtieron en mis amigos y que logramos acumular, además de mugre, cansancio y piquetes de avispa, experiencias y muchas vivencias que estoy seguro permanecerán grabadas en nuestra memoria.*

*A las nuevas adquisiciones, mis alumnos de origen costeño: **Nefris, Charly, Liliana, Antonio, Génesis y Luceli**, quienes con su entusiasmo e interés aligeran el trabajo de campo. Espero no echarlos a perder, o peor aún, que no me echen a perder a mí.*

*A los compañeros, colegas y amigos de la UAM (**Alberto, Gregory y Everardo**) y de la UNAM (**Ana, Leopoldo y Ricardo**) por compartir conocimientos y charlas que siempre fueron enriquecedoras.*

*La participación de varios estudiantes de la licenciatura en biología de la Universidad Autónoma de Guerrero fue crucial para el desarrollo del Capítulo 1 de esta tesis, particularmente con el muestreo de la vegetación. El Dr. **Ángel Almazán** aportó también ideas para la implementación de la metodología referente a este Capítulo.*

*Agradezco a la **Dra. María Jesús Ferrara**, coordinadora del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud por el apoyo recibido.*

*Agradezco infinitamente a la Universidad Autónoma Metropolitana (casa abierta al tiempo), por darme la oportunidad de cumplir esta meta y por el apoyo económico para salidas de campo y asistencia a congresos. A los proyectos DGAPA-PAPIIT No. IN217511, IN210908 y CONABIO HQ008 de la Dra. **María del Coro Arizmendi**, de los que obtuve también financiamiento para las salidas de campo.*

Al CONACYT por la beca otorgada para culminar mis estudios de doctorado (No. 165552) y al Instituto de Ciencia y Tecnología del Distrito Federal que en convenio con la Universidad Autónoma Metropolitana me otorgaron una beca para la conclusión de la presente tesis.

A la Universidad Autónoma de Guerrero, y muy particularmente a los directivos de las Unidades Académicas de Ciencias Químico-Biológicas y de Ciencias Ambientales por darme la oportunidad de forma parte de esta, mí querida Universidad.

*A los pobladores de Xochipala, de los que pude comprobar el vasto conocimiento que tienen sobre sus plantas y animales. Mi agradecimiento especial a don **Mariano**, un excelso conocedor de las plantas de la región, don **Edmundo** por brindarnos apoyo con el alojamiento y doña **Guadalupe** por prepararnos el alimento. Mil gracias...*

RESUMEN

El cambio del uso del suelo ha afectado las interacciones entre las aves frugívoras y las plantas, así como los procesos de dispersión de semillas. En la actualidad, grandes extensiones de bosques tropicales secos de Mesoamérica se han reducido a pequeños parches en distintos estados de sucesión. Es por esto que analizar la dinámica de las comunidades en estos ambientes constituye un campo de investigación de interés en ecología y conservación. Este estudio se centró en evaluar los cambios en la estructura de las comunidades de plantas y su influencia en la distribución, las preferencias de forrajeo y la dispersión de semillas de aves frugívoras en tres estados de sucesión (temprano, intermedio y maduro) en un bosque tropical seco. Los resultados mostraron que la presencia de aves frugívoras aumenta en etapas intermedias y maduras, producto de la mayor complejidad de la vegetación, y por la presencia de árboles de *Bursera*, que durante la estación seca del año presentan gran disponibilidad de frutos maduros. Las aves frugívoras migratorias están presentes en todas las etapas de sucesión, aunque son más frecuentes en etapas tempranas. La remoción de frutos y consecuente dispersión por estas especies contribuye a la recuperación de la vegetación en estos sitios. Los resultados de las preferencias de forrajeo confirmaron la relación entre las aves frugívoras y las especies de *Bursera*. En general los frutos de *Bursera* y muy particularmente los de *B. longipes* se consumen en abundancia en la época seca, y las aves dispersoras legítimas son las que usan más frecuentemente este recurso. Por otro lado, varios frugívoros de tamaño relativamente grandes y de picos fuertes se asociaron con plantas zoócoras con frutos grandes y pequeños con semillas duras. Del total de aves frugívoras, en las etapas tempranas solo *Myiarchus cinerascens* tuvo una contribución importante a la dispersión de semillas de *B. longipes*. En las intermedias, *M. nuttingi*, *M. tyrannulus*, *M. cinerascens* y *Melanerpes chrysogenys* fueron los dispersores más efectivos. En las etapas maduras *Myiodynastes luteiventris* también fue un dispersor legítimo eficiente, además de las anteriores. Es necesario realizar más estudios que analicen el tiempo de establecimiento de los individuos de esta y otras especies de plantas hasta que sean adultos reproductivos para comprender mejor la dinámica demográfica de las plantas y su interacción con las aves frugívoras.

Palabras clave: aves frugívoras, sucesión, bosque tropical seco, *Bursera*, plantas de reclutamiento, dinámica poblacional.

ABSTRACT

Changes in land use have modified the interactions between frugivorous birds and plants, as well as the processes of seed dispersal. Today, many Mesoamerican tropical dry forests have been reduced to small patches in different stages of succession. This is the main reason why it is necessary to conduct further analysis on the community dynamics in these environments. The present study was focused on the changes in the structure of plant communities and their influence on the distribution of foraging preferences and seed dispersal of frugivorous birds in three successional stages (early, intermediate and mature) in a tropical dry forest. The results showed that the presence of frugivorous birds increased in intermediate and mature stages due to the increased complexity of the vegetation, and the abundance of *Bursera* drupes that are consumed by frugivore birds during the dry season. Migratory frugivorous birds are present in all stages of succession, but are more common in early stages. The fruit removal by these species and consequent dispersion contributes to the recovery of vegetation in these sites. The results of the foraging preferences confirmed the relationship between frugivorous birds and species of *Bursera*. Generally *Bursera* fruits and particularly those of *B. longipes* are widely consumed during the dry season and the legitimal dispersers are birds who frequently use this resource. Furthermore, frugivorous various with relatively large size and strong bills were associated with plants that produce large and small fruits with hard seeds. In the early stages only *Myiarchus cinerascens* had an important contribution to the seed dispersal of *B. longipes*. In the in the intermediate stages *M. nuttingi*, *M. tyrannulus*, *M. cinerascens* and *Melanerpes chrysogenis* were the moste efficient dispersers and these four, together with *Myiodynastes luteiventris* where the most efficient seed dispersers in mature forests. Further research on the time of establishment of individuals of this and other plant species until they are reproductive adults is needed to better understand the population dynamics of plants and their interaction with frugivorous birds in tropical dry forests.

Keywords: fruit-eating birds, succession, tropical dry forest, *Bursera*, recruitment plants, population dynamics.

ÍNDICE

RESUMEN.....	V
ABSTRACT.....	VI
ÍNDICE.....	VII
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
LITERATURA CITADA.....	5
ANTECEDENTES.....	10
<i>La sucesión ecológica secundaria y su influencia en el bosque tropical seco.....</i>	<i>10</i>
<i>El papel de la sucesión secundaria en la distribución de aves frugívoras, dispersión de semillas y regeneración del bosque tropical seco.....</i>	<i>13</i>
LITERATURA CITADA.....	16
OBJETIVOS.....	22
<i>General.....</i>	<i>22</i>
<i>Específicos.....</i>	<i>22</i>
HIPÓTESIS.....	23
ÁREA DE ESTUDIO.....	24
<i>Sitios de muestreo.....</i>	<i>24</i>
LITERATURA CITADA.....	30
CAPÍTULO 1.....	31
CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN, DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE PLANTAS LEÑOSAS EN ESTADOS SUCESIONALES DE BOSQUE TROPICAL SECO	
CAPÍTULO 2.....	56
DISTRIBUCIÓN DE UNA COMUNIDAD DE AVES FRUGÍVORAS EN UN GRADIENTE SUCESIONAL DE BOSQUE TROPICAL SECO	
CAPÍTULO 3.....	84

PREFERENCIAS DE FORRAJEO POR AVES FRUGÍVORAS EN PLANTAS ZOÓCORAS DE UN GRADIENTE SUCESIONAL SECO

CAPÍTULO 4 112

DISPERSIÓN PRIMARIA DE SEMILLAS DE *BURSERA LONGIPES* POR AVES FRUGÍVORAS EN UN GRADIENTE SUCESIONAL SECO

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES..... 143

LITERATURA CITADA..... 147

ANEXO 1 152

ANEXO 2 156

INTRODUCCIÓN GENERAL

El incremento de las presiones antropogénicas sobre los bosques tropicales secos (BTS) ha causado intensas perturbaciones ecológicas, quedando en la actualidad un mosaico de fragmentos de bosques, principalmente en estados sucesionales secundarios (Janzen 1986, Maas 1995, Quesada *et al.* 2009). Tan sólo en Latinoamérica se ha estimado que más del 60% del BTS ha sido destruido, producto de la conversión en áreas agropecuarias (Miles *et al.* 2006, Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeita 2010). Como resultado, la estructura, función y los servicios de estos ecosistemas han sido afectados (Maas *et al.* 2005), además de que muchas de las interacciones bióticas (polinización, dispersión de semillas) pueden desacoplarse (Cordeiro y Howe 2003), impidiendo la recuperación del BTS en áreas agrícolas abandonadas (Kennard *et al.* 2002, Vieira y Scariot 2006). Además, la intensidad, la extensión y la frecuencia de las perturbaciones generalmente influyen en la regeneración de los bosques, debido a que cuando este tipo de factores son extremos, el banco de semillas del suelo es eliminado (Uhl 1987, Sabogal 1992, Chazdon *et al.* 2007). Así, la dispersión biótica de semillas en bosques donde las condiciones son adversas (i.e., dosel abierto, baja densidad de plantas) puede contribuir a su regeneración (Uhl 1987).

La dispersión de semillas conforma una parte integral de los procesos regenerativos y sucesionales en los BTS (Quesada *et al.* 2009). En este tipo de ambientes, además de los factores microclimáticos, la dispersión biótica ejerce una influencia en la colonización exitosa, y por ende en la composición y abundancia de las comunidades de plantas (Maluf de Souza y Ferreira 2004). Se ha sugerido, al menos para las etapas sucesionales tempranas, que la anemocoria es el mecanismo de dispersión más importante (Uhl 1987). Sin embargo, en una revisión reciente de más de 500 estudios, se demostró que en promedio en los BTS aproximadamente el 43% de la dispersión de semillas ocurre por zoocoria, y el resto por anemocoria y autocoria (Quesada *et al.* 2011). Este porcentaje es menor al que ocurre en los bosques tropicales húmedos (Bullock 1995, Jordano 2001), donde se ha propuesto que la producción de frutos carnosos es mayor debido en parte a la alta precipitación y humedad (Poulin *et al.* 1994).

Aunado a los factores adversos que representan etapas sucesionales que han resultado de una perturbación en la dinámica demográfica de las plantas, las semillas que son dispersadas deben enfrentar otros factores limitantes relacionados con el clima (e.g.,

escasa precipitación; Padilla y Pugnaire 2006). En este sentido, en estos ambientes el establecimiento de nuevos individuos en el ciclo de vida de una planta es una de las etapas más críticas e importantes en su dinámica poblacional (Jordano *et al.* 2004), debido principalmente a factores abióticos, como la desecación del suelo, los altos niveles de radiación solar y temperaturas extremas (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998, Padilla y Pugnaire 2006, Ramos-Ordoñez 2009). Por lo tanto, el establecimiento de los individuos es mayor bajo la protección de plantas nodriza, ya que mejoran las condiciones de crecimiento que en zonas alejadas de ellas (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998). Sin embargo, aunque la importancia de los factores físicos es mayor en las primeras etapas serales, en las tardías también operan, debido a que el follaje no es perenne en la mayoría de las plantas durante la época seca del año (Bullock 1995, Dirzo *et al.* 2011) y es principalmente en esta época que las plantas presentan propágulos que pueden ser dispersados por los frugívoros (Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011).

Entre los principales dispersores de semillas en los BTS se encuentran las aves frugívoras (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). En general este grupo es susceptible a los cambios en la cobertura vegetal, por lo que estas transformaciones afectan negativamente su distribución (Pons y Wendenburg 2005), sus preferencias en el forrajeo de plantas zoócoras (Carlo *et al.* 2007) y la cantidad y calidad de frutos ingeridos y semillas dispersadas en parches con distintos niveles de sucesión (Uhl 1987). Algunas aves son poco tolerantes a las perturbaciones, como ciertos grupos que residen todo el año y que se han especializado en sitios con mejor estado de conservación tanto para alimentación como reproducción (Smith *et al.* 2001). Por el contrario, las especies migratorias constituyen un elemento de especial interés en la regeneración del BTS en las etapas iniciales de sucesión (Chazdon *et al.* 2011, Almazán-Núñez *et al.* sometido) debido a que su distribución a nivel de paisaje incluye parches indistintos o fragmentos de bosques que utilizan como paradas intermedias en sus rutas de migración (Hutto 1985, 1998). Además, en ambientes áridos y semiáridos los frutos de la mayoría de plantas zoócoras fructifican durante la época seca (Ramos-Ordoñez y Arizmendi *et al.* 2011), coincidiendo con la permanencia invernal de estas aves. Para las aves migratorias, el consumo de frutos constituye una fuente primaria de alimento, ya que de éstos obtienen reservas energéticas para continuar rumbo a sus áreas de invernada y regresar después a sus sitios de reproducción (Tellería *et al.* 2005, Ramos-Ordoñez 2009).

Debido a lo prioritario que resulta implementar estrategias de manejo y conservación de los BTS, incluyendo todas sus interacciones bióticas, las evaluaciones acerca de la dispersión de semillas utilizando plantas nativas es de relevancia para

ayudar en la regeneración de este bosque y detener su fragmentación (Ramos-Ordoñez *et al.* 2012). En este sentido, los ecosistemas áridos de la cuenca del Balsas están co-dominados por árboles del género *Bursera*, los cuales presentan un alto grado de endemismo y diversidad en esta región (Rzedowski *et al.* 2005, De-Nova *et al.* 2012), cuyos frutos maduran principalmente a lo largo de la estación seca del año y forman parte de la dieta de varias especies de aves frugívoras (incluyendo géneros como *Myiarchus*, *Vireo*, *Turdus*, entre otros; Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006, Ramos-Ordoñez 2009). La evaluación de la relación entre los frugívoros y este grupo de árboles es de vital importancia para la regeneración en áreas donde la fragmentación ha modificado la composición original del bosque. Aunque este grupo de árboles se considera característico de comunidades maduras o sucesionalmente tardías (Rzedowski y Kruse 1979), su propagación y establecimiento en sitios perturbados permite acelerar la sucesión y ayuda a restablecer la composición natural, que es el objetivo de la restauración ecológica (Andrés-Hernández y Espinosa-Organista 2002).

La presente tesis fue diseñada para evaluar los cambios de la comunidad de aves frugívoras en sitios de BTS con diferente estado sucesional, así como su relación con las plantas zoócoras de la región, particularmente con las del género *Bursera*, las cuales son dominantes y presentan características del síndrome de dispersión por aves (ornitocoria; Van der Pijl 1982). Para contar con un marco teórico referencial más completo sobre el tema, inicialmente se analizaron los cambios de la vegetación leñosa utilizando una cronosecuencia con tres estados sucesionales de bosque tropical seco (temprano, intermedio y maduro). De esta manera, en el primer capítulo titulado “Cambios en la composición, diversidad y estructura de plantas leñosas en estados sucesionales de bosque tropical seco” publicado en la *Revista Mexicana de Biodiversidad*, se intentó dar respuesta a las siguientes interrogantes: 1) ¿De qué manera influye el nivel de sucesión en la comunidad de plantas leñosas? y 2) ¿Es mayor la riqueza de especies en las etapas intermedias de sucesión? Esta segunda pregunta está relacionada con la hipótesis de la perturbación intermedia propuesta por Connell (1978), la cual predice una mayor riqueza en etapas intermedias de sucesión, debido a que en estos sitios las condiciones no son tan adversas como para que varias especies sean eliminadas o bien, para evitar el desplazamiento de especies por competencia.

Asimismo se analizó la distribución de las aves frugívoras mediante la relación con la comunidad de plantas en los tres estados sucesionales, tema que se aborda en el segundo capítulo titulado “Distribución de la comunidad de aves frugívoras en un gradiente sucesional de bosque tropical seco”, aceptado para su publicación en la revista

Journal of Tropical Ecology. Aquí se intentó responder a los siguientes cuestionamientos: 1) ¿De qué manera la abundancia, dominancia y riqueza de especies varían en relación con el tamaño de los fragmentos, complejidad de la vegetación y cobertura de árboles de *Bursera* spp., que son la fuente de frutos más importante durante la estación seca?, 2) ¿Cómo es que la riqueza y la abundancia de las diferentes categorías de frugívoros varía en relación a estas variables?, 3) ¿Qué especies están más asociadas con las características específicas de la vegetación o etapas sucesionales?, 4) ¿Cómo es que la estación del año afecta estas asociaciones?

Al igual que la perturbación afecta la distribución de las aves frugívoras (Githiru *et al.* 2002), ésta también modifica las preferencias de forrajeo de las aves por algunos frutos y, por lo tanto, afecta las interacciones (Morrison *et al.* 1987, Gomes *et al.* 2008). En el tercer capítulo “Preferencias de forrajeo por aves frugívoras en plantas zoócoras de un gradiente sucesional seco”, se explica la relación y las preferencias de forrajeo que la comunidad de aves frugívoras tiene sobre este tipo de plantas en el gradiente sucesional, donde se muestran las asociaciones individuales de las aves con respecto al diámetro de los frutos y a la consistencia de las semillas. Las preguntas que se plantearon para esta etapa del proyecto fueron las siguientes: 1) ¿Cuáles son los frutos más consumidos en el gradiente sucesional?, 2) ¿Qué tan importante es la abundancia de las plantas zoócoras en el consumo de sus frutos por los frugívoros a lo largo del gradiente?, 3) ¿De qué manera influye el tamaño del fruto en el forrajeo por los diferentes grupos de frugívoros?

La contribución efectiva que las aves frugívoras hacen en el proceso de dispersión de semillas es medida como el número de adultos reproductivos obtenidos a partir del número de semillas que dispersa un frugívoro (Schupp 1993, Schupp *et al.* 2010). En otras palabras, la efectividad es el parámetro que explica de forma precisa el beneficio que obtienen las plantas por parte de un dispersor (Calviño-Cancela y Martín-Herrero 2009, Calviño-Cancela 2011). No obstante, en los bosques tropicales secos no existe una relación directa entre los cambios en la comunidad de frugívoros y la dispersión de semillas en diferentes estados sucesionales (Quesada *et al.* 2009). Investigaciones en este campo son necesarias para desarrollar programas de restauración efectivos. Este tipo de información se plasma en el cuarto capítulo “Dispersión primaria de semillas de *Bursera longipes* por aves frugívoras en un gradiente sucesional seco” y, en éste se analizan las interacciones entre las aves frugívoras y *B. longipes*, un árbol endémico de la cuenca del Balsas y de amplia dominancia en el área de estudio (Almazán-Núñez *et al.* 2012). Con ello, se obtuvo un marco de referencia sobre el tipo de interacciones existentes sobre dispersión en sitios con diferente estado sucesional. Las interrogantes

planteadas fueron: 1) ¿Existen diferencias en la cantidad de semillas dispersadas en los tres sitios con diferente estado sucesional? 2) ¿Cuál es el efecto del paso de las semillas por el sistema digestivo de las aves? 3) ¿Qué plantas nodriza son las más utilizadas para la percha y dispersión de semillas por los frugívoros y por ende, consecuente reclutamiento de individuos de *B. longipes*?

LITERATURA CITADA

- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. 2012. Changes in composition, structure and diversity of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.
- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. sometido. Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in a dry tropical forest in southwestern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*
- Ándres-Hernández, A. R. y D. Espinosa-Organista. 2002. Morfología de plántulas de *Bursera Jacq. ex L.* (Burseraceae) y sus implicaciones filogenéticas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 70:5-12.
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest. Pp. 277-303. In S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, UK.
- Calviño-Cancela, M. 2011. Simplifying methods to assess site suitability for plant recruitment. *Plant Ecology* 212:1375-1383.
- Calviño-Cancela, M. y J. Martín-Herrero. 2009. Effectiveness of a varied assemblage of seed dispersers of a fleshy-fruited plant. *Ecology* 90:3503-3515.
- Carlo, T. A., J. E. Aukema y J. M. Morales. 2007. Plant-frugivore interactions as spatially explicit networks: integrating animal foraging and fruiting plant spatial patterns. Pp. 369-390 In A. Dennis, E. Schupp y D. Wescott (Eds.) *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. CABI Oxford, UK.
- Chazdon, R., S. Letcher, M. Van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 362:273-289
- Chazdon, R. L., C. A. Harvey, M. Martínez-Ramos, P. Balvanera, K. E. Stoner, J. E. Schondube, L. D. Avila-Cabadilla y M. Flores-Hidalgo. 2011. Seasonally dry tropical

- forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica. Pp. 195-219. *In* R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds.). Seasonally dry tropical forest: ecology and conservation. Island Press, Washington D.C.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Cordeiro, N. J. y H. F. Howe. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *PNAS* 24:14052-14056.
- De-Nova, A., R. Medina, J. C. Montero, A. Weeks, J. A. Rosell, M. E. Olson, L. E. Eguiarte y S. Magallón. 2012. Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forest: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist* 193:276-287
- Dirzo, R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (eds.). 2011. Seasonally dry tropical forests. Ecology and conservation. Island Press. USA.
- Githiru, M., L. Lens, L. A. Bennur y C. P. Ogot. 2002. Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. *Oikos* 96:320-330.
- Godínez-Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39:21-31.
- Godínez-Álvarez, H. O., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83:2617-2629.
- Gomes, V. S. M., B. A. Loiselle y M. A. Alves. 2008. Birds foraging for fruits and insects in shrubby resting vegetation, southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 8:21-31
- Hutto, R. L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. Pp. 455-476. *In* M. L. Cody (Ed.). Habitat selection in birds. Academic Press Inc, USA.
- Hutto, R. L. 1998. On the importance of stopover sites to migrating birds. *Auk* 115:823-825.
- Janzen, D. H. 1986. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137. *In* E. O. Wilson (Ed.). Biodiversity. National Academic Washington, D.C., EEUU.
- Jordano, P. 2001. Conectando la ecología de la reproducción con el reclutamiento poblacional de especies leñosas Mediterráneas. Pp. 183-211. *In* R. Zamora y F.

- Pugnaire (Eds.). Aspectos funcionales de los ecosistemas Mediterráneos. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.
- Jordado, P., F. Pulido, J. Arroyo, J. L. García-Castaño y P. García-Fayos. 2004. Procesos de limitación demográfica. Pp. 229-248. *In* F. Valladares (Ed.). Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Kennard, D. K., K. Gould, F. E. Putz, T. S. Fredericksen y F. Morales. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162:197-208.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp. 399-422. *In* S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, UK.
- Maass, J., P. Balvanera, A. Castillo, G. C. Daily, H. A. Mooney, P. Ehrlich, M. Quesada, A. Miranda, V. J. Jaramillo, F. García-Oliva, A. Martínez-Yrizar, H. Cotler, J. López-Blanco, A. Pérez-Jiménez, A. Búrquez, C. Tinoco, G. Ceballos, L. Barraza, R. Ayala y J. Sarukhán. 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society* 10(1):17.
- Maluf de Souza F. y J. L. Ferreira. 2004. Restoration of seasonal semideciduous forest in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management* 191:185-200.
- Miles, L., A. Newton, R. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, J. Gordon, J. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491-505.
- Morrison, M. L., K. A. With, I. C. Timossi, W. M. Block y K. A. Milne. 1987. Foraging behaviour of bark-foraging birds in the Sierra Nevada. *Condor* 89:201-204.
- Ortiz-Pulido, R. y V. Rico-Gray. 2006. Seed dispersal of *Bursera fagaroides* (Burseraceae): the effect of linking environmental factors. *Southwestern Naturalist* 51:11-21.
- Padilla, F. M. y F. I. Pugnaire. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:196-202.
- Pons, P. y C. Wendenburg. 2005. The impact of fire and forest conversion into savanna on the bird communities of west Madagascan dry forest. *Animal Conservation* 8:183-193.

- Portillo-Quintero, C. A. y G. A. Sánchez-Azofeita. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143:144-155.
- Poulin, B., G. Lefebvre y R. McNeil. 1994. Characteristics of feeding guilds and variation in diets of birds species of three tropical sites. *Biotropica* 26: 187-197.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeita, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, B. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Quesada, M., F. Rosas, R. Aguilar, L. Ashworth, V. M. Rosas-Guerrero, R. Sayago, J. A. Lobo, Y. Herrerías-Diego y G. Sánchez-Montoya. 2011. Human impacts on pollination, reproduction, and breeding systems in tropical forest plants. Pp. 173-194. *In* R. Dirzo, H. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds.). *Seasonally dry tropical forests. Ecology and conservation*. Island Press, USA.
- Ramos-Ordoñez, M. F. 2009. Dispersión biótica de semillas y caracterización de frutos de *Bursera morelensis* en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado. FES Iztacala, UNAM. México, D.F.
- Ramos-Ordoñez, M. F. y M. C. Arizmendi. 2011. Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments* 75:757-762.
- Ramos-Ordoñez, M. F., M. C. Arizmendi y J. Márquez-Guzmán. 2012. The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB PLANTS* doi:10.1093/aobpla/pls027.
- Rzedowsky, J. y H. Kruse. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28:103-116.
- Rzedowski, J., R. Medina y G. Calderón de Rzedowski. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana* 70:85-111.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* 3:407-416.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15-29.
- Schupp, E. W., P. Jordano y J. M. Gómez. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333-353.

- Smith, A. L., J. Salgado-Ortiz y R. J. Robertson. 2001. Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatan peninsula, Mexico. *Biotropica* 33:153-170.
- Tellería, J. L., A. Ramírez y J. Pérez-Tris. 2005. Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: shedding light on patterns to preserve processes. *Biological Conservation* 124:493-502.
- Uhl, C. 1987. Factor controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407.
- Van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal of higher plants. Springer, Berlin, Heidelberg and New York.
- Vieira, D. L. M. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoracion Ecology* 14:11-20.

ANTECEDENTES

La sucesión ecológica secundaria y su influencia en el bosque tropical seco

Las actividades humanas y las presiones que ejercen sobre los ecosistemas naturales han disminuido la cobertura de los bosques a nivel mundial y, en consecuencia, su estructura, función y servicios ecológicos (Whitmore 1997, Dirzo *et al.* 2011). El principal cambio asociado a la perturbación de los bosques y particularmente en el neotrópico, son las actividades agrícolas y/o ganaderas (Quesada *et al.* 2009). Una vez que estas áreas dejan de ser utilizadas o son abandonadas, comienza un proceso de recuperación natural, el cual consiste en un cambio gradual de sus componentes, usualmente primero los abióticos y luego los bióticos. A este proceso se le denomina sucesión secundaria (Walker *et al.* 2007).

Los orígenes en la concepción de la sucesión fueron descritos durante los primeros años del siglo XX (Cowles 1901, Clements 1916) y a partir de entonces, se publican diferentes estudios (Gleason 1926, Tansley 1935, Whittaker 1953). Las concepciones fundamentales que han influido sobre la sucesión han girado en torno a la posición holística vs reduccionista (Walker *et al.* 2007). En un sentido holístico, Clements (1916) planteó un modelo en el que la sucesión empieza con la llegada de especies pioneras, que modifican condiciones tanto abióticas como bióticas. De acuerdo con esta hipótesis, este tipo de especies facilitan el establecimiento posterior de nuevas especies y así sucesivamente, hasta alcanzar el clímax de la comunidad, determinado por las condiciones climáticas predominantes (hipótesis del monoclímax).

Una década después, Gleason (1927) además de hacer severas críticas a la hipótesis Clementsiana, propuso una idea más reduccionista, la cual supone que la sucesión depende más del comportamiento fisiológico y de la estructura morfológica de cada planta, es decir que la sustitución de especies en el proceso de sucesión no tiene una secuencia determinada, ya que cada especie responde de manera específica a las interacciones bióticas y abióticas del hábitat. Por lo tanto, las comunidades tienen un carácter más individualizado, menos predecible y, por ende, no convergen en el clímax climático (teoría individualista).

En este mismo período, la teoría del policlímax, propuesta por Tansley (1935) representa una tercera teoría sucesional y representó el inicio de un puente entre ambos enfoques (monoclímax e individualismo). Esta teoría formaliza la idea de que durante la sucesión, la convergencia florística es solamente parcial y que es posible identificar

diferentes comunidades de clímax en un área, como las reguladas por el suelo, la topografía, pastoreo de animales, entre otros factores bióticos y abióticos.

Whittaker (1953) por su parte propuso una variante del policlímax (hipótesis del patrón del clímax). Esta hipótesis hizo énfasis en que una comunidad natural se adapta a un patrón global de factores ambientales, en los cuales existe incendios, viento y otros factores abióticos y bióticos. En 1954, Egler presentó dos modelos de sucesión. El primer modelo, denominado florística de relevo, que consiste en el reemplazo de una comunidad vegetal por otra está influido por la hipótesis del monoclímax. El segundo, conocido como composición florística inicial, establece que las diferentes especies características de una comunidad se encuentran desde el inicio del proceso de sucesión en forma de semillas o propágulos, cada una con tasas diferenciales de establecimiento, crecimiento, reproducción y supervivencia a través del tiempo. Es decir, la composición y estructura de la comunidad varía gradualmente sin un reemplazo total de una comunidad por otra (Collins *et al.* 1995, Norden *et al.* 2009).

Connell y Slatyer (1977) reformularon varios de los modelos e ideas sobre la sucesión. Estos autores presentaron tres mecanismos e hipótesis sobre como la sucesión debe proceder: facilitación, tolerancia e inhibición. Los tres modelos suponen que la composición inicial de la comunidad es determinada por especies pioneras que producen numerosas semillas, que germinan en etapas tempranas y crecen rápidamente. La manera en cómo difieren los modelos, es de acuerdo a como procedió la sucesión. En el mecanismo de facilitación, las especies pioneras (de sucesión temprana) llegan al sitio y modifican las condiciones ambientales, haciéndolo adecuado para las especies que más tarde las reemplazarán. El mecanismo de tolerancia postula que las especies tardías logran establecerse junto a las pioneras y su crecimiento es lento y, eventualmente, reemplazarán a las especies pioneras coexistiendo durante un tiempo. Por último, el modelo de inhibición es el mecanismo por el cual las especies tardías logran establecerse, pero no pueden llegar al estado adulto debido a la existencia de las tempranas.

En cualquiera de las hipótesis antes planteadas, la dispersión biótica de semillas constituye una parte fundamental de los procesos sucesionales y regenerativos (Quesada *et al.* 2009). En este sentido es que en años recientes la búsqueda por contar con una teoría unificada sobre la sucesión ha pasado a un plano secundario, ya que la atención se ha centrado en los mecanismos de cambio de las comunidades de plantas y animales bajo diferentes enfoques experimentales (Agee 1995, Walker *et al.* 2007). De esta manera y aunado a la severa crisis ecológica que se vive a escalas planetarias por las presiones

que ejercen las actividades humanas sobre el medio (Crutzen 2002), recientemente se ha analizado el efecto en la sucesión de las perturbaciones y su dinámica en las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas (Chazdon *et al.* 2007, 2011). Por otra parte, debido a que la dinámica sucesional depende del tipo de disturbio, los estudios que analizan estos aspectos desempeñan un papel importante como posibles herramientas para obtener un marco de referencia deseado en la restauración de los ecosistemas (Bongers *et al.* 2009).

Bajo esta perspectiva, y de acuerdo con la teoría ecológica antes mencionada, se han propuesto diferentes enfoques para estudiar la sucesión: estudios a largo plazo, estratigrafía, palinología, reconstrucción de sitios, reemplazo de espacio por tiempo y cronosecuencias (Johnson y Miyanishi 2008). Dentro de estos enfoques, la cronosecuencia ha sido uno de los métodos más utilizados (Chazdon *et al.* 2007, Quesada *et al.* 2009), aunque también ha recibido críticas debido a que el principal supuesto asociado a este método es que cada sitio en una cronosecuencia determinada tiene la misma historia de los componentes abióticos y bióticos, lo cual resulta difícil de comprobar y poco probable en términos generales (Quesada *et al.* 2009). Este método utiliza varios sitios de diferentes edades para examinar los cambios sucesionales en la composición de las plantas (Kalacska *et al.* 2004, 2005) y los estudios en los que se ha aplicado han aportado valiosos datos para inferir las tasas de cambio de la vegetación en la regeneración de los bosques tropicales (Chazdon *et al.* 2007), así como en las comunidades animales (Avila-Cabadilla *et al.* 2009).

A pesar de lo anterior y aunado a que en los bosques tropicales secos (BTS) las tasas de deforestación y los constantes cambios en el uso del suelo han avanzado a un ritmo muy acelerado (Sánchez-Azofeita *et al.* 2005, Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeita 2010), los estudios sucesionales en este tipo de ambientes son comparativamente menores a los realizados en las selvas húmedas (Madeira *et al.* 2009, Quesada *et al.* 2009, Stoner y Sánchez-Azofeita 2009). Los BTS presentan una fenología marcadamente estacional, conformada por una larga y severa estación seca, por lo que el crecimiento y la reproducción de las plantas se ve limitado a un período corto de humedad, que también condiciona las posibilidades de germinación de semillas, el establecimiento de plántulas, la regeneración y sus procesos de sucesión natural (Ceccon *et al.* 2006, Vieira y Scariot 2006).

En general, los estudios sobre las comunidades de plantas en los BTS principalmente basados en un enfoque de cronosecuencia en diferentes estados sucesionales han encontrado un incremento progresivo en la riqueza y diversidad de árboles de etapas tempranas a tardías (Kennard 2002, Kalacska *et al.* 2005, Madeira *et*

al. 2009, Almazán-Núñez *et al.* 2012). Sin embargo, otros estudios han encontrado mayor riqueza en bosques secundarios de crecimiento intermedio (e.g., Leirana *et al.* 2009), particularmente analizando arbustos y lianas (González-Iturbe *et al.* 2002, Madeira *et al.* 2009, Sánchez-Azofeita *et al.* 2009), lo que apoya la hipótesis de la perturbación intermedia propuesta por Connell (1978). Esta hipótesis sugiere que en niveles intermedios de perturbación, el número de especies tiende a incrementarse debido a que las condiciones no son tan adversas como para que varias especies sean eliminadas (etapas tempranas), ni tampoco sean desplazadas por competencia como en el caso de etapas maduras (Connell 1978, Bongers *et al.* 2009). En el caso de la estructura de la vegetación, ésta sigue el mismo patrón de la riqueza de árboles (Chapman y Chapman 1990, Kalacska *et al.* 2004, 2005), aunque en algunos casos, los bosques maduros presenten árboles de talla más grande, lo que implica que árboles jóvenes son desplazados, y las etapas intermedias permiten que estos individuos coexistan, por lo que la estratificación y la densidad en las etapas intermedias es mayor (Peet y Christensen 1980, Almazán-Núñez *et al.* 2012).

El papel de la sucesión secundaria en la distribución de aves frugívoras, dispersión de semillas y regeneración del bosque tropical seco

Las aves frugívoras, sus interacciones y, en consecuencia, la dispersión de semillas que estas aves generan, es una parte integral de los procesos sucesionales y regenerativos en los ecosistemas tropicales (Hardwick *et al.* 2004). A pesar de que diferentes estudios han sugerido que la dispersión endozoócora de semillas es menor en los bosques tropicales secos que en los lluviosos (Bullock 1995, Jordano 2001, Vieira y Scariot 2006), más del 40% de la dispersión de semillas en estos ecosistemas se debe a la zoocoria (Quesada *et al.* 2011). El proceso de sucesión en los BTS ocurre a menudo en áreas perturbadas con una matriz de fragmentos y remanentes de bosques de tamaño variable (Quesada *et al.* 2009). La manera en que la fragmentación y la perturbación afectan a grupos de frugívoros particulares tendrán un impacto sobre la dispersión de semillas en áreas bajo sucesión (Uhl 1987, Peña-Claros y De Boo 2002). En este contexto, algunos estudios han mostrado un impacto negativo de la fragmentación y perturbación sobre la comunidad de aves frugívoras en los bosques secos (Ortiz-Pulido *et al.* 2000, Pineda-Diez *et al.* 2012). No obstante, a pesar del incremento de bosques de crecimiento secundario (Maas 1995, Quesada *et al.* 2009, Chazdon *et al.* 2011), solo unos estudios han evaluado

el ensamblaje de aves en el contexto de estados sucesionales en los BTS (Maldonado-Coelho y Marini 2000, Smith *et al.* 2001, Pons y Wendenburg 2005, Chazdon *et al.* 2011), y son menos aún los estudios enfocados estrictamente a las comunidad de aves frugívoras (Ortiz-Pulido *et al.* 2000, Almazán-Núñez *et al.* sometido), que como ya se ha indicado, este tipo de estudios que analizan los cambios sucesionales en la composición de especies han sido más numerosos para las comunidades de plantas (Kalacksa *et al.* 2004, Madeira *et al.* 2009, Almazán-Núñez *et al.* 2012).

En general, al igual que con las plantas leñosas, los estudios con las aves frugívoras que se basan en cronosecuencias bajo diferentes estados sucesionales han encontrado un incremento progresivo en la riqueza y abundancia en las primeras etapas de sucesión a las tardías (Chazdon *et al.* 2011, Almazán-Núñez *et al.* sometido). La explicación más simple a esta respuesta de los frugívoros, es que tanto la abundancia de frutos como la composición de plantas zoócoras es mayor en las etapas maduras. Sin embargo, en los BTS este aspecto no es consistente a lo largo del año, debido a la estacionalidad climática que propicia que la oferta de frutos aumente o disminuya, ocasionando el desplazamiento de los frugívoros a nuevos hábitats donde los recursos son más abundantes (Blake y Loiselle 1991). Algunos autores (e.g., Loiselle y Blake 1994, Chazdon *et al.* 2011, Pineda-Diez *et al.* 2012) han observado que en hábitats de crecimiento secundario estos recursos alimenticios pueden o no necesariamente ser frutos, por lo que muchas aves frugívoras se comportan de manera oportunistas, consumiendo frutos o insectos o cambiando su dieta por otros frutos, como en el caso de los gremios más especializados (i.e., frugívoros estrictos; Pineda-Diez *et al.* 2012). En este sentido, debido a la temporalidad de los frutos, la distribución de las aves frugívoras en las distintas etapas serales se ve modificada de acuerdo con la estación del año (Almazán-Núñez *et al.* sometido), pudiendo existir una riqueza o abundancia de aves muy similar a través de toda la sucesión (Chazdon *et al.* 2011). En adición a lo anterior, el componente migratorio puede aumentar la riqueza de especies en todas las etapas de sucesión debido a que durante su estancia invernal son más flexibles en el uso de los hábitats en comparación con las aves residentes (Hutto 1998, 2008).

El hecho de que una gran cantidad de aves migratorias sean frugívoras oportunistas y se encuentren en bosques tempranos de crecimiento secundario, contribuyen a la dispersión de semillas y en consecuencia a la regeneración de la vegetación leñosa en este tipo de bosques (Galindo-González *et al.* 2000, Tellería *et al.* 2005). Estudios recientes han demostrado y resaltado la importancia de las especies migratorias para los procesos de restauración (Leighton Reid *et al.* 2008, Lindell *et al.*

2012). Hartz *et al.* (2012) puntualizaron que la importancia de las aves migratorias en el aumento y regeneración de los bosques depende tanto de sus hábitos frugívoros como de su capacidad de arribar y atravesar bosques perturbados con el fin de dispersar semillas, siempre que el tiempo de retención (en el paso de las semillas por el sistema digestivo) sea el adecuado para permitir una dispersión eficiente. Con esto, las semillas tienen mayores posibilidades de ser depositadas lejos de la planta parental colonizando nuevos ambientes y reduciendo la competencia conespecífica y la mortalidad ocasionada por patógenos y depredadores (Jordano *et al.* 2011, Obeso *et al.* 2011). Además, muchas semillas requieren de un proceso de escarificación para facilitar su germinación, el cual puede ser obtenido durante el tiempo que es retenida en el sistema digestivo de las aves (Dominguez-Dominguez *et al.* 2006).

Schupp (1993) y Schupp *et al.* (2010) definieron la eficiencia en la dispersión de semillas como una medida del número de adultos reproductivos de una planta obtenidos a partir del número de semillas que dispersa un frugívoro. Jordano y Schupp (2000) distinguen grupos de frugívoros con base en los modos de forrajeo y las consecuencias inmediatas para la dispersión de semillas: dispersor legítimo de semillas, consumidor de pulpa y depredador de semillas. De éstos, los dispersores legítimos conforman el grupo más eficiente en la dispersión, ya que consumen las semillas y las defecan o regurgitan intactas lejos de la planta parental, permitiendo la colonización de la planta en otros sitios (Schupp *et al.* 2002).

Analizar la efectividad de dispersión es uno de los temas centrales en la demografía de plantas (Calviño-Cancela 2011). Sin embargo, su estimación conlleva evaluar los sitios de deposición de semillas adecuados para el reclutamiento de plántulas durante las diferentes etapas de desarrollo hasta que las plantas sean adultos reproductivos (Schupp *et al.* 2010). Este requerimiento metodológico constituye una de las principales limitaciones en los estudios de dispersión (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Godínez-Álvarez y Jordano 2007, Calviño-Cancela 2011), lo cual se ve reflejado en la inexistente información sobre el tema a lo largo de gradientes sucesionales en los bosques tropicales secos (Quesada *et al.* 2009). Por esta razón, estudios que evalúen la dispersión de semillas de los frugívoros a partir de la contribución a la lluvia de semillas (Jordano y Schupp 2000), o bien, con base en el establecimiento de individuos, generalmente en períodos cortos (Rodríguez y Traveset 2007), son vitales para los esfuerzos de conservación y regeneración de estos bosques.

LITERATURA CITADA

- Agee, J. K. 1993. Fire ecology of Pacific northwest forest. Island Press. Washington, D.C.
- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.
- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. Sometido. Distribution of the community of frugivorous birds in a successional gradient in a dry tropical forest in southwestern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*
- Avila-Cabadilla, L. D., K. E. Stoner, M. Henry y M. Y. Alvarez. 2009. Composition, structure y diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258:986-996.
- Blake, J. G. y B. A. Loiselle. 1991. Variation in resource abundance effects capture rates of birds in three lowland habitats in Costa Rica. *Auk* 108:304-326.
- Bongers, F., L. Poorter, W. D. Hawthorne y D. Sheil. 2009. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters* 12:1-8.
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest. Pp. 277-303. *In* S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, UK.
- Calviño-Cancela, M. 2011. Simplifying methods to assess site suitability for plant recruitment. *Plant Ecology* 212:1375-1383.
- Ceccon, E., P. Huante, E. Rincón. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Chapman, C. A. y L. J. Chapman. 1990. Density and growth rate of some tropical dry forest trees: Comparisons between successional forest types. *Bulletin of the Torrey Botanical Society* 117:226-231.
- Chazdon, R., S. Letcher, M. Van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 362:273-289
- Chazdon, R. L., C. A. Harvey, M. Martínez-Ramos, P. Balvanera, K. E. Stoner, J. E. Schondube, L. D. Avila-Cabadilla y M. Flores-Hidalgo. 2011. Seasonally dry tropical forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica. Pp. 195-219. *In* R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds.).

- Seasonally dry tropical forest: ecology and conservation. Island Press, Washington D.C.
- Clements, F. E. 1916. Plant Succession: An analysis of the development of vegetation. Publication 242, Carnegie Institute of Washington. Washington, D.C.
- Collins, S. L., S. M. Glenn y D. J. Gibson. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76:486-492.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Cowles, H. C. 1901. The physiographic ecology of Chicago and vicinity: A study of the origin, development, and classification of plant societies. *Botanical Gazette* 31:73-108, 145–182.
- Crutzen, P. J. 2002. Geology of mankind: the anthropocene. *Nature* 415:23.
- Dirzo, R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (eds.). 2011. Seasonally dry tropical forests. Ecology and conservation. Island Press. USA.
- Dominguez-Dominguez, L. E., J. E. Morales-Mávil y J. Alba-Landa. 2006. Germinación de semillas de *Ficus insipida* (Moraceae) defecadas por tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) y monos arañas (*Ateles geoffroy*). *Revista de Biología Tropical* 54:387-394.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-417.
- Galindo-González, J., S. Guevara y V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693-1703.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:7-26.
- Godínez-Álvarez, H. O., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83:2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H. y P. Jordano. 2007. An empirical approach to analysing the demographic consequences of seed dispersal by frugivores. Pp. 391-406. In A. J.

- Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green y D. A. Westcott (Eds.). Seed dispersal. Theory and its application in a changing world. CAB International, USA.
- González-Iturbe, J. A., I. Olmsted F. Tun-Dzul. 2002. Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management* 167:67-82.
- Hardwick, K., J. R. Healey, S. Elliott, D. Blakesley. 2004. Research needs for restoring seasonal tropical forest in Thailand: accelerated natural regeneration. *New Forest* 27: 285-302.
- Hartz, S. M., G. Carvalho, A. Mendonca-Lima y L. Silva. The potential role of migratory birds in the expansion of *Araucaria* forest. *Natureza y Conservacao* 10:52-56.
- Johnson, E. A. y K. Miyanishi. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* 11:419-431.
- Jordano, P. 2001. Conectando la ecología de la reproducción con el reclutamiento poblacional de especies leñosas Mediterráneas. Pp. 183-211. *In* R. Zamora y F. Pugnaire (Eds.). Aspectos funcionales de los ecosistemas Mediterráneos. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid.
- Jordano, P. y E. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70:591-615.
- Jordano, P., P. M. Forget, J. E. Lambert, K. Böhning-Gaese, A. Traveset y S. J. Wright. 2011. Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biology Letters* 7:321-323.
- Kalacska, M., G. A. Sánchez-Azofeita, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard y D. H. Janzen. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200:227-247.
- Kalacska, M., G. A. Sánchez-Azofeita, J. C. Calvo-Alvarado, B. Rivard y M. Quesada. 2005. Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forest. *Biotropica* 37:486-496.
- Kennard, D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18:53-66.
- Leighton Reid, J., J. B. Harris, L. J. Martin, J. R. Barnett y R. A. Zahawi. 2008. Distribution and abundance of nearctic-neotropical songbird migrants in a forest restoration site in southern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 24:685-688.

- Leirana, J.L., S. Hernández-Betancourt, L. Salinas-Peba y L. Guerrero-González. 2009. Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la selva baja caducifolia espinosa de la reserva de Dzilam, Yucatán. *Polibotánica* 27:53-70.
- Loiselle, B. A. y J. G. Blake. 1994. Annual variation in birds and plants of a tropical second-growth woodland. *Condor* 96:368-380.
- Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pp. 399-422. In S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, UK.
- Madeira, B. G., M. M. Espírito-Santo, S. D. Neto, Y. R. F. Nunes, G. A. Sánchez-Azofeita, G. Wilson y M. Quesada. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201:291-304.
- Maldonado-Coelho, M. y M. A. Marini. 2000. Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *Condor* 102:585-594.
- Norden, N., R. L. Chazdon, A. Chao, Y. Jiang y B. Vélchez-Alvarado. 2009. Resilience of tropical rain forest: tree community reassembly in secondary forest. *Ecology Letters* 12:385-394.
- Obeso, J. R., I. Martínez y D. García. 2011. Seed size is heterogeneously distributed among destination habitats in animal dispersed plants. *Basic and Applied Ecology* 12:134-140.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde y S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32:473-488.
- Peet, R. K. y N. L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43:131-140.
- Peña-Claros, M. y H. De Boo. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* 18:264-274.
- Pineda-Diez, E., J. L. León-Cortés y J. L. Rangel-Salazar. 2012. Diversity of bird feeding guilds in relation to habitat heterogeneity and land-use cover in a human-modified landscape in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 28:369-376.
- Pons, P. y C. Wendenburg. 2005. The impact of fire and forest conversion into savanna on the bird communities of west Madagascan dry forest. *Animal Conservation* 8:183-193.

- Portillo-Quintero, C. A. y G. A. Sánchez-Azofeifa. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143:144-155.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeifa, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, B. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Quesada, M., F. Rosas, R. Aguilar, L. Ashworth, V. M. Rosas-Guerrero, R. Sayago, J. A. Lobo, Y. Herrerías-Diego y G. Sánchez-Montoya. 2011. Human impacts on pollination, reproduction, and breeding systems in tropical forest plants. Pp. 173-194. *In* R. Dirzo, H. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds.). Seasonally dry tropical forests. Ecology and conservation. Island Press, USA.
- Rodríguez-Pérez, J. y A. Traveset. 2007. A multi-scale approach in the study of plant regeneration: Finding bottlenecks is not enough. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 9:1-13.
- Sanchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, J. P. Rodriguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, L. Fajardo, J. A. Gamon y P. Cuevas-Reyes. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica* 37:477-485
- Sanchez-Azofeifa, G. A., M. Kalacska, M. M. do Espirito-Santo, G. W. Fernandez y S. Schnitzer. 2009. Tropical dry forest succession and the contribution of lianas to Wood area index (WAI). *Forest Ecology and Management* 258:941-948.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15-29.
- Schupp, E. W., T. Milleron y S. Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. Pp. 19-33. *In* D. J. Levey, W. Silva y M. Galetti (Eds.). Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. CAB International, Wallingford UK.
- Schupp, E. W., P. Jordano y J. M. Gómez. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333-353.
- Smith, A. L., J. Salgado-Ortiz y R. J. Robertson. 2001. Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatan peninsula, Mexico. *Biotropica* 33:153-170.

- Stoner, K. E. y G. A. Sanchez-Azofeita. 2009. Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: implications for management. *Forest Ecology and Management* 258:903-906.
- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16:284-307.
- Tellería, J. L., A. Ramírez y J. Pérez-Tris. 2005. Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: shedding light on patterns to preserve processes. *Biological Conservation* 124:493-502.
- Uhl, C. 1987. Factor controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407.
- Vieira, D. L. M. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14:11-20.
- Walker, L. R., J. Walker y R. J. Hobbs. 2007. Linking restoration and ecological succession. Springer Science, New York, USA.
- Whittaker, R. H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* 23:41-78.
- Whitmore, T. C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. Pp. 3-12. In W. F. Laurance y R. O. Bierregaard (Eds.). *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

OBJETIVOS

General

- 1) Describir los cambios en la comunidad de aves frugívoras y su contribución relativa en la dispersión de semillas en un gradiente sucesional de bosque tropical seco de la Cuenca del Balsas, Guerrero.

Específicos

- 1) Evaluar la composición, diversidad y estructura de la vegetación leñosa en tres estados sucesionales.
- 2) Estimar la riqueza y abundancia de las aves frugívoras para las dos estaciones del año (secas y lluvias) en el gradiente sucesional.
- 3) Relacionar algunos atributos ecológicos (riqueza, abundancia y dominancia) de aves frugívoras con la estructura de la vegetación y la cobertura del género *Bursera* spp. en dos estaciones del año (secas y lluvias) en el gradiente sucesional
- 4) Evaluar la preferencia de forrajeo de las aves frugívoras en frutos de plantas zoócoras con énfasis en las especies de *Bursera* spp. en el gradiente sucesional.
- 5) Analizar la relación entre las aves frugívoras con el diámetro del fruto de las plantas zoócoras, especialmente en las especies de *Bursera* spp. en el gradiente sucesional.
- 6) Examinar la dispersión primaria de semillas dispersadas de *Bursera longipes* por las aves frugívoras en el gradiente sucesional.

HIPÓTESIS

- 1) Se espera una menor riqueza y una mayor dominancia de pocas especies de plantas en estados tempranos de sucesión vegetal, particularmente de arbustos, ya que el tiempo transcurrido antes de la perturbación no ha permitido el establecimiento de formas de vida arbóreas. Debido a que el estrato arbóreo se incrementa con la edad del bosque, existirá una mayor complejidad estructural en bosques de sucesión madura.

- 2) La distribución de las aves frugívoras varía con la estacionalidad climática. Se espera por lo tanto que la comunidad de aves frugívoras seleccione preferencialmente las etapas avanzadas de sucesión durante la estación seca, época en la que la disponibilidad de frutos es mayor. En lluvias, debido a que la diferenciación de estratos es mayor en etapas de sucesión intermedia, se espera una mayor presencia de frugívoros en sitios con este nivel de sucesión.

- 3) Las especies de *Bursera* son indicadoras de sucesión madura y sus propágulos presentan características del síndrome de dispersión por aves. Se espera entonces que el número de interacciones entre las aves y este grupo de árboles se incremente en bosques maduros y que el grupo de los dispersores legítimos contribuya más eficientemente a su dispersión en todas las etapas de sucesión.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se ubica en los terrenos comunales de Xochipala, pertenecientes al municipio de Eduardo Neri en el estado de Guerrero. Además, forma parte de la región terrestre prioritaria del cañón del Zopilote (Arriaga *et al.* 2000); que se localiza en la provincia biótica de la cuenca del Balsas. Se ubica entre las coordenadas 18° 03' 46.65" y 17° 42' 11.14" de latitud norte y 99° 36' 36.50" y 99° 35' 30.46" de longitud oeste (Figura 1). La orografía de la región es accidentada, con una altitud promedio de 1100 msnm. El clima predominante de la zona (de acuerdo con la clasificación de Köppen, García 1988) es cálido subhúmedo, con una temperatura media anual de 23.9°C y con un régimen de lluvias de 684 mm (Meza y López 1997). La precipitación pluvial cae en los meses de junio a octubre (Peralta 1995).

Sitios de muestreo

Generalmente se considera que los bosques presentan tres distintos estados sucesionales, que representan diferentes tiempos desde la perturbación: colonizado (temprano), mezclado (intermedio) y clímax (tardío o maduro) (Connell, 1978). Este estudio se desarrolló en nueve fragmentos de bosque tropical caducifolio, que corresponden a tres estados sucesionales:

(a) Tres sitios fuertemente perturbados (etapa temprana de sucesión \approx 20 años, ET), los cuales están compuestos por una vegetación que surgió de manera espontánea en terrenos que estuvieron utilizados para la ganadería y en menor medida la agricultura de temporal (Figuras 1 y 2). En la actualidad estos sitios continúan siendo afectados por la tala selectiva de especies vegetales. Estos sitios están ubicados a lo largo de zonas con poca pendiente y en los cuales existen árboles dispersos debajo de suelos rocosos, no aptos para la agricultura a gran escala (Almazán-Núñez *et al.* 2012).

(b) Tres sitios que representan una zona de transición entre un bosque maduro y áreas fragmentadas (etapa intermedia \approx 35 años, EI). Estos sitios tienen pendientes más pronunciadas, que varían de 15° a 30° y que también fueron utilizados para la agricultura de temporal y la ganadería (Figuras 1 y 3). Existen áreas desprovistas de vegetación con suelos erosionados. No obstante, existen áreas en las que ya se han desarrollado elementos estructurales y florísticos de la vegetación original.

(c) Tres sitios con un dosel más cerrado (etapa madura $>$ 50 años, EM), caracterizados por la presencia de elementos arbóreos típicos de bosques maduros (e.g., dominados por

el género *Bursera* spp.). Hace poco más de 50 años estos sitios fueron sometidos al sistema de roza tumba y quema para las actividades agrícolas principalmente (Figuras 1 y 4). Las pendientes son mayores a 25°, por lo que estas áreas no fueron muy utilizadas para las actividades pecuarias.

Los sitios de bosque de crecimiento secundario de este estudio fueron inicialmente seleccionados con ayuda de imágenes satelitales del programa “Google Earth” (Google 2009). De esta manera, se identificaron previamente algunos sitios, los cuales se verificaron y delimitaron mediante recorridos directamente en campo (durante el mes de octubre del 2009). No obstante, mediante entrevistas informales con agricultores de la zona, se obtuvo información sobre el tiempo transcurrido desde la última perturbación importante en cada uno de los sitios (i.e., roza, tumba y quema), lo que permitió definir mejor cada uno de los sitios. El tamaño de las áreas donde se ubican cada uno de los sitios oscila de las 18 a las 181 ha (ET1 = 110 ha, ET2 = 97.4 ha, ET3 = 181 ha, EI1 = 18.1 ha, EI2 = 45.3 ha, EI3 = 23.2 ha, EM1 = 43 ha, EM2 = 24.2 ha, EM3 = 16.6 ha). La distancia promedio entre los sitios es de 0.80 km con un rango de 0.20 km (de EM1 a ET3) a 1.78 km (ET1 a EM1).

En cada sitio de las diferentes etapas serales, el número de parcelas para los muestreos de la vegetación y la observación de las aves frugívoras varió debido a las condiciones del terreno (topografía) y la accesibilidad a los mismos. Para cada estado sucesional, se seleccionaron dos sitios con 15 parcelas y uno con 11 (41 parcelas por etapa). Cada parcela cubre un radio de 30 metros y una superficie de 2,827.44 m² (0.28 hectáreas). En total, se establecieron 123 parcelas de muestreo entre las tres etapas de sucesión, que representa una superficie total de 347,775 m² (34.77 has). La superficie de cada parcela se obtuvo mediante la fórmula para obtener el área de un círculo y se marcaron en campo usando cinta “flagging” y aerosol para marcar algunos árboles y ubicarla posteriormente:

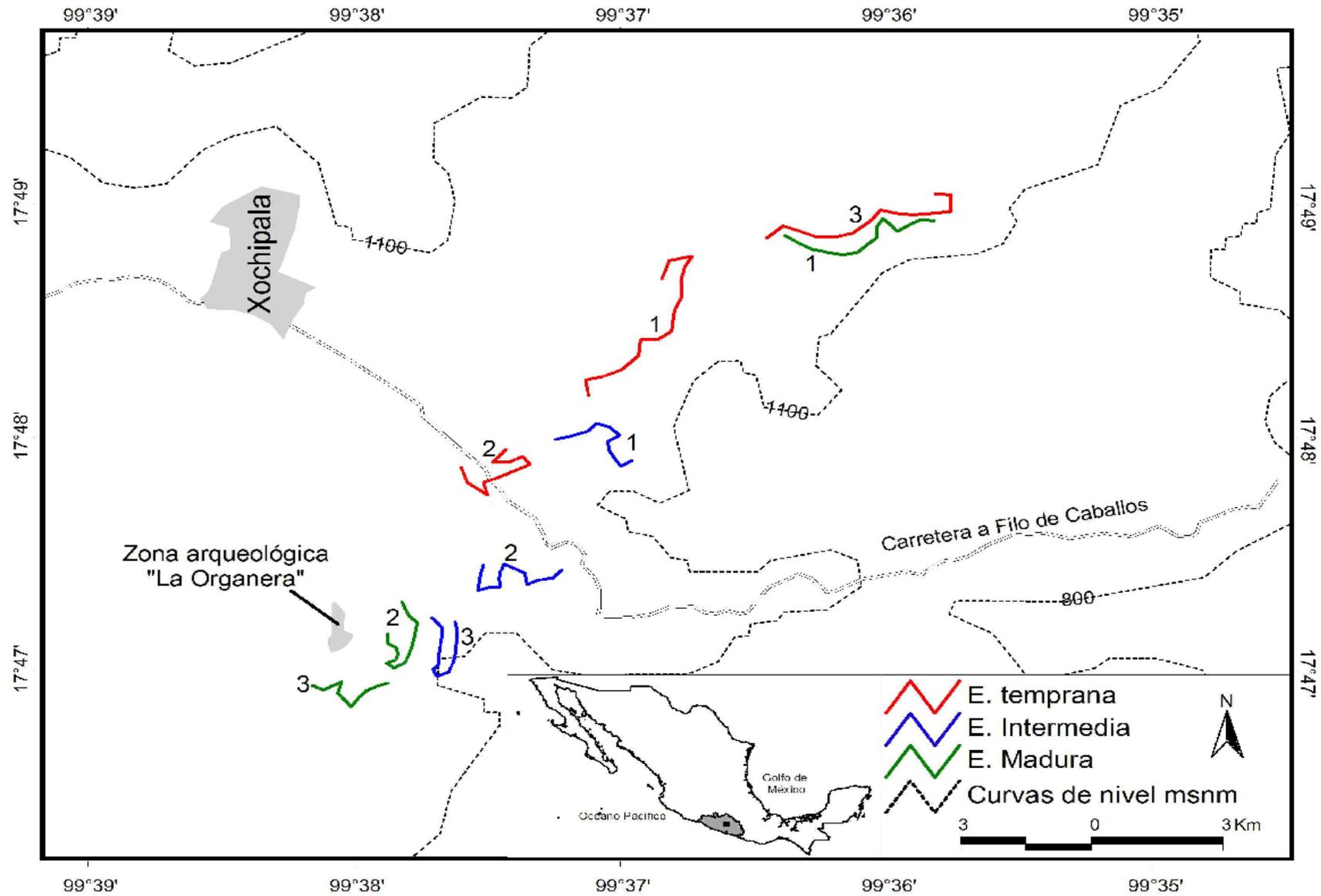


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio (La Organera-Xochipala) y proyección de los transectos de muestreo de tres etapas sucesionales: tempranas, intermedias y maduras.



Figura 2. Ejemplo de un sitio en sucesión temprana en (a) lluvias y (b) secas.



A



B

Figura 3. Ejemplo de un sitio en sucesión intermedia en (a) lluvias y (b) secas.



Figura 4. Ejemplo de un sitio en sucesión madura en (a) lluvias y (b) secas.

LITERATURA CITADA

- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Cuarta Edición, UNAM. México, D.F.
- Google. 2009. Imagen de satélite. Consulta: 27 de noviembre de 2009, <http://earth.google.com>.
- Meza, L. y J. L. López. 1997. Vegetación y mesoclima de Guerrero. Pp. 1-53. *In* N. Diego-Pérez y R. M. Fonseca (Eds.). Estudios florísticos en Guerrero. Facultad de Ciencias, UNAM. Mexico, D.F.
- Peralta, S. 1995. Cañón del Zopilote (área Papalotepec). Pp. 1-37. *In* N. Diego-Pérez y R. M. Fonseca (Eds.). Estudios florísticos en Guerrero. Facultad de Ciencias, UNAM. Mexico, D.F.

CAPÍTULO 1

CAMBIOS EN LA COMPOSICIÓN, DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE PLANTAS

LEÑOSAS EN ESTADOS SUCESIONALES DE BOSQUE TROPICAL SECO



Introducción

La sucesión ecológica se refiere a los cambios cronológicos en la estructura, composición taxonómica y las funciones de un ecosistema después de una perturbación (Kayes *et al.* 2010, Prach y Walker 2011). Este fenómeno fue inicialmente concebido como un proceso natural de las comunidades ecológicas (Connell y Slatyer 1977). Sin embargo, las perturbaciones antropogénicas provocan cambios en la composición de los nutrientes y en las comunidades de plantas y son una de las principales causas que condicionan y dan forma al desarrollo de la vegetación (Walker *et al.* 2010).

La dinámica de sucesión secundaria depende en gran medida de la naturaleza del disturbio (extensión, intensidad, frecuencia), de las condiciones abióticas prevalecientes en el sitio perturbado, como sus condiciones climáticas y edáficas locales (*sensu* Tansley 1935), de la disponibilidad de propágulos regenerativos (semillas, plántulas nativas locales) y de los factores bióticos (e.g., presencia de depredadores, granívoros, frugívoros, parásitos) (Álvarez-Yépez *et al.* 2006, Davies y Semui 2006, Chazdon 2008). En este sentido, las comunidades con una composición diferente de plantas pueden representar distintas etapas maduras dentro de una misma zona geográfica. Además, la hipótesis de no-equilibrio propuesta inicialmente por Grime (1973) y formalizada por Connell (1978) sugiere que la riqueza de especies debe ser mayor en niveles intermedios de perturbación (hipótesis de perturbación intermedia). Bajo estas circunstancias, las condiciones no son tan adversas como para que varias especies sean eliminadas o bien, se evite el desplazamiento de especies por competencia.

Sin embargo, esta hipótesis ha sido cuestionada por ser demasiado simplista debido que sólo hace predicciones cualitativas sobre los cambios en la diversidad de especies en respuesta a la frecuencia de las perturbaciones, pero no considera los factores físicos locales como el suelo y el relieve, entre otras variaciones asociadas con el microhábitat de las especies (Collins y Glenn 1997, McCabe y Gotelli 2000, Roxburgh *et al.* 2004). Por otro lado, de acuerdo al modelo de la composición florística inicial (Egler 1954), las especies de etapas tardías pueden estar presentes en los sitios donde el proceso de sucesión es inicial (Collins *et al.* 2005). De acuerdo con esto, la composición de los bosques maduros es probablemente el resultado de varios factores como la adaptación inicial de las especies presentes, la dispersión de semillas, la facilitación, la competencia, la longevidad, las interacciones planta-animal y los procesos estocásticos de extinción/colonización (*sensu* Walker y Chapin 1987, Pickett y McDonnell 1989), que

dan como resultado una composición distinta en sitios con el mismo tipo de vegetación, pero ubicados en lugares diferentes.

La mayoría de los bosques tropicales secos (BTS) de Mesoamérica, están representados por fragmentos de sucesión secundaria (Stoner y Sánchez-Azofeita 2009, DeClerck *et al.* 2010, Griscom y Ashton 2011), debido a las presiones que enfrentan con fines de agricultura, ganadería y extracción de especies vegetales (Quesada y Stoner 2004). Como sucede en otros ecosistemas, la perturbación antrópica ha transformado la heterogeneidad estructural y la composición de los BTS (Aide *et al.* 2000, Onaindia *et al.* 2004, Kayes *et al.* 2010). Cuando los BTS no son transformados completamente a potreros o campos de cultivo, las perturbaciones antrópicas en niveles intermedios pueden ocasionar una mayor diversidad florística, densidad y biomasa de la vegetación leñosa en comparación con la de bosques maduros (Chapman y Chapman 1990, Kalacska *et al.* 2004, Leirana *et al.* 2009, Madeira *et al.* 2009, Powers *et al.* 2009), tal como lo predice la hipótesis de perturbación intermedia.

Aunque se han hecho algunos esfuerzos por analizar los patrones sucesionales en los BTS, la realidad es que existe muy poca información en comparación al número de estudios realizados en los bosques tropicales lluviosos (Vieira y Scariot 2006, Quesada *et al.* 2009). Se conoce que los BTS albergan una alta riqueza florística, además de elevados niveles de endemismo (Rzedowski 1978, Gillespie *et al.* 2000, Trejo y Dirzo 2002, De-Nova *et al.* 2012). En la actualidad, los esfuerzos por restaurarlos y establecer estrategias sólidas de manejo y conservación han tenido menos éxito en los BTS que en otros bosques tropicales (Sánchez-Azofeita *et al.* 2005, Vieira y Scariot 2006). Sin embargo, su recuperación dependerá en gran medida del conocimiento sobre las cronosecuencias sucesionales, que incluye cambios en la composición, diversidad y estructura (Janzen 1988a).

En este estudio se comparan fragmentos de BTS que representan diferentes etapas sucesionales para describir los cambios en la composición y diversidad de especies, así como en la cobertura, densidad y estratos foliares de los árboles y arbustos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm en una región de la cuenca del Balsas en Guerrero, México. A pesar de que el uso del suelo, la topografía y disponibilidad de propágulos pueden ser diferentes entre etapas sucesionales y entre sitios con la misma etapa de sucesión, se espera encontrar: (1) que las diferencias en los atributos ecológicos y estructurales de la vegetación estén determinados por la etapa de sucesión y, (2) que la riqueza de plantas sea mayor en los sitios representados por etapas sucesionales intermedias, según lo sugerido por la hipótesis de perturbación intermedia (Connell 1978).

Métodos

Muestreo de la vegetación

Para cada etapa sucesional, se seleccionaron dos sitios con 15 parcelas de muestreo y uno con 11 (41 parcelas por etapa). Esta diferencia en el número de parcelas se debió a la topografía, la cual hizo algunas áreas inaccesibles. La distancia aproximada entre parcelas fue de 200 m y el radio fue de 30 m (2827.44 m² o 0.28 ha; Figura 1). En cada una de las 123 parcelas de muestreo se trazaron dos líneas perpendiculares con una cuerda, dirigidas hacia los cuatro puntos cardinales. Todos los individuos (árboles y arbustos con DAP \geq 10 cm) cuyas ramas se intersectaban con la cuerda fueron identificados. La cobertura para cada una de estas plantas se estimó con la fórmula de la elipse usando las longitudes de diámetro máximo y mínimo (Muller-Dombois y Ellenberg 1974). La estratificación del follaje se determinó con una escuadra óptica marcada con dos ejes perpendiculares (Montaña y Ezcurra 1980). La escuadra tiene dispuestos tres espejos con el fin de que una persona, mirando horizontalmente, pueda ver los objetos encontrados exactamente encima del aparato. En cada parcela, se contó el número de contactos y altura del follaje de cada planta encontrada en la intersección de las líneas del prisma un total de 60 veces cada 50 cm, en cuatro transectos orientados hacia los puntos cardinales. Las alturas se agruparon en intervalos de un metro y se evaluó la diversidad de estratos foliares (DEF) con el índice de Shannon-Wiener.

Los especímenes colectados se depositaron en el herbario de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). La lista de especies presentes en el área de estudio sigue el sistema de clasificación de Stevens (2001) y la nomenclatura de géneros y especies se cita de acuerdo a la base de datos del Missouri Botanical Garden (W³Trópicos 2010).

Análisis de datos

Se usó el estimador de Chao2 para comparar la riqueza (S) entre sitios y estados sucesionales y evaluar la calidad del inventario de plantas tanto para el área de estudio y como para cada uno de los sitios. Para comparar la riqueza de especies entre sitios y estados sucesionales se realizaron análisis de rarefacción. Estos análisis fueron realizados en el programa EstimateS versión 8.0 (Colwell 2006). Además, se calcularon

los índices de Shannon-Wiener (H') y de Pielou (E) para evaluar la diversidad de especies y su uniformidad. Se utilizó el índice de Simpson (D) como medida de dominancia (Brower *et al.* 1998). El análisis estructural en cada uno de los sitios incluyó el cálculo de la densidad, frecuencia y dominancia (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). Con el cálculo de estas variables se obtuvo el valor de importancia relativa (VIR) de cada especie.

Para comparar los promedios de los índices de diversidad calculados entre sitios y estados sucesionales, se aplicó un análisis de varianza no-paramétrico de Kruskal-Wallis, debido a que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y homogeneidad de varianzas de Levene. Los contrastes fueron realizados mediante la prueba U de Mann-Whitney. La cobertura de las plantas, densidad y diversidad de estratos foliares (DEF) fueron comparados entre sitios y etapas sucesionales mediante un ANOVA desbalanceado de dos vías (factor 1: etapa sucesional, factor 2: sitios). Las comparaciones *a posteriori* se analizaron con la prueba de Tukey HSD usando el programa SPSS 17.0 (SPSS 2008).

Se realizó una clasificación de los sitios de muestreo usando el método de agrupamiento de pares con la media aritmética no ponderada (UPGMA) y la distancia de cuerda ("chord distance" en inglés; Orlóci 1978) como medida de disimilitud. Se utilizó esta distancia debido a que obtiene la mejor representación de las relaciones entre objetos en comparación con otras (Legendre y Gallagher 2001). Asimismo, se ejecutó un análisis de correspondencia (AC) que separa las especies y los sitios por gradientes principales. Para estos análisis se utilizaron los valores de importancia relativa (VIR) de cada una de las especies vegetales y fueron ejecutados usando el paquete estadístico multivariado MVSP 3.13r (Kovach 2009). La significancia de los grupos obtenidos de la clasificación se evaluó mediante un análisis discriminante utilizando el criterio de lambda de Wilks (λ), que toma valores de 0 (cuando los grupos difieren significativamente) a 1 (cuando los grupos no difieren; SPSS 2008).

Resultados

Composición florística

Se encontraron 4,620 individuos que corresponden a 55 especies de árboles y 28 especies de arbustos, 57 géneros y 30 familias (Cuadro 1). Las familias con mayor riqueza de especies fueron Fabaceae con 22, seguido de Burseraceae (13), Euphorbiaceae (5), Rubiaceae (5) y Anacardiaceae (4) que representaron el 59% del total

de las especies registradas. Las familias restantes presentaron tres o menos especies (Cuadro 1).

De manera general, en los sitios de etapas tempranas las especies vegetales con los VIR más altos fueron: *Gliricidia sepium*, *Cordia* spp., *Cissus* spp., *Havardia acatlensis*, *Mimosa goldmanii*, *Senna wislizeni*, *Acacia cochliacantha*, *Ipomoea pauciflora*, *Ceiba parvifolia*, *Bursera longipes* y *Alvaradoa amorphoides* (Anexo 1). En las etapas intermedias, las especies con mayor VIR fueron: *Lysiloma tergemina*, *Exostema caribaeum*, *Bursera longipes*, *B. morelensis*, *B. vejarvazquezii*, *B. aptera*, *Pterocarpus acapulcensis*, *Cordia* spp. y *Euphorbia schlechtendalii* (Anexo 1). *Desmanthus balsensis*, *Mimosa polyantha*, *Mimosa goldmanii*, *Lysiloma tergemina*, *Pseudosmodingium perniciosum*, *Acacia cochliacantha*, *Euphorbia schlechtendalii* y las especies del género *Bursera*, *B. longipes*, *B. aptera*, *B. morelensis*, *B. vejarvazquezii* y *B. submoniliformis* presentaron los VIR altos en las etapas maduras (Anexo 1).

Cuadro 1. Composición de especies de plantas (DAP \geq 10 cm) identificadas en nueve sitios de tres estados sucesionales en un bosque tropical seco en La Organera-Xochipala, Guerrero, Mexico. ET: etapa temprana, EI: etapa intermedia, EM: etapa madura.

Familia	Especie	Forma de Vida	ET			EI			EM		
			1	2	3	1	2	3	1	2	3
Anacardiaceae	<i>Amphipterygium adstringens</i>	Árbol			x						
	<i>Cyrtocarpa procera</i>	Árbol				x	x	x		x	x
	<i>Pseudosmodingium andrieuxii</i>	Árbol		x	x	x	x	x			x
	<i>Pseudosmodingium perniciosum</i>	Árbol		x			x	x			x
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i>	Árbol					x	x		x	x
	<i>Rauvolfia tetraphylla</i>	Árbol									x
	<i>Thevetia</i> spp	Arbusto	x	x	x		x				x
Bignoniaceae	<i>Crescentia alata</i>	Árbol	x					x			
	<i>Tecoma stans</i>	Arbusto			x	x	x	x	x	x	x
Bombacaceae	<i>Ceiba parvifolia</i>	Árbol	x	x	x	x	x	x	x		x
	<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Árbol						x			x
Boraginaceae	<i>Cordia elaeagnoides</i>	Árbol	x	x						x	
	<i>Cordia</i> spp	Árbol	x		x	x	x	x	x	x	x
Burseraceae	<i>Bursera aptera</i>	Árbol	x		x	x	x	x	x		x
	<i>Bursera chemapodicta</i>	Árbol				x		x			x
	<i>Bursera fagaroides</i>	Árbol	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Bursera grandifolia</i>	Árbol	x	x	x	x	x				
	<i>Bursera lancifolia</i>	Árbol								x	
	<i>Bursera longipes</i>	Árbol	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Bursera mirandae</i>	Árbol		x	x	x	x	x	x	x	
	<i>Bursera morelensis</i>	Árbol	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Bursera schlechtendalii</i>	Árbol			x	x	x	x	x	x	x
	<i>Bursera submoniliformis</i>	Árbol		x		x	x	x	x	x	x
	<i>Bursera suntui</i>	Árbol			x	x	x	x	x	x	x
	<i>Bursera vejarvazquezii</i>	Árbol	x			x	x	x	x	x	x
	<i>Bursera xochipalensis</i>	Árbol		x		x	x	x	x		x
	Cactaceae	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	Shrub	x		x	x	x	x	x	x
<i>Opuntia</i> spp		Shrub	x	x	x	x	x				x
<i>Pachycereus weberi</i>		Shrub	x								
Capparaceae	<i>Capparis</i> spp	Árbol						x			
Celastraceae	<i>Wimmeria pubescens</i>	Shrub			x					x	
Convolvulaceae	<i>Ipomoea pauciflora</i>	Árbol	x	x	x	x	x		x	x	x
Euphorbiaceae	<i>Croton flavescens</i>	Arbusto	x								
	<i>Dalembertia populifolia</i>	Árbol					x				
	<i>Euphorbia</i> spp	Arbusto	x								
	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Árbol		x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Sebastiania pavoniana</i>	Árbol					x		x		x

Cuadro 1 continúa...

Familia	Especie	Forma de Vida	ET			EI			EM				
			1	2	3	1	2	3	1	2	3		
Fabaceae	<i>Acacia angustissima</i>	Arbusto									x		
	<i>Acacia cochliacantha</i>	Árbol	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Acacia subangulata</i>	Árbol			x						x		
	<i>Calliandra eryophylla</i>	Arbusto							x				
	<i>Desmanthus balsensis</i>	Arbusto	x	x	x	x	x			x	x		
	<i>Lysiloma acapulcensis</i>	Árbol	x	x	x			x	x	x	x		
	<i>Lysiloma divaricata</i>	Árbol			x							x	
	<i>Lysiloma tergemina</i>	Árbol	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Mimosa cf. goldmanii</i>	Arbusto	x	x	x	x					x		
	<i>Mimosa polyantha</i>	Arbusto	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Pithecellobium dulce</i>	Árbol										x	
	<i>Zapoteca spp</i>	Arbusto						x		x	x	x	
	<i>Brongniartia montalvoana</i>	Árbol	x		x	x			x	x	x	x	x
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Árbol			x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Gliricidia sepium</i>	Arbusto	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
	<i>Havardia acatlensis</i>	Árbol	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Lonchocarpus sp</i>	Árbol						x				x	
	<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	Árbol	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Pterocarpus orbiculatus</i>	Árbol						x				x	
	<i>Conzattia multiflora</i>	Árbol											x
<i>Senna skineri</i>	Arbusto			x									
<i>Senna wislizeni</i>	Arbusto	x	x	x	x	x	x	x	x			x	
Krameriaceae	<i>Krameria spp</i>	Arbusto							x				
Loganiaceae	<i>Plocosperma buxifolium</i>	Arbusto	x	x	x			x	x		x	x	
Malpighiaceae	<i>Galphimia montana</i>	Árbol	x										
Malvaceae	<i>Abutilon abutiloides</i>	Arbusto							x			x	
Moraceae	<i>Ficus cotinifolia</i>	Árbol		x		x							
	<i>Ficus spp</i>	Árbol									x		
Olacaceae	<i>Schoepfia schreberi</i>	Arbusto						x					
Opiliaceae	<i>Agonandra racemosa</i>	Arbusto										x	
Polygonaceae	<i>Ruprechtia fusca</i>	Árbol			x	x	x		x			x	
Rhamnaceae	<i>Ziziphus amole</i>	Árbol							x	x		x	
	<i>Ziziphus mexicana</i>	Árbol			x		x	x	x	x	x	x	
Rubiaceae	<i>Exostema caribaeum</i>	Arbusto			x	x	x	x	x		x	x	
	<i>Hintonia latiflora</i>	Árbol	x		x						x		
	<i>Hintonia standleyana</i>	Árbol	x		x						x		
	<i>Randia obcordata</i>	Árbol	x	x	x			x			x	x	
	<i>Randia spp</i>	Arbusto					x						

Cuadro 1 continúa...

Familia	Especie	Forma de Vida	ET			EI			EM			
			1	2	3	1	2	3	1	2	3	
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	Árbol	x									
Sapotaceae	<i>Sideroxylon capiri</i>	Árbol	x									
Theophrastaceae	<i>Jacquinia pungens</i>	Arbusto		x	x							
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	Arbusto				x				x		
Vitaceae	<i>Cissus</i> spp	Arbusto	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Simaroubaceae	<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Árbol	x	x								x
Solanaceae	<i>Datura candida</i>	Arbusto										x
Sterculiaceae	<i>Physodium dubium</i>	Arbusto					x			x		x

Riqueza, abundancia y diversidad

La riqueza de especies fue similar entre las etapas intermedias y maduras, siendo EM2 el sitio que presentó el mayor número de especies (44; Cuadro 2). El número de árboles fue menor que el de los arbustos en las etapas tempranas, mientras que lo contrario ocurrió para las intermedias y maduras (Cuadro 2). Los resultados del estimador Chao2 indicaron que en promedio se registró el 83% de la riqueza esperada (con un rango de 67.2% en ET1 a 92.6% en EM3; Cuadro 2). En los sitios de bosque intermedio y maduro la presencia de los árboles aumentó y la de los arbustos disminuyó considerablemente (Cuadro 2). Para cada etapa sucesional, se obtuvo en promedio 90.4% del total esperado. La etapa madura presentó el mayor número de especies (Cuadro 2), así como la mayor riqueza rarefaccionada. Contrario a lo que se esperaba, las etapas tempranas tuvieron más especies rarefaccionadas en comparación con las intermedias (Cuadro 2).

Cuadro 2. Riqueza de especies (observada, esperada y rarefaccionada) y abundancia de plantas leñosas para nueve sitios en tres estados sucesionales de bosque tropical seco en el estado de Guerrero.

Sitios	Riqueza arbustos	Riqueza Árboles	Especies observadas	Especies esperadas	Especies rarefaccionadas	Abundancia arbustos	Abundancia árboles	Total de individuos observados
ET1	13	24	37	55	35	245	146	391
ET2	11	24	35	40	35	179	176	355
ET3	15	26	41	45	38	278	202	480
ET1-3	18	39	57	65	57	702	524	1226
EI1	12	29	41	51	39	104	319	423
EI2	14	29	43	51	38	111	595	706
EI3	11	31	42	60	35	157	516	673
EI1-3	20	39	59	65	55	372	1430	1802
EM1	13	30	43	47	39	233	348	581
EM2	14	30	44	64	39	124	464	588
EM3	8	30	38	41	37	45	378	423
EM1-3	20	45	65	71	60	402	1190	1592

La diversidad de Shannon-Wiener fue mayor en los sitios de etapas intermedias (Figura 2a), particularmente en EI2 (2.6 ± 0.05) y menor en las etapas tempranas, siendo ET1 el menos diverso (1.9 ± 0.10) ($\chi^2 = 38.39$, $gl = 8$, $P < 0.001$). El índice de dominancia de Simpson fue mayor para las etapas tempranas debido a que existen algunas especies dominantes (e.g., *G. sepium*, *L. tergemina*, *Cissus* spp., *Cordia* spp.), lo cual hace que estos sitios sean menos homogéneos ($\chi^2 = 38.63$, $gl = 8$, $P < 0.001$). Lo contrario sucedió con las etapas intermedias y maduras (Figura 2b). La equitatividad, por lo tanto, fue menor en las etapas tempranas ($\chi^2 = 26.29$, $gl = 8$, $P < 0.001$; Figura 2c). De manera general, las comparaciones con la prueba U de Mann-Whitney revelaron que los sitios de etapas tempranas fueron estadísticamente distintos de las etapas intermedias y maduras ($P < 0.05$; Figuras 2a-c).

Estructura de la vegetación

La densidad de plantas (ind/ha) fue mayor en EI2 (157.5 ± 6.63) y EI3 (158.7 ± 13.73), y menor en los tres sitios de etapas tempranas (Figura 3a). La cobertura total de las plantas fue mayor en las etapas intermedias (Figura 3b), particularmente en EI3 (711.7 ± 58.22) y menor en los estados sucesionales tempranos, siendo ET1 el sitio con los valores más bajos (326.2 ± 31.23). La diversidad de estratos foliares fue más compleja en dos sitios de etapas intermedias (EI3 = 1.7 ± 0.06 y EI1 = 1.64 ± 0.04), seguidos por un sitio de etapa madura (EM2 = 1.53 ± 0.07), lo que refleja la mezcla de elementos arbóreos y arbustivos de diferentes tamaños en estos estados sucesionales (Figura 3c). La densidad y cobertura de las plantas fueron significativamente diferentes entre estados sucesionales ($F_{8,114} = 17.50$, $P < 0.001$ y $F_{8,114} = 28.18$, $P < 0.001$), mientras que la diversidad de estratos foliares fue distinta entre sitios ($F_{8,114} = 13.63$, $P < 0.001$) y etapas sucesionales ($F_{8,114} = 19.16$, $P < 0.001$). La interacción entre sitios y etapas de sucesión no fue significativa. Los resultados de las pruebas *post hoc* de Tukey HSD indicaron que la densidad de las etapas tempranas fue menor comparada con las intermedias y maduras (Figura 3a). En cambio, la cobertura y la diversidad de estratos foliares fueron significativamente diferentes entre los tres estados sucesionales ($P < 0.05$; Figuras 3b-c).

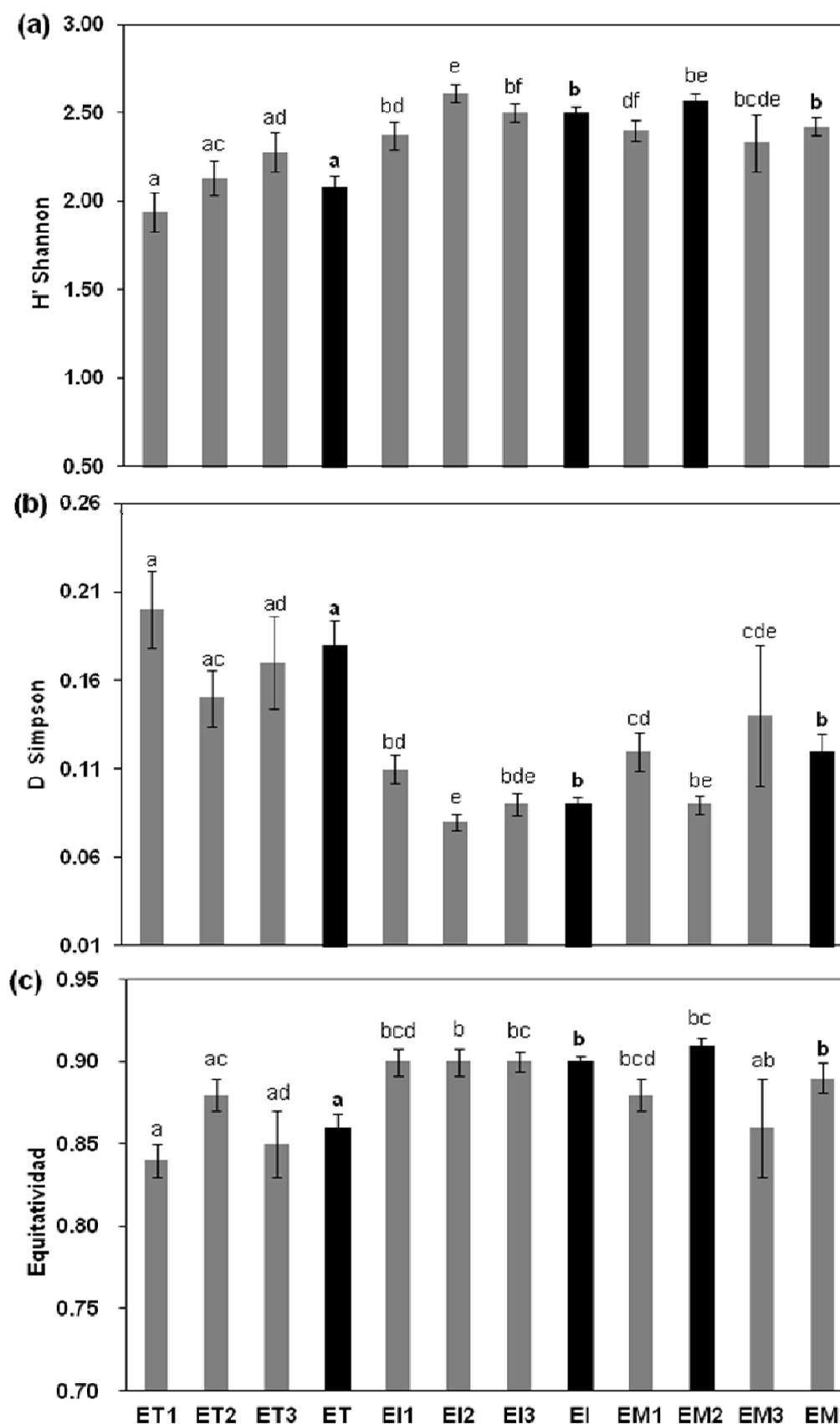


Figura 2. Valores promedio de los índices de diversidad (\pm EE) de nueve sitios (barras grises) y tres estados sucesionales (barras negras) de un bosque tropical seco en Guerrero, México. Letras diferentes denotan diferencias significativas ($P < 0.05$) de acuerdo a la prueba U de Mann-Whitney.

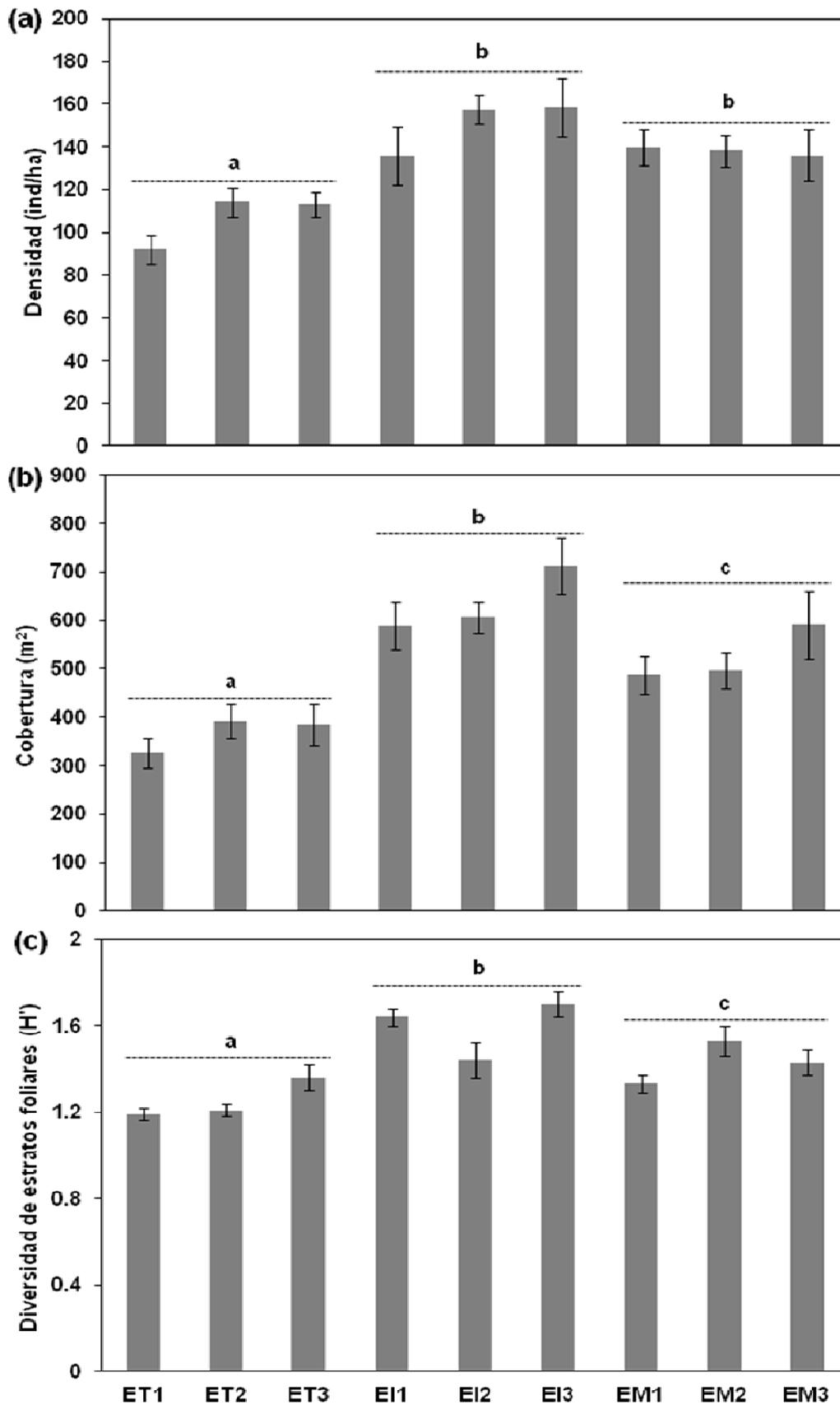


Figura 3. Valores promedio de las características estructurales de la vegetación (\pm EE) en nueve sitios de tres estados sucesionales de bosque tropical seco en Guerrero, México. Letras diferentes denotan diferencias significativas ($P < 0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey HSD.

Distribución de especies

A una distancia del 66.7%, que es el nivel crítico de separación para floras según Sánchez y López (1988), el dendrograma clasificó los sitios en tres grupos (Figura 4). El primero está compuesto por las tres etapas tempranas, el segundo se conforma por las tres intermedias y dos sitios de etapas maduras (EM2 y EM3), y el tercero está representado por la EM1. El análisis discriminante múltiple mostró que los tres grupos fueron significativamente diferentes (función 1: $\lambda = 0.000$, $\chi^2 = 73.31$, $gl = 12$, $P < 0.001$; función 2: $\lambda = 0.000$, $\chi^2 = 32.98$, $gl = 5$, $P < 0.001$).

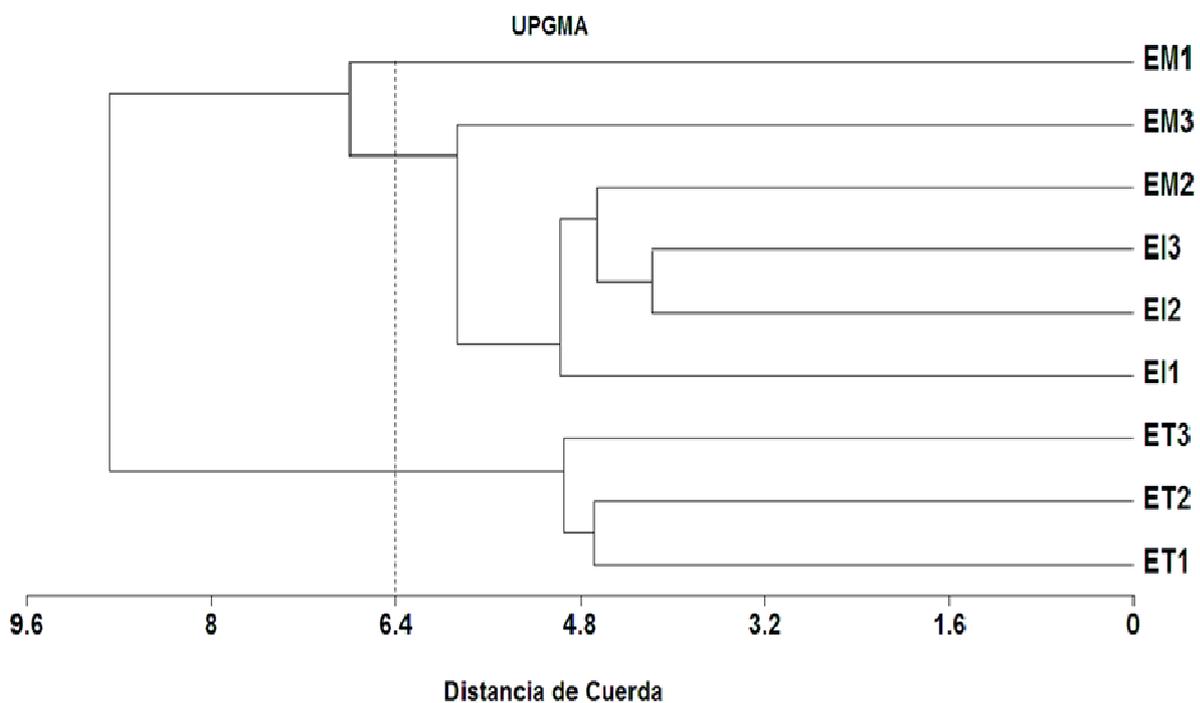


Figura 4. Clasificación de nueve sitios de bosque tropical seco usando los valores de importancia relativa y la distancia de Cuerda como medida de disimilaridad. La línea punteada representa el 66.7% que es el nivel de corte sugerido por Sánchez y López (1988).

El análisis de correspondencia coincide con la clasificación. El primer eje de la ordenación (*eigenvalue* = 0.446; varianza acumulada 46.1%) separó las etapas tempranas de las maduras e intermedias y el segundo eje (*eigenvalue* = 0.159; varianza acumulada 62.5%), separó al sitio EM1 del resto (Figura 5). *Pseudosmodigium perniciosum*, *P. andrieuxii*, *Eysenhardtia polystachya* y *E. schlechtendalii* estuvieron asociados con la EM3. *Desmanthus balsensis*, *Acacia subangulata* y *Zapoteca* spp., con EM1. *Gliricidia sepium*, *A. amorphoides*, *S. wislizenni*, *Cissus* spp., *H. acatlensis*, *M.*

goldmanii, las cuales son especies típicas de áreas abiertas se encontraron en etapas tempranas, junto con *Bursera grandifolia* e *I. pauciflora*. Finalmente, la mayor parte de las especies de *Bursera* (*B. longipes*, *B. morelensis*, *B. aptera*, *B. fagaroides*, *B. chemapodicta*, *B. suntui*, *B. lancifolia*, *B. mirandae*, *B. xochipalensis*, *B. vejarvazquezii* y *B. submoniliformis*) estuvieron asociadas con las tres etapas intermedias y un sitio de etapa madura (EM2).

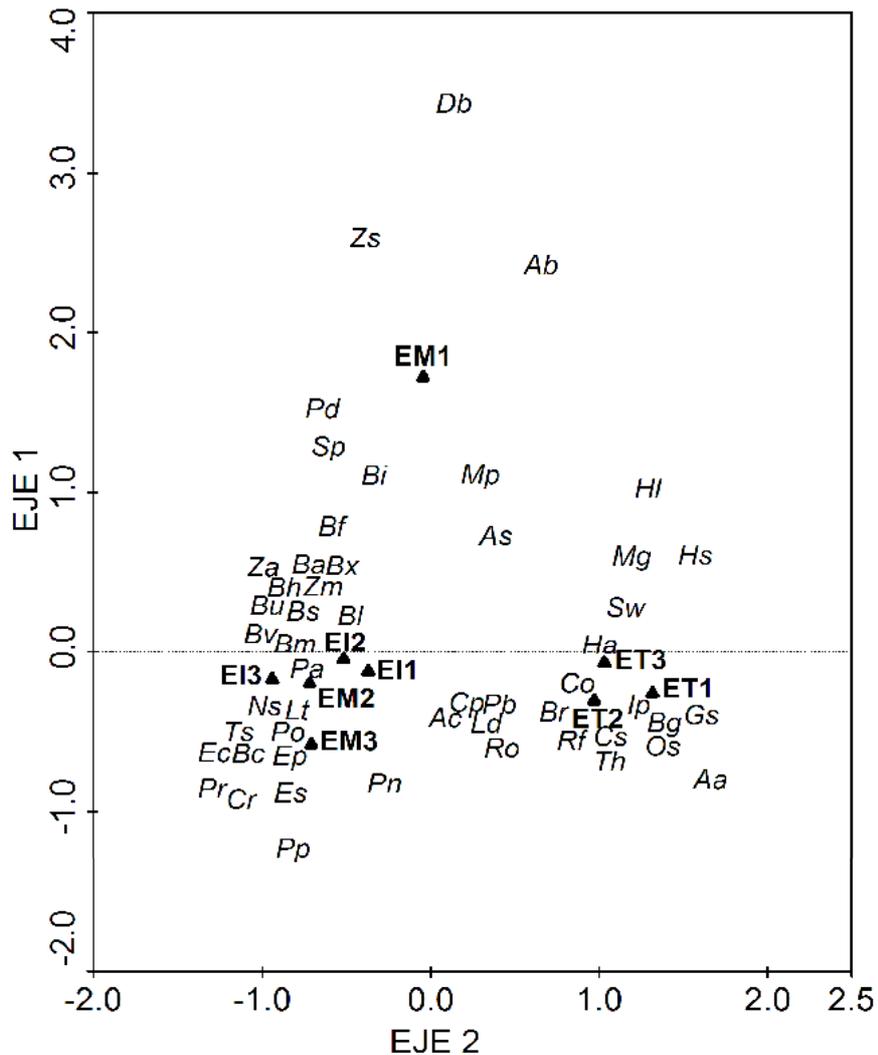


Figura 8. Análisis de correspondencia usando los valores de importancia relativa de las especies de plantas registradas en nueve sitios que corresponden a tres estados sucesionales en La Organera-Xochipala, Guerrero. Sw: *Senna wislizenni*, Mg: *Mimosa goldmanii*, Mp: *M. polyantha*, Ha: *Havardia acatlensis*, Os: *Opuntia* sp, Cs: *Cissus* sp, Ac: *Acacia cochliacantha*, Ab: *A. subangulata*, Gs: *Gliricidia sepium*, Ro: *Randia obcordata*, Br: *Brongniartia montalvoana*, Th: *Thevetia* sp, Bg: *Bursera grandifolia*, Bl: *B. longipes*, Bf: *B. fagaroides*, Bm: *B. morelensis*, Ba: *B. aptera*, Bv: *B. vejarvazquezii*, Bi: *B. mirandae*, Bx: *B. xochipalensis*, Bu: *B. submoniliformis*, Bh: *B. schlechtendalii*, Bs: *B. suntui*, Bc: *B. chemapodicta*, Ns: *N. mezcalaensis*, Lt: *Lysiloma tergemina*, Ld: *L. divaricata*, As: *L. acapulcensis*, Db: *Desmanthus balsensis*, Pb: *Plocosperma buxifolium*, Cp: *Ceiba parvifolia*, Aa: *Alvaradoa amorphoides*, Csp: *Cordia* sp, Ip: *Ipomoea pauciflora*, Hl: *Hintonia latiflora*, Hs: *Hintonia standleyana*, Pa: *Pterocarpus acapulcensis*, Po: *P. orbiculatus*, Rf:

Rupretchia fusca, Ec: *Exostema caribaeum*, Zm: *Ziziphus mexicana*, Za: *Z. amole*, Es: *Euphorbia schlechtendalii*, Pp: *Pseudosmodigium perniciosum*, Pn: *P. andrieuxii*, Ep: *Eysenhardtia polystachia*, Ts: *Tecoma stans*, Cpr: *Cytocarpa procera*, Pd: *Physodium dubium*, Zs: *Zapoteca sp.*, Pr: *Plumeria rubra*, Sp: *Sebastiania pavoniana*.

Discusión

Composición florística

La riqueza específica fue baja (83 especies) comparado con lo encontrado para otros bosques secos dentro de la cuenca del Balsas (e.g., Trejo y Dirzo 2002, Carreto y Almazán 2004) y otras regiones de México (e.g., Lott y Atkinson 2002, Gallardo-Cruz *et al.* 2005), Centro y Sudamérica (Killeen *et al.* 1998, Gillespie *et al.* 2000, Kalacksa *et al.* 2004, Powers *et al.* 2009). Sin embargo, en este trabajo sólo se incluyeron las plantas con DAP \geq 10 cm. Además, la riqueza observada estuvo cerca de lo esperado según el estimador Chao2.

A nivel de familia, Fabaceae fue la mejor representada en número de especies e individuos. Esto es consistente con lo reportado en otros bosques secos del neotrópico (Gentry 1995, Gillespie *et al.* 2000). La segunda familia con mayor riqueza de especies fue Burseraceae y, es precisamente la cuenca del Balsas la región que se considera como centro de diversidad y endemismo de los árboles de *Bursera* (Rzedowski *et al.* 2005, De-Nova *et al.* 2012).

Riqueza, abundancia y diversidad

Las diferencias en la riqueza, abundancia y diversidad de plantas leñosas entre sitios se establecen principalmente en las etapas tempranas respecto a los sitios de estados intermedios y maduros. De manera interesante, en los sitios de etapas tempranas, donde la intensidad de la perturbación fue similar, las especies pioneras que se han establecido como dominantes en los tres sitios son las mismas: *Gliricidia sepium*, *Cissus* spp. y *Cordia* spp. Estas especies son indicadoras de sucesión secundaria y tienen altas capacidades de colonizar áreas degradadas (Leirana *et al.* 2009, Griscom y Ashton 2011).

En el área de estudio, los sitios de sucesión temprana presentan un dosel abierto. Esto da como resultado cambios microclimáticos más pronunciados y baja retención de agua, lo que dificulta la germinación y el establecimiento de especies típicas de bosques maduros (e.g., plantas del género *Bursera*) (Walker *et al.* 1996, 2007; Balvanera y Aguirre

2006, Ceccon *et al.* 2006), que si bien están presentes en estos sitios, son muy escasas. Bajo estas condiciones la germinación de estas plantas puede ocurrir en períodos de tiempo muy prolongados (Vazquez-Yanez y Orozco-Segovia 1993), especialmente cuando la fenología, como en el caso de los BTS está fuertemente influenciada por la estacionalidad climática. La dispersión de semillas puede también explicar la escases de especies de bosques maduros en los sitios de etapas tempranas (Kennard *et al.* 2002, Ceccon *et al.* 2006). También es posible que los bosques secundarios de sucesión temprana estén experimentando un reensamblaje de árboles mediante el reclutamiento exitoso de plántulas y árboles jóvenes de especies de bosque maduro (Norden *et al.* 2009). De acuerdo con la hipótesis de la composición florística inicial (Egler 1954), la mayoría de las especies del bosque tropical seco se pueden encontrar en todas la etapas de sucesión, pero el reclutamiento de algunos árboles de bosque maduro puede ser menor en las etapas tempranas, debido a que éstos requieren de frugívoros para su dispersión. Estudios realizados en bosques tropicales secos de Centroamérica, han demostrado que en etapas sucesionales tempranas donde el banco de semillas está ausente, la anemocoria es más común que la zoocoria (Janzen 1988b, Sabogal 1992). Esto se debe a que los pequeños remanentes que existen en las etapas tempranas disminuyen la visita de frugívoros y la consecuente dispersión de propágulos regenerativos (Uhl *et al.* 1988). Algunos otros estudios en México y otras regiones del neotrópico también apoyan la hipótesis de la composición florística inicial (Finegan 1996, van Bruegel *et al.* 2006, Chazdon 2008).

Por otro lado, la hipótesis de la perturbación intermedia (Connell 1978, Collins y Glenn 1997, Bongers *et al.* 2009) no fue apoyada por los resultados de este trabajo, debido a que la riqueza de especies de algunos sitios de etapas tempranas y maduras resultó ser mayor o igual a la encontrada en etapas de sucesión intermedia. Además, especies típicas del bosque tropical seco (e.g., *C. parvifolia*, *Cordia* spp., *B. longipes*, *L. tergeminata*, *M. polyantha*, *H. acatlensis*, *E. caribaeum*) fueron constantes a través de toda la cronosecuencia (Aravena *et al.* 2002). La similitud de especies puede ser mejor explicada por el modelo de la composición florística inicial (Egler 1954, Collins *et al.* 1995), que predice que la composición y estructura de las comunidades de plantas cambian gradualmente, sin un reemplazo total de una comunidad por otra.

La dominancia fue mayor y la uniformidad menor en los sitios de etapas tempranas. Esto es un patrón típico de comunidades perturbadas en las que especies pioneras logran altos valores de importancia relativa en relación con otras especies (Onaindia *et al.* 2004, Bongers *et al.* 2009, Sapkota *et al.* 2010). En contraste, ambos índices fueron similares

entre los sitios de etapas intermedias y maduras. Esta similitud puede ser producto de que las etapas tardías también estuvieron sujetas a procesos de perturbación (por lo que pueden ser descritas como bosques secundarios en etapas avanzadas de regeneración), como se ha descrito para otros bosques secos de México (Kalacska *et al.* 2005) y el neotrópico (Madeira *et al.* 2009). Si esto es cierto, la similitud de la riqueza de especies entre etapas intermedias y maduras podría cambiar en las siguientes décadas.

Adicionalmente a las estrategias de dispersión, la composición de especies y la dinámica sucesional son también afectadas por las condiciones edáficas, topográficas y climáticas (Tansley 1935, Jha y Singh 1990, Ceccon *et al.* 2006, Kalacksa *et al.* 2004, Davies y Semui 2006, Griscom y Ashton 2011). El hecho de que diferentes especies hayan sido las más abundantes en cada uno de los sitios de etapas maduras (e.g., *D. balsensis* en EM1, *L. tergemina* en EM2 y *P. perniciosum* en EM3), sugiere que cada uno presenta condiciones locales muy particulares que determinan la composición final. *Desmanthus balsensis*, por ejemplo, es una especie endémica a la porción del Balsas en Guerrero y relativamente común en laderas con suelos calizos (Contreras *et al.* 1986). *Lysiloma tergemina* es particularmente abundante en terrenos donde predominan las lutitas y areniscas con suelos de tipo Kastañozem, mientras que *P. perniciosum* se desarrolla en áreas con rocas ígneas y suelos de tipo Feozem (Boyás 1992). Estas condiciones edáficas están presentes a lo largo de la cuenca del Balsas y corresponden a cada uno de los tres sitios de estudio (Peralta 1995).

La variación microclimática también influye en la variabilidad de la composición de especies en estados de sucesión principalmente maduros. Murphy y Lugo (1986) analizaron 18 bosques tropicales secos de diferentes regiones del planeta y encontraron una alta diversidad beta entre sus sitios de estudio atribuido a factores climáticos. Estos cambios edáficos y microclimáticos probablemente expliquen las diferencias en la composición de especies de las etapas maduras, como se demostró en los resultados de los análisis multivariados.

Estructura de la vegetación

La mayor densidad promedio (ind/ha) se presentó en las etapas intermedias y la menor en las tempranas. El número de individuos de mayor tamaño (DAP > 30 cm) generalmente incrementa asintóticamente con la edad del bosque (Peet y Christensen 1980, Madeira *et al.* 2009). En las etapas tempranas, el reclutamiento depende de algunas plántulas que logran colonizar los sitios en condiciones desfavorables. A medida que avanza la

sucesión, un mayor número de árboles jóvenes coexisten en las etapas intermedias que posteriormente son desplazados en los estados de sucesión madura por árboles más grandes que reducen en general la densidad de plantas.

Tanto la cobertura como la diversidad de estratos foliares también fueron mayores en las etapas intermedias. Estos resultados no coinciden con los patrones generales observados en otros bosques secos y húmedos, debido a que éstos se caracterizan por presentar árboles maduros con mayor altura y cobertura de follaje (Chapman y Chapman 1990, Kalacska *et al.* 2004, Sánchez-Gallen *et al.* 2010). En comparación con los estados sucesionales intermedios, la menor cobertura de árboles en etapas maduras puede explicarse por una mayor complejidad de la estratificación y la presencia de algunos arbustos y árboles (i.e., *P. acapulcensis* y *E. caribaeum*) con un dosel amplio.

Conclusiones e implicaciones para la conservación

Adicionalmente a los datos florísticos y estructurales, los estudios enfocados al análisis de los procesos sucesionales y los efectos que éstos tienen en los bosques tropicales secos, deben ser considerados en el diseño de programas de manejo y conservación (Sánchez-Azofeita *et al.* 2005, Wright 2005). La descripción de la composición y estructura de las diferentes etapas de sucesión, es una de las etapas preliminares para comprender y evaluar la dinámica de sucesión de las comunidades vegetales. Además, el estudio de las etapas tempranas e intermedias es particularmente importante debido a que los registros históricos indican que los bosques maduros eventualmente desaparecerán con el tiempo, dejando una matriz de campos agrícolas y parches de bosque en diferentes niveles de sucesión (Quesada *et al.* 2009).

Los resultados de este estudio muestran que los bosques maduros e intermedios tuvieron valores de diversidad alfa similares a algunos sitios de etapas tempranas. Además, al tener varias réplicas, se lograron identificar los cambios estructurales y florísticos dentro y entre las etapas de sucesión. El banco de semillas, los propágulos potenciales de áreas adyacentes y los agentes de dispersión pueden en conjunto explicar el recambio de especies a través de la cronosecuencia descrita en este estudio, y el enfoque utilizado permitió demostrar que la diversidad beta es particularmente relevante en los bosques maduros. Debido a esto, los esfuerzos de conservación y planes de manejo no deben estar dirigidos únicamente a bosques maduros sino que deben incluir áreas expuestas a diferentes condiciones de suelo y microclima, así como a sitios

representados por etapas serales tempranas con el fin de asegurar la conservación de la biodiversidad a nivel regional.

Literatura citada

- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera y H. Marcano-Vega. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8: 328-338.
- Aravena, J. C., M. R. Carmona, C. A. Pérez y J. J. Armesto. 2002. Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence in northern Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:339-360.
- Balvanera, P. y E. Aguirre. 2006. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* 38:479-491.
- Boyás, J. 1992. Determinación de la productividad, composición y estructura de las comunidades arbóreas del Estado de Morelos en base a unidades ecológicas. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Brower, J. E., J. H. Zar y C. N. Von Ende. 1998. Field and laboratory methods for general ecology. Fourth edition, WCB-McGraw-Hill, New York.
- Carreto, B. E. y A. Almazán. 2004. Vegetación en la laguna de Tuxpan y alrededores. Pp 1-30. In N. Diego-Pérez y R. M. Fonseca (Eds.). Estudios florísticos en Guerrero. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Ceccon, E., P. Huante, E. Rincón. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Collins, S. L. y S. M. Glenn. 1997. Intermediate disturbance and its relationship to within- and between-patch dynamics. *N. Zea. J. Ecol.* 21:103-110.
- Collins, S. L., S. M. Glenn y D. J. Gibson. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76:486-492.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. URL <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity. *Philosophical T. R. Soc. B* 345:101-118
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.

- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Contreras, J. L. 1986. *Desmanthus balsensis* (Leguminosae: Mimosoideae). Una especie nueva de la depresión del río Balsas en Guerrero, México. *Phytologia* 60:89-92.
- Chapman, C. A. y L. J. Chapman. 1990. Density and growth rate of some tropical dry forest trees: Comparisons between successional forest types. *Bull. Torrey Bot. Soc.* 117:226-231.
- Davies, J. S. y H. Semui. 2006. Competitive dominance in a secondary successional rain-forest community in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 22:53-64.
- DeClerck, F. A. J., R. Chazdon, K. D. Holl, J. C. Milder, B. Finegan, A. Martínez-Salinas, P. Imbach, L. Canet y Z. Ramos. 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present y future. *Biological Conservation* 143:2301-2313.
- Dezseo, N., S. Flores, S. Zambrano-Martínez, L. Rodgers y E. Ochoa. 2008. Estructura y composición florística de bosques secos y sabanas en los llanos orientales del Orinoco, Venezuela. *Interciencia* 33:733-740.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-417.
- Forey, E., B. Chapelet, Y. Vitasse, M. Tilquin, B. Touzard y R. Michalet. 2008. The relative importance of disturbance and environmental stress at local and regional scales in French coastal sand dunes. *Journal of Vegetation Science* 19:493-502.
- Gallardo-Cruz, J. A., J. A. Meave y E. A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19-35.
- Gentry, A. H., 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pp. 146-194. *In* S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gillespie, T. W., A. Grijalva y C. N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147:37-47.
- Grime, J. P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1:151-167.
- Griscom, H. P. y M. S. Ashton. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* 161:1564-1579.

- Janzen, D. H. 1988a. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: Growth. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75:105-116.
- Janzen, D.H., 1988b. Tropical dry forests: the most endangered major ecosystem. Pp. 130-137. In E. O. Wilson (Ed.), Biodiversity. National Academic Press. Washington,
- Jha, C. S. y J. S. Singh. 1990. Composition and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *Journal of Vegetation Science* 1:609-614.
- Kalacska, M., G. A. Sánchez-Azofeita, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard, D. H. Janzen. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200:227-247.
- Kalacska, M., G. A. Sánchez-Azofeita, J. C. Calvo-Alvarado, B. Rivard y M. Quesada. 2005. Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forest. *Biotropica* 37:486-496.
- Kayes, L. J., P. D. Anderson y K. J. Puettmann. 2010. Vegetation succession among and within structural layers following wildfire in managed forests. *Journal of Vegetation Science* 21:233-247.
- Kennard, D. K., 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18:53-66.
- Killeen, T. J., A. Jardim, F. Mamani y N. Rojas. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitanía region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14:803-827.
- Kovach, W. L. 2009. MVSP: a multivariate statistical package for Windows. Version 3.13r. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales.
- Legendre, P. y E. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
- Leirana, J. L., S. Hernández-Betancourt, L. Salinas-Peba y L. Guerrero-González. 2009. Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la selva baja caducifolia espinosa de la reserva de Dzilam, Yucatán. *Polibotánica* 27:53-70.
- Lott, E. J. y T. A. Atkinson. 2002. Diversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. Pp. 83-97. In F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García-Aldrete y M. Quesada (Eds.). Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- Madeira, B. G., M. M. Espírito-Santo, S. D. Neto, Y. R. F. Nunes, G. A. Sánchez-Azofeita, G. Wilson y M. Quesada. 2009. Changes in tree and liana communities along a

- successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201:291-304.
- McCabe, D.J. y N. J. Gotelli. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 124:270-279.
- Meza, L. y J. L. López. 1997. Vegetación y mesoclima de Guerrero. Pp. 1-53. In N. Diego-Pérez y R. M. Fonseca (Eds.). Estudios florísticos en Guerrero. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Montaña, C. y E. Ezcurra. 1980. Simple instrument for quick measurement of crown projections. *Journal of Forestry* 78:699.
- Muller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, New York.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- Onaindia, M., I. Dominguez, I. Albizu, C. Garbisu y I. Amezaga. 2004. Vegetation diversity and vertical structure ad indicators of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 195:341-354.
- Orlóci, L. 1978. Multivariate analysis in vegetation research. Second Edition, Junk, The Hague.
- Peet, R. K. y N. L Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43:131-140.
- Peralta, S., 1995. Cañón del Zopilote (área Papalotepec). Pp. 1-37. In N. Diego-Pérez y R. M. Fonseca (Eds.). Estudios florísticos en Guerrero. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Powers, J. S., J. M. Becknell, J. Irving y D. Pèrez-Aviles. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management* 258:959-970.
- Prach, K. y L. R. Walker. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution* 26:119-123.
- Quesada, M. y K. E. Stoner. 2004. Threats to the conservation of the tropical dry forest in Costa Rica. Pp. 266-280. In G. W. Frankie, A. Mata y S. B. Vinson (Eds.). Biodiversity conservation in Costa Rica: Learning the lessons in a seasonal dry forest. University of California Press, Berkeley, California.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeita, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, B. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F.

- Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Roxburgh, S. H., K. Shea y J. Bastow. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85:359-371.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F.
- Rzedowski, J., R. Medina y G. Calderón. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana* 70:85-111.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* 3:407-416.
- Sánchez, O. y G. López. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana* 75:119-145.
- Sánchez-Azofeita, G. A., M. Kalacska, M. Quesada, J. C. Calvo-Alvarado, J. M. Nassar y J. P. Rodríguez. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19:285-286.
- Sánchez-Gallen, I., F.J. Álvarez-Sánchez y J. Benítez-Malvido. 2010. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 143:2111-2118.
- SPSS. 2008. SPSS for Windows. Release 17.0. Statistical Package for Social Sciences Inc, Chicago.
- Stevens, P. F. 2001. Angiosperm phylogeny website. Version 9, Junio 2008. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Accessed 5 May 2010.
- Stoner, K. E. y G. A. Sánchez-Azofeita. 2009. Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management* 258:903-906.
- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16:284-307.
- ter Braak, C. J. J. y P. Smilauer. 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Ithaca, NY, USA.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11:2063-2084.
- Uhl, C., R. Buschbacher y E. A. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 73:663-681.

- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and seed germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69-87.
- Vieira, D. L. M. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoraton Ecology* 14:11-20.
- Walker, L. R., D. J. Zarin, N. Fetcher, R. W. Myster y A. H. Johnson. 1996. Ecosystem development and plant succession on landslides in the Caribbean. *Biotropica* 28:566-576.
- Walker, L. R., J. Walker y R. J. Hobbs. 2007. Linking restoration and ecological succession. Springer Science, New York, USA.
- Walker, L. R., D. A. Wardle, R. D. Bardgett y B. C. Clarkson. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98:725-736.
- Wright, S. J. 2005. Tropical forest in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20:553-560.
- W3Trópicos. 2010. Missouri Botanical Garden's VAST nomenclatural database and associated authority files. <http://www.tropicos.org>. Accessed 25 May 2010.

CAPÍTULO 2

DISTRIBUCIÓN DE UNA COMUNIDAD DE AVES FRUGÍVORAS EN UN GRADIENTE

SUCESIONAL DE BOSQUE TROPICAL SECO



Introducción

Los constantes cambios en el uso del suelo han incrementado la vegetación secundaria y modificado la calidad y cantidad de hábitat disponibles para las comunidades biológicas (DeWalt *et al.* 2003, Wretenberg *et al.* 2010). Estos cambios involucran una disminución de árboles tropicales y la consecuente dispersión de semillas zoócoras (i.e., plantas que dependen de los animales para la dispersión de semillas), y la modificación de su distribución original (Silva y Tabarelli 2000, Cordeiro y Howe 2003). Como consecuencia, las interacciones mutualistas como la dispersión de semillas por aves frugívoras pueden ser interrumpidas (Howe y Miriti 2004), conduciendo a la eventual extinción de árboles zoócoros (Loiselle y Blake 2002), así como una disminución de las poblaciones de diversos grupos de aves frugívoras (DeWalt *et al.* 2003, Wretenberg *et al.* 2010).

Los bosques tropicales secos, en particular, enfrentan amenazas debido a las actividades agrícolas, la ganadería extensiva y el aumento de incendios asociados a estas prácticas (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeita 2010). Los cambios de uso del suelo han reducido la vegetación original a parches en diferentes etapas de sucesión (Quesada *et al.* 2009). El tamaño de estos fragmentos puede influir en la riqueza de las aves (Maldonado-Coelho y Marini 2000), pero existen evidencias que sugieren que la composición y la estructura de la vegetación que permanece en estos parches, tiene un efecto mayor sobre el número de especies de aves presentes comparado con el tamaño del fragmento (Stouffer y Bierregaard 1995, Maldonado-Coelho y Marini 2000). En este sentido, varios estudios han encontrado una disminución en la riqueza y la abundancia de los frugívoros en bosques de sucesión temprana (Githiru *et al.* 2002, Chazdon *et al.* 2011), mientras que otros han encontrado que la riqueza de especies es más alta en sitios de sucesión intermedia en bosques secos del neotrópico (Blake y Loiselle 2001, Woltmann 2003). En estas etapas de sucesión, además de la presencia de especies de bosques tempranos y maduros, la alta heterogeneidad de la vegetación que presentan influye en la diversidad de especies de aves (MacArthur y MacArthur 1961, Connell 1978).

Por otro lado, la fenología y la dinámica sucesional están estrechamente sincronizadas con la estacionalidad climática (Ceccon *et al.* 2004), y por lo tanto la distribución de las aves frugívoras en gradientes sucesionales, no necesariamente es similar en las dos estaciones del año (secas y lluvias). Durante la estación seca, por ejemplo, las aves frugívoras se alimentan principalmente de los frutos de árboles de *Bursera*, que son un componente dominante de los bosques secos maduros del occidente de México (Rzedowski *et al.* 2005). En la estación lluviosa, estas aves complementan su

dieta con artrópodos (Smith y Robertson 2008), cuando las drupas de *Bursera* aún no maduran.

La comprensión de la relación entre la estructura de la vegetación y la distribución de las aves frugívoras es esencial para desarrollar estrategias de conservación efectivas para las comunidades de plantas de los bosques tropicales secos, así como para muchas de estas especies que dependen de los frugívoros para su dispersión. Esto es particularmente importante en regiones donde la restauración y mantenimiento de los fragmentos de bosques secos estructuralmente complejos depende de la dispersión eficiente de semillas por las aves frugívoras (Uhl 1987). En este contexto, los dispersores legítimos son aquellas especies que ingieren la fruta y regurgitan o defecan las semillas lejos de la planta madre, lo que permite que la planta colonice otros sitios (Schupp *et al.* 2002). Otros frugívoros destruyen las semillas o consumen la pulpa y desechan las semillas debajo del árbol parental, y por lo tanto no contribuyen a la dispersión efectiva (Jordano 1995).

Varias especies de aves migratorias (e.g., papamoscas, Jordano 1992) son consideradas como dispersores legítimos en los bosques secos del oeste de México (Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011), y su presencia durante el invierno coincide con la fructificación de algunos árboles zoócoros dominantes (i.e., árboles del género *Bursera* en esta región) durante la estación seca (Bullock 1995). Estas aves remueven altas cantidades de frutos de estos árboles los cuales son típicos pero no exclusivos de sucesión madura (Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011). Además, la mayoría de las aves migratorias muestran una gran flexibilidad con respecto a los hábitats que ocupan durante la temporada no reproductiva y pueden moverse entre parches sucesionales maduros y tempranos (Hutto 1998, Smith *et al.* 2001). Estos cambios de hábitat facilitan la dispersión de semillas y el establecimiento de la vegetación leñosa en ambientes perturbados (Galindo-González *et al.* 2000, Tellería *et al.* 2005). Las especies residentes, por otro lado, son por lo regular más especialistas con respecto a los hábitats que ocupan y son más frecuentes en los bosques maduros (Stouffer y Bierregaard 1995). Los cambios de uso del suelo, en consecuencia, representan una amenaza para las especies que muestran poca tolerancia a la transformación de sus hábitats naturales (Smith *et al.* 2001, Gomes *et al.* 2008).

A pesar de las implicaciones en conservación, pocos estudios se han enfocado sobre la relación entre la distribución de las aves frugívoras y los cambios de hábitat en los bosques secos (Ortiz-Pulido *et al.* 2000, Smith *et al.* 2001, Chazdon *et al.* 2011). En particular, no existen estudios sobre la relación entre la vegetación y las aves frugívoras

de acuerdo con la forma en que procesan los frutos (i.e., dispersores legítimos, depredadores de semilla, consumidores de pulpa) (Levey 1987, Jordano 1995). En este estudio, se evaluó la influencia de la estructura de la vegetación, la etapa sucesional, el tamaño de los fragmentos y la época del año sobre la diversidad y distribución de aves frugívoras en un bosque tropical seco en el suroeste de México. Las principales preguntas fueron: 1) ¿De qué manera la abundancia, dominancia y riqueza de especies varía en relación con el tamaño de los fragmentos, complejidad de la vegetación y cobertura de *Bursera* spp. (cuyos frutos son la fuente más importante durante la estación seca)?, 2) ¿Cómo es que la riqueza y la abundancia de las diferentes categorías de frugívoros varía en relación a estas variables?, 3) ¿Qué especies están más asociadas con las características específicas de la vegetación o etapas sucesionales?, 4) ¿Cómo es que la estación del año afecta estas asociaciones? Para responder estas preguntas se midió la abundancia, dominancia y riqueza de la comunidad de aves frugívoras. También se agruparon a las aves de acuerdo a su estatus estacional y a la manera en que procesan los frutos que consumen.

Métodos

Estructura del hábitat

Se establecieron 41 parcelas circulares con un radio de 30 metros (0.28 ha) por cada estado sucesional (tres sitios por etapa sucesional: dos sitios con 15 y uno con 11 parcelas). En cada una de éstas ($n = 123$) se trazaron dos líneas perpendiculares dirigidas hacia los cuatro puntos cardinales. Todos los individuos (árboles y arbustos, DAP ≥ 10 cm) que intersectaron las líneas fueron registrados (ver Capítulo 1; Almazán-Núñez *et al.* 2012). La cobertura de cada planta se estimó con la fórmula de la elipse usando la longitud de diámetro máxima y mínima (Muller-Dombois y Ellenberg 1974). También se contabilizó el número de individuos arbustivos y arbóreos en cada parcela (densidad). La estratificación se determinó con una escuadra óptica marcada con dos ejes perpendiculares (Montaña y Ezcurra 1980). La escuadra tiene tres espejos de modo que una persona mirando horizontalmente puede ver los objetos que se encuentran por encima del aparato.

En cada parcela se registró la altura y el número de veces que el follaje tocó el punto de intersección. Este procedimiento se repitió cada 50 cm (60 veces) en cada uno de los transectos orientados a los cuatro puntos cardinales. La altura se agrupó en

intervalos de un metro y se estimó la diversidad de estratos foliares (DEF) con el índice de Shannon-Wiener. Adicionalmente, otras quince variables fueron estimadas: (1) densidad de arbustos, (2) cobertura de arbustos, (3) densidad de árboles de *Bursera* spp., (4) cobertura de árboles de *Bursera* spp., (5) densidad de especies suculentas (i.e., plantas de Cactaceae), (6) cobertura de especies suculentas, (7) densidad de otras especies zoócoras (i.e., especies cuyos frutos son consumidos por las aves, pero no pertenecen a Burseraceae o Cactaceae), (8) cobertura de especies zoócoras, (9) densidad total de plantas con DAP \geq 10 cm, (10) cobertura total de todas las plantas con DAP \geq 10 cm, (11) diámetro a la altura del pecho (DAP \geq 10 cm), (12) altura promedio de árboles y arbustos, (13) riqueza de arbustos, (14) riqueza de árboles y (15) riqueza total (árboles y arbustos). Los análisis para la vegetación de estos sitios se describen de manera más detallada en Almazán-Núñez *et al.* (2012).

Censos de aves

El conteo de aves se llevó a cabo de febrero de 2010 a febrero de 2011 mediante el uso de puntos de conteo de radio fijo (Hutto *et al.* 1986). Cada punto se estableció en las mismas parcelas donde la vegetación fue caracterizada y tuvieron una separación de aproximadamente 200 metros con la finalidad de evitar contar al mismo individuo más de una vez. Los conteos se realizaron en las horas de mayor actividad de las aves, tanto en las mañanas (6:30 a 11:00 hrs) como en las tardes (16:30 a 19:00 hrs). Todos los individuos vistos o escuchados dentro de un período de 10 min en cada punto fueron registrados. Este lapso de tiempo es lo suficientemente largo como para que la mayoría de las aves presentes, incluyendo las especies raras, sean contabilizadas, y lo suficientemente corto para minimizar la probabilidad de contar al mismo individuo más de una vez (Reynolds *et al.* 1980). Cada sitio fue visitado un total de ocho veces a lo largo del periodo de estudio. Debido a que la estación seca es más prolongada (siete meses) que el período húmedo (cinco meses), los sitios fueron visitados cinco veces durante el período seco y tres durante las lluvias. La abundancia obtenida para cada especie es el promedio de todas las visitas en cada estación.

Durante los censos, se registró el nombre de la especie usando la taxonomía de AOU (1998) y suplementos (www.aou.org), así como el número de individuos. Asimismo, cuando fue posible, se anotó el tipo de frugívoro de acuerdo al procesamiento que hacían de los frutos: dispersor legítimo potencial (aves que comen el fruto entero y regurgitan o defecan las semillas lejos de la planta parental), consumidor de pulpa (especies que

consumen la pulpa y descartan las semillas, usualmente debajo de la planta parental), o depredador de semillas (aves que rompen las semillas cuando las ingieren o bien, comen el fruto entero y digieren las semillas con la pulpa) (Jordano 1992, 1995; Traveset 1994). Debido a que un frugívoro puede ser dispersor de algunas especies de plantas y depredador o consumidor de pulpa en otras (Herrera 2002), se consideró el patrón general de interacción (i.e., la relación entre el tamaño de la semilla y el tipo de procesamiento; Levey 1987), particularmente con base en la manera en la que procesan las drupas de *Bursera* spp., que para el área de estudio, los frutos de estos árboles son los más consumidos por los frugívoros, además de que los árboles de este género son dominantes en la región (Almazán-Núñez *et al.* 2012). Para algunas aves, no se registraron observaciones directas pero debido a que se conoce que son frugívoros, se utilizó lo mencionado en la literatura sobre las aves neotropicales para categorizarlas (i.e., Skutch 1983). La mayoría de las observaciones coincidieron con la literatura con excepción de especies como *Passerina versicolor*, *P. leclancherii* y *Spinus psaltria*, las cuales son generalmente consideradas como granívoras pero fueron observadas comiendo el pseudoarilo de frutos de *Bursera* spp. Debido a que por lo general descartan las semillas de las drupas, se les categorizó como consumidores de pulpa. Las especies se separaron también de acuerdo con su estatus estacional (i.e., migratorias o residentes).

Análisis estadístico

Se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA) con rotación Varimax para las 16 variables del hábitat y así obtener un número reducido de factores para sintetizar la estructura de la vegetación. Este análisis fue ejecutado debido a la alta correlación que presentaron las variables, lo que dificultó evaluar cuál de ellas explicaba la distribución de las aves.

Se analizó el número total de especies registradas mediante el estimador de riqueza de Chao2. Se ha demostrado que este estimador de riqueza no paramétrico permite aproximaciones confiables utilizando unidades de muestra con un tamaño relativamente pequeño (i.e., parcelas circulares; Hortal *et al.* 2006, González-Oreja *et al.* 2010). Además, se ha encontrado también que es menos dependiente de la intensidad de muestreo comparado con otros estimadores (Colwell y Coddington 1994, Hortal *et al.* 2006). Estos cálculos se llevaron a cabo con el programa EstimateS (versión 8, Colwell 2006). La dominancia se obtuvo con el índice de Simpson (Magurran 1988). Las

diferencias en la abundancia y dominancia de las aves entre sitios y estados sucesionales en la temporada de secas y lluvias fueron comparadas mediante un análisis de varianza desbalanceado de dos vías (ANOVA, factor 1: estado sucesional, factor 2: sitios). Para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, los datos fueron transformados a $\log(x + 1)$ previo al análisis. Las comparaciones múltiples fueron ejecutadas con la prueba de Tukey HSD con el paquete estadístico SPSS v. 17.0 (SPSS 2008). Debido a que el esfuerzo de muestreo fue diferente entre sitios se hicieron análisis de rarefacción para comparar la riqueza. El efecto de la vegetación sobre la riqueza rarefaccionada, abundancia y dominancia de aves frugívoras se calculó con regresiones lineales. Se utilizaron también análisis de regresión para evaluar la influencia del tamaño de los fragmentos sobre el número de aves frugívoras. Todos los análisis fueron considerados estadísticamente significativos cuando $P < 0.05$.

La relación entre la distribución de las especies y los componentes obtenidos de la ordenación de las variables se analizó mediante un análisis de correspondencia canónica (CCA). Esta técnica se emplea para extraer gradientes ambientales sintéticos de grupos de datos ecológicos (Ter Braak y Verdonshot 1995) y detectar los patrones de distribución de especies que pueden ser explicados por un conjunto de variables ambientales (Storch *et al.* 2002). Todas las especies de aves con ≥ 3 individuos en ambas estaciones del año fueron incluidas en los análisis de acuerdo con los métodos descritos por Ter Braak y Smilauer (2002). La significancia estadística de la relación entre la abundancia de los frugívoros y las variables del hábitat fue probada usando permutaciones de Monte Carlo (999 simulaciones, $P < 0.05$). Para esto se usaron dos pruebas estadísticas, una basada en el primer eje de ordenación y la otra basada en la suma de todos los ejes canónicos (Ter Braak y Smilauer 2002). Estos análisis fueron ejecutados en los programas CANOCO 4.5 y CANODRAW 4.0 (Ter Braak y Smilauer 2002).

Resultados

Estructura del hábitat

La estructura de la vegetación difirió entre etapas serales. La densidad de árboles, la cobertura de la vegetación y la diversidad de estratos foliares fueron mayores en las etapas intermedias (Almazán-Núñez *et al.* 2012). Esto se debió a que existieron más árboles jóvenes en estos sitios comparados con los bosques maduros los cuales tuvieron árboles más grandes, pero en menor cantidad. Los árboles en etapas sucesionales

tempranas estuvieron más dispersos que en los otros fragmentos de bosques con sucesión más avanzada.

La estructura de la vegetación fue resumida en tres componentes principales que explicaron el 89% de la varianza (Cuadro 1). El primer componente (CP1) explicó el 60% de la varianza y representó la complejidad de la vegetación debido a su relación con variables como la altura de las plantas, diversidad de estratos foliares, densidad y cobertura de *Bursera* spp., densidad y cobertura total de plantas, riqueza de árboles y riqueza total. Los valores positivos más altos del segundo componente (19% de la varianza explicada) correspondieron a la cobertura de otras plantas zoócoras, las cuales están presentes en bosques con menor complejidad (i.e., *Ficus* spp. y *Capparis* spp.) y las cuales no incluyen especies de Burseraceae o Cactaceae y, negativamente este componente se relacionó con la riqueza, densidad y cobertura de arbustos. El tercer componente (9% de varianza explicada) estuvo relacionado con la cobertura de cactáceas.

Cuadro 1. Valores de la ordenación (ACP) de los tres principales factores para las variables de hábitat en nueve sitios en un bosque tropical seco en el suroeste de México. Los sitios representaron diferentes etapas sucesionales.

	CP1	CP2	CP3
Variables florísticas			
Riqueza de arbustos	0.27	-0.73*	-0.47
Riqueza de árboles	0.86**	0.43	0.09
Riqueza total	0.94***	-0.13	-0.25
Variables estructurales			
Densidad de arbustos (ind/ha)	-0.43	-0.88**	-0.01
Densidad de <i>Bursera</i> (ind/ha)	0.93***	0.22	0.23
Densidad de especies suculentas (ind/ha)	-0.56	-0.49	-0.24
Densidad de otras zoócoras (ind/ha)	0.25	0.93***	0.06
Densidad total de plantas (ind/ha)	0.86**	0.31	0.20
Cobertura de arbustos (m ²)	-0.02	-0.86**	0.25
Cobertura de <i>Bursera</i> (m ²)	0.90***	0.23	0.34
Cobertura de especies suculentas (m ²)	0.40	-0.15	0.89**
Cobertura de otras zoócoras (m ²)	0.33	0.82**	0.08
Cobertura total de plantas (m ²)	0.90***	0.09	0.34
Diámetro a la altura del pecho de árboles (cm)	0.56	0.66*	0.44
Altura promedio de todas las plantas (m)	0.73*	0.62	0.03
Diversidad de estratos foliares (H')	0.73*	0.31	0.44

Eigenvalores	9.65	3.07	1.49
Varianza explicada (%)	60	19	9
Varianza acumulada (%)	60	79	89

Las correlaciones significativas están resaltadas con * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

Composición de aves frugívoras.

Se registraron 2949 individuos de 31 especies de aves frugívoras en los nueve sitios de estudio (Cuadro 2). Especies como *Ortalis poliocephala*, *Leptotila verreauxi*, *Zenaida asiatica*, *Aratinga canicularis*, *Melanerpes chrysogenys*, *Myiarchus tyrannulus*, *M. cinerascens*, *Tyrannus verticalis*, *T. vociferans*, *Passerina lechlanchei* e *Icterus pustulatus* estuvieron presentes en todos los sitios. Otras aves frugívoras sólo se encontraron en etapas de sucesión intermedias o maduras, donde la cobertura de los árboles es mayor (e.g., *Zenaida macroura*, *Momotus mexicanus*, *Melanerpes hypopolius*, *Myiarchus nuttingi* y *Mimus polyglottos*). Ninguna especie fue exclusiva de las etapas tempranas, aunque las cuatro especies consumidoras de pulpa fueron más abundantes en sitios de etapas de sucesión temprana (15% del total de la abundancia de aves). Se encontraron además seis especies (15% de todos los individuos) que depredan las semillas, y 21 dispersores legítimos potenciales (70% del total; Cuadro 2). De acuerdo al estimado de Chao2, en promedio el 90.2% de la riqueza estimada fue detectada durante la estación seca y 76.8% en la estación lluviosa (Cuadro 3).

Cuadro 2. Composición de especies, estatus estacional, tipo de frugívoro y abundancia de aves en nueve sitios representados por tres etapas sucesionales en un bosque tropical seco en el suroeste de México. El código después del nombre en inglés de las especies fue usado en los análisis de ordenación.

Especies	Estatus/Tipo de frugívoro	Etapa sucesional								
		Temprana			Intermedia			Madura		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
West Mexican Chachalaca WMCH (<i>Ortalis poliocephala</i>)	R/DISP	4	5	15	17	11	13	3	8	4
White-tipped Dove WTDO (<i>Leptotila verreauxi</i>)	R/DEPR	9	6	15	12	16	33	16	20	30
White-winged Dove WWDO (<i>Zenaida asiatica</i>)	M/DEPR	1	4	4	2	11	9	1	5	1
Mourning Dove MODO (<i>Z. macroura</i>)	M/DEPR							1		
Orange-fronted Parakeet OFPA (<i>Aratinga canicularis</i>)	R/DEPR	16	6	6	16	21	33	18	55	57
Russet-crowned Motmot RCMO (<i>Momotus mexicanus</i>)	R/DISP					12	9	3	6	7
Golden-cheeked Woodpecker GCWO (<i>Melanerpes chrysogenys</i>)	R/DISP	10	7	21	51	69	73	42	72	62
Gray-breasted Woodpecker GBWO (<i>M. hypopolius</i>)	R/DISP				1				1	3
Ladder-backed Woodpecker LBWO (<i>Picoides scalaris</i>)	R/DISP	2	1			4	2		1	
Dusky-capped Flycatcher DCFL (<i>Myiarchus tuberculifer</i>)	ML/DISP				2			5	7	
Ash-throated Flycatcher ATFL (<i>M. cinerascens</i>)	M/DISP	10	4	12	11	9	12	17	10	11
Nutting's Flycatcher NUFL (<i>M. nuttingi</i>)	M/DISP					1	1			1
Brown-crested Flycatcher BCFL (<i>Myiarchus tuberculifer</i>)	ML/DISP	15	8	16	19	15	19	30	17	13
Sulphur-bellied Flycatcher SBFL (<i>Myiodynastes luteiventris</i>)	M/DISP	5		22	6	5	4	5	5	11
Tropical Kingbird TRKI (<i>Tyrannus melancholicus</i>)	R/DISP				1	1				
Cassin's Kingbird CAKI (<i>T. vociferans</i>)	M/DISP	8	15	4	25	43	25	28	31	11
Western Kingbird WEKI (<i>T. verticalis</i>)	M/DISP	66	52	10	48	67	108	18	61	81
Scissor-tailed Flycatcher STFL (<i>T. forficatus</i>)	M/DISP									1
White-throated Magpie-Jay WTMJ (<i>Calocitta formosa</i>)	R/DISP	9		15	8	5	27	14	9	5
Golden Vireo GOVI (<i>Vireo hypochryseus</i>)	R/DISP					1				
Warbling Vireo WAVI (<i>V. gilvus</i>)	R/DISP						1			
Northern Mockingbird NOMO (<i>Mimus polyglottos</i>)	R/DISP				1				1	
Blue Grosbeak BLGR (<i>Passerina caerulea</i>)	R/DEPR			1	1		1			1
Varied Bunting VABU (<i>P. versicolor</i>)	R/CONS		2	2	2	3	5	5	5	
Orange-breasted Bunting OBBU (<i>P. leclancherii</i>)	R/CONS	5	7	4	3	10	1	1	7	2
Black-headed Grosbeak BHGR (<i>Pheucticus melanocephalus</i>)	M/DEPR								5	1

Cuadro 2. Continúa

Western Tanager WETA (<i>Piranga ludoviciana</i>)	M/DISP			1			1	1		3
Black-vented Oriole BVOR (<i>Icterus wagleri</i>)	R/DISP	2	1			2			4	4
Streak-backed Oriole SBOR (<i>I. pustulatus</i>)	R/DISP	29	50	29	36	56	60	31	45	46
Lesser Goldfinch LEGO (<i>Spinus psaltria</i>)	R/CONS	31	21	44	1	23	6	7	9	
House Finch HOFI (<i>Haemorhous mexicanus</i>)	R/CONS	36	82	1	87	24	4	4	3	
# ind/sitio		258	271	222	350	409	447	250	387	355
# ind/etapa sucesional		751			1206			992		

Estatus: R (residente), M (migratorio), ML (migratorio local) de acuerdo con Howell y Webb (1995) y observaciones personales. Tipo de frugívoro: DEPR: depredador de semillas, DISP: dispersor legítimo potencial, CONS: consumidor de pulpa.

Relación aves frugívoras-hábitat: patrones en la estación seca

El número rarefaccionado de especies (MaoTau) fue similar entre etapas sucesionales (Cuadro 3). Los sitios de bosque intermedio y maduro tuvieron más individuos que los de etapas tempranas (Figura 1a). No obstante la interacción entre sitios y etapas fue significativa (Cuadro 4), debido a que uno de los sitios de sucesión temprana (ET2) no presentó diferencias significativas con respecto a uno de los sitios de bosque maduro (EM1). La dominancia fue consistentemente mayor en las etapas tempranas (Figura 1c, Cuadro 4), debido principalmente a la presencia de más individuos de algunas aves como *Haemorhous mexicanus* y *Spinus psaltria*. En este caso, la interacción no fue significativa.

En la estación seca, existió una relación negativa entre el tamaño de los fragmentos del hábitat y el número rarefaccionado de especies ($F_{2,7} = 16.05$, $P = 0.005$). La abundancia del total de aves frugívoras, así como de las migratorias aumentó significativamente con la complejidad de la vegetación y la cobertura de especies de *Bursera* spp. durante la estación seca (Figuras 2a-b). Por otro lado, la riqueza rarefaccionada y la abundancia de depredadores de semillas (DepSem) estuvieron positivamente correlacionadas con el primer eje de la ordenación de la vegetación (Figura 3a). El número de especies de este grupo de aves también se correlacionó positivamente con la cobertura de *Bursera* spp. (Figura 3b). La riqueza (Figura 3e-f) y abundancia (Figura 3g-h) de dispersores legítimos potenciales (DisLeg) también incrementó en sitios con vegetación compleja y con mayor cobertura de especies de *Bursera*. Estas mismas tendencias se mostraron con la abundancia de los papamoscas, los cuales pueden remover altas cantidades de frutos en la región (en particular de árboles de *Bursera*; Figura 3g-h).

En la estación seca, las pruebas de Monte Carlo para el primer eje fueron marginalmente significativas (F -ratio = 1.85, P = 0.07), pero éstas se hicieron significativas con la adición de los otros dos ejes (F -ratio = 1.77, P = 0.01). El primer eje del ACC (eigenvalue, λ = 0.12) explicó el 52.4% de la variación en la relación entre la distribución de los frugívoros y las variables del hábitat, y tuvo una correlación positiva con el primer eje de la ordenación (complejidad de la vegetación = ComVeg; -0.73, P < 0.05). Los otros dos componentes (cobertura de suculentas = CobSuc y especies zoocóras de sitios perturbados = ZooPer), explicaron 31.3% y 16.7% de la variación y estuvieron correlacionadas con el segundo (-0.70, P < 0.05) y tercer (-0.67, P < 0.05) eje respectivamente.

Los dispersores legítimos potenciales *Myiarchus nuttingi*, *Melanerpes chrysogenys*, *M. hypopolius*, *Myiodynastes luteiventris*, *Icterus wagleri* y los depredadores de semillas *Aratinga canicularis*, *Leptotila verreauxi* y *Pheucticus melanocephalus*, fueron positivamente relacionados al primer eje de la ordenación de las plantas (Figura 4a). Mientras que los consumidores de pulpa como *Passerina versicolor*, *P. lechlancherii* y *Spinus psaltria* estuvieron asociados con el segundo componente de la ordenación, al igual que los dispersores legítimos migratorios *Tyrannus vociferans*, *Myiarchus cinerascens* y *M. tyrannulus*. Los consumidores de pulpa *Haemorhous mexicanus*, el dispersor legítimo potencial *Tyrannus verticalis* y el depredador de semillas *Passerina caerulea* estuvieron asociados con la cobertura de plantas suculentas (Figura 4a).

Cuadro 3. Riqueza observada (Sobs), esperada (Chao2) y rarefaccionada (MaoTau) de la comunidad de aves frugívoras en nueve sitios que representan tres etapas sucesionales en un bosque tropical seco en el suroeste de México.

Etapa sucesional	Sitios	Estación seca				Estación lluviosa			
		Sobs	MaoTau	Chao2	Chao2%	Sobs	MaoTau	Chao2	Chao2%
ET	1	16	14	23	61.5	11	9	12	91.7
	2	14	13	15	77.8	13	9	15	86.7
	3	14	14	14	100.0	11	9	14	78.6
	1-3	20	20	20	95.2	15	15	15	100.0
EI	1	20	15	23	71.4	8	7	9	88.9
	2	20	15	21	83.3	15	12	21	71.4
	3	20	15	23	74.1	14	12	23	60.9
	1-3	26	21	29	76.5	17	16	20	85.0
EM	1	17	14	18	81.0	12	12	18	66.7
	2	21	15	25	70.0	16	14	25	64.0
	3	19	14	22	70.4	12	11	22	54.5
	1-3	23	20	24	92.0	20	20	21	95.2

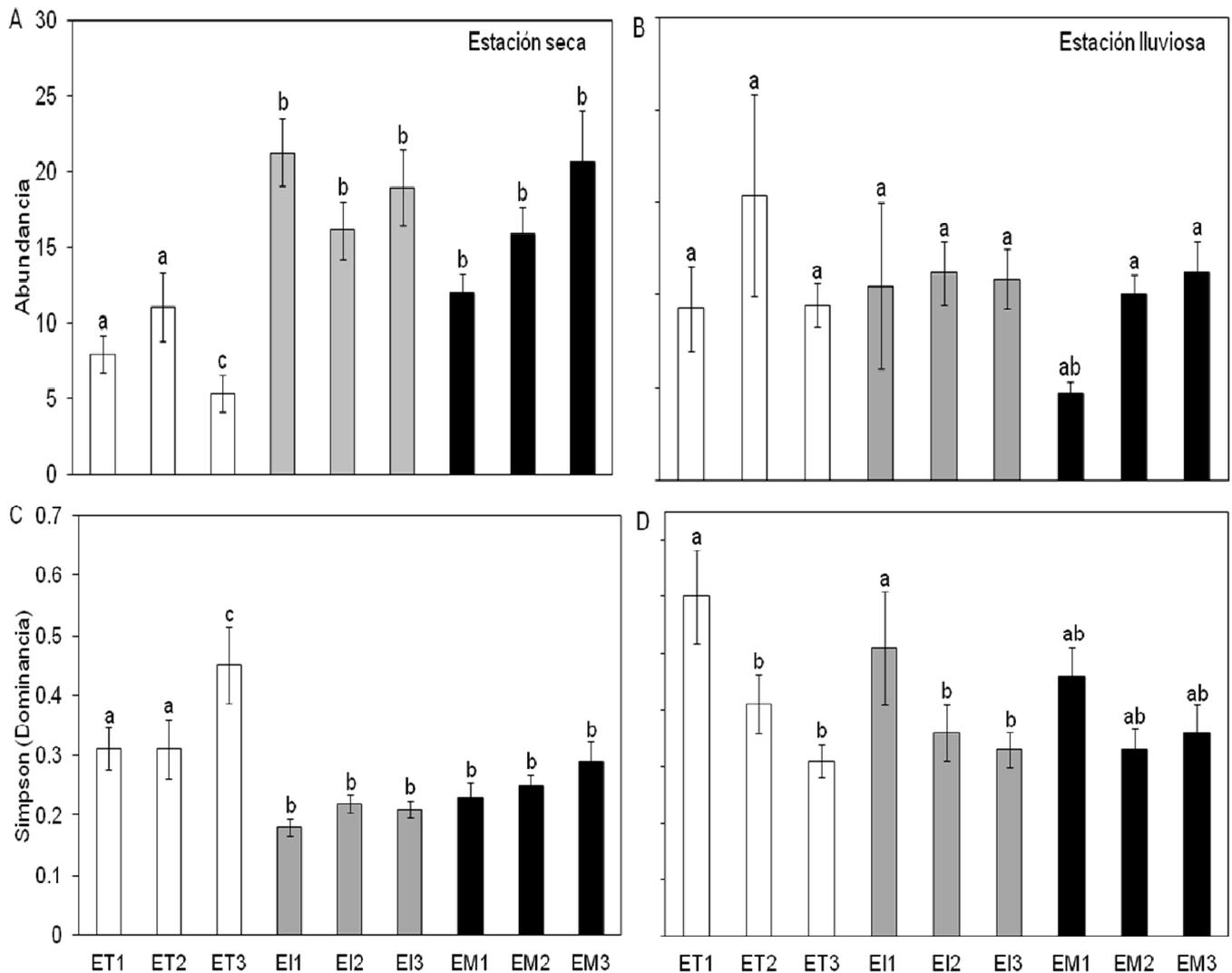


Figura 1. Valores promedio de abundancia y dominancia para la comunidad de aves frugívoras en nueve sitios que representan tres estados sucesionales en un bosque tropical seco en el suroeste de México durante la estación seca (a y c) y lluviosa (b y d). Letras diferentes denotan diferencias significativas ($P < 0.05$) de acuerdo con la prueba de Tukey HSD. ET = etapa temprana, EI = etapa intermedia, EM = etapa madura.

Relación aves frugívoras-hábitat: patrones en la estación lluviosa

En la época lluviosa, la riqueza rarefaccionada fue menor en los sitios sucesionales tempranos en comparación con los estados intermedios y maduros (Cuadro 3). La relación entre el tamaño de los fragmentos y el número de especies no fue significativa ($F_{2,7} = 0.34$, $P = 0.57$) y existieron diferencias significativas en el número de individuos entre sitios, pero no entre etapas serales. Uno de los sitios sucesionales tempranos (ET2) tuvo la mayor abundancia de frugívoros, y un sitio de bosque maduro (EM1) la menor, en

comparación con los otros sitios (Figura 1b, Cuadro 4). Existieron diferencias significativas en la dominancia de especies de aves entre sitios, pero no entre etapas serales (Figura 1d, Cuadro 4). Las aves consumidoras de pulpa (ConPul) estuvieron negativamente correlacionadas tanto con el primer eje de la ordenación (Figura 3g) y la cobertura de árboles de *Bursera* spp. (Figura 3h).

En lluvias, las pruebas de permutaciones de Monte Carlo no fueron significativas para el primer eje (F -ratio = 1.69, P = 0.41), ni para el total de los ejes canónicos (F -ratio = 1.16, P = 0.34). Sin embargo, la distribución de los grupos de frugívoros mostró un patrón similar a la época de secas. Los dispersores legítimos migratorios como *Tyrannus verticalis* y *Piranga ludoviciana* y los residentes *Calocitta formosa* y *Melanerpes chrysogenys*, además del depredador de semillas *Leptotila verreauxi* (Figura 4b), estuvieron asociados con el primer eje de la ordenación (complejidad de la vegetación). En contraste, los consumidores de pulpa *Spinus psaltria* y *Passerina versicolor* y el dispersor legítimo *Ortalis poliocephala*, estuvieron asociados con el segundo eje (especies zoocóras de sitios perturbados). La especie *Haemorhous mexicanus* nuevamente se asoció con la cobertura de suculentas (Figura 4b).

Cuadro 4. ANOVA de dos vías para las comparaciones de la diversidad y abundancia de aves frugívoras entre tres estados sucesionales en un bosque seco en el suroeste de México.

	Secas					Lluvias				
	g.l.	Abundancia		Dominancia		Abundancia		Dominancia		
		F	P -value							
Etapa sucesional	2	35.03	***	18.90	***	0.37	n.s.	1.05	n.s.	
Sitio	2	0.81	n.s.	4.05	*	5.31	**	14.57	***	
Etapa x sitio	4	5.09	**	0.34	n.s.	0.57	n.s.	1.00	n.s.	

n.s. no significativo, * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001

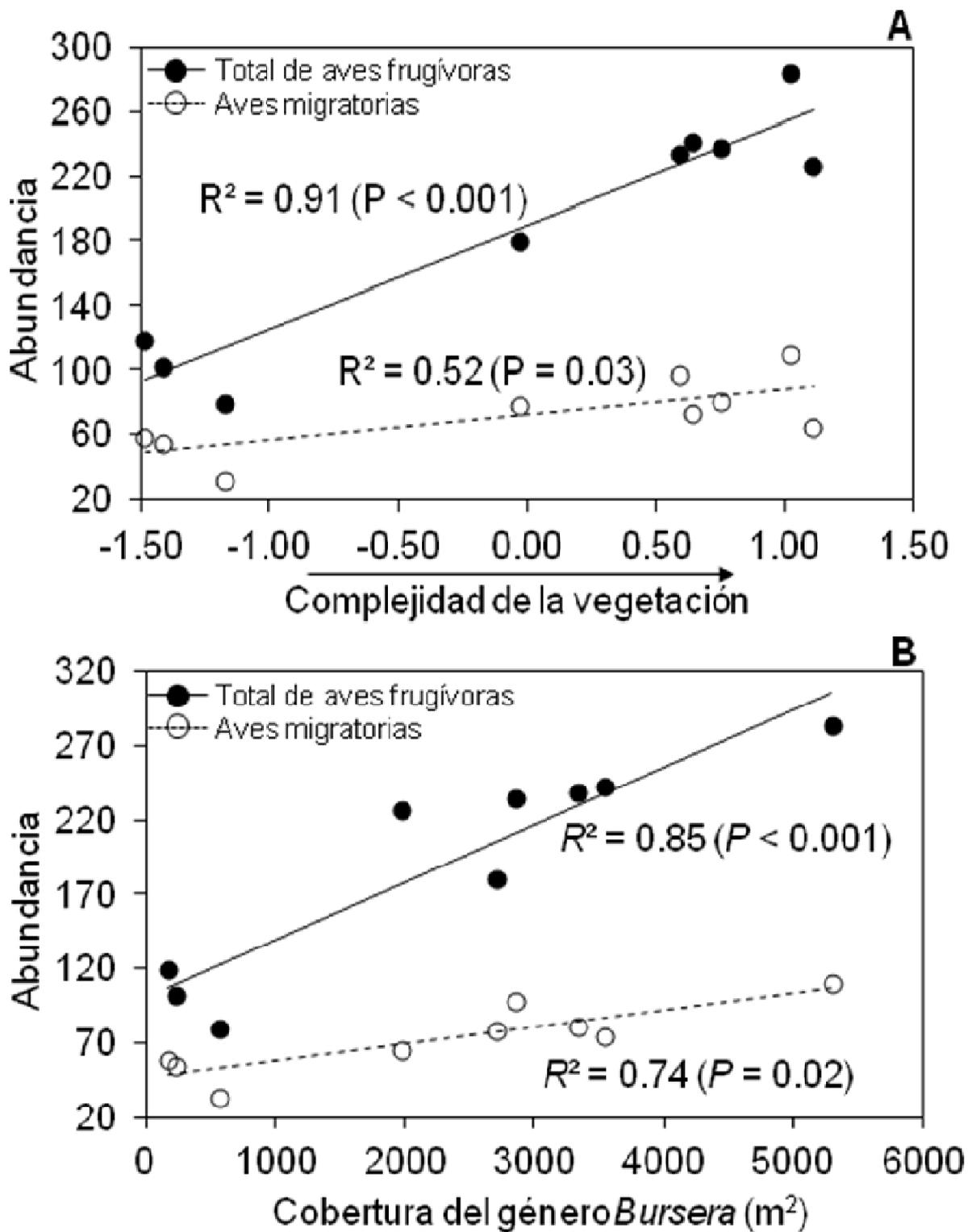


Figura 2. Relaciones entre la abundancia total de aves frugívoras y las aves migratorias, con (a) el primer factor del ACP de la vegetación en nueve sitios que representan tres estados sucesionales, y (b) cobertura del género *Bursera* en un bosque seco del suroeste de México. El primer factor de la ordenación representó el gradiente de sucesión temprano a avanzado.

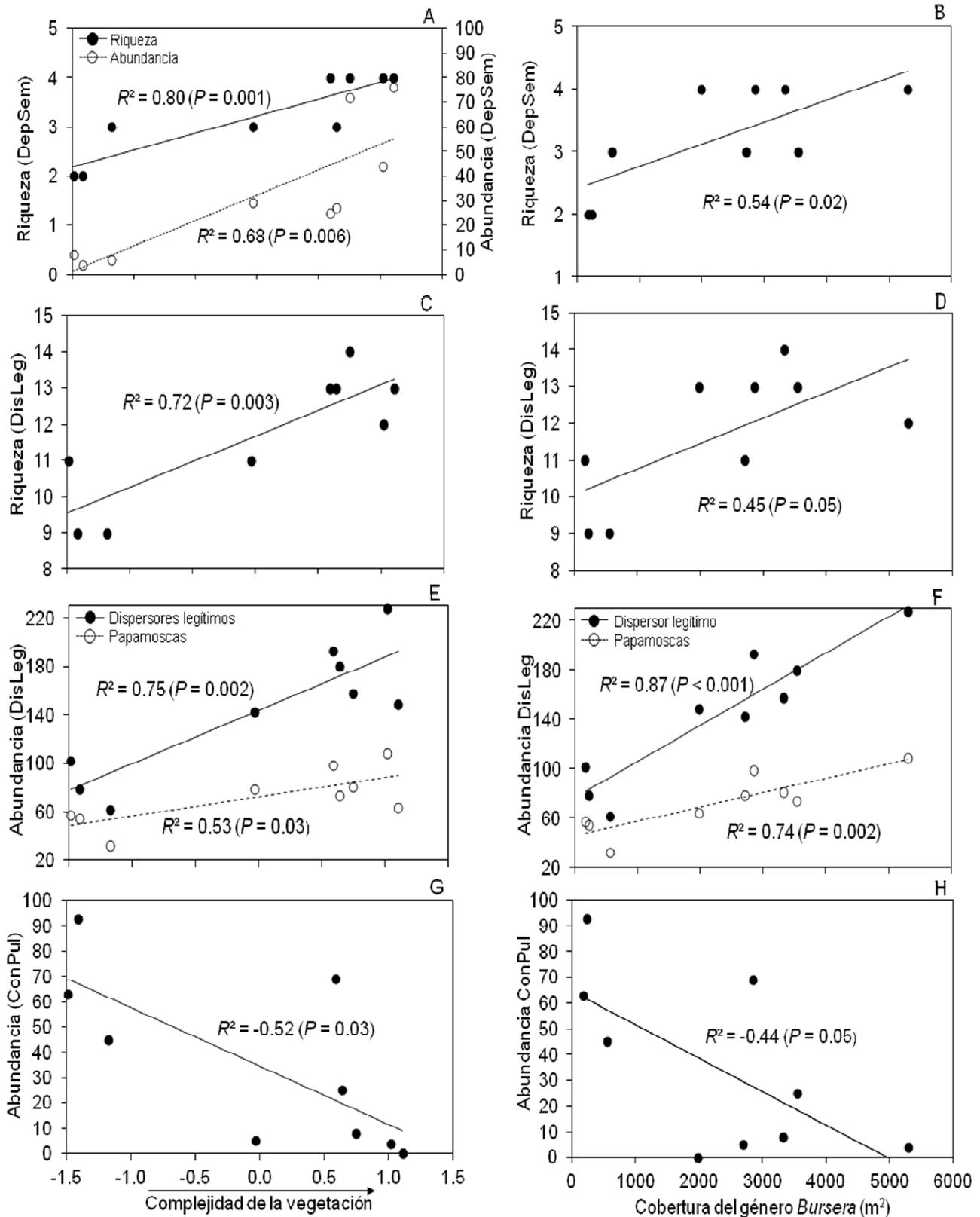


Figura 3. Relaciones entre los diferentes gremios de aves frugívoras y el primer factor de la ordenación del ACP de la vegetación, así como la relación con la cobertura de árboles de *Bursera*, en la época de secas (a-f) y lluvias (g y h). El primer factor de la ordenación representó el gradiente de sucesión temprano a avanzado. Las abreviaturas están indicadas como DepSem (depredador de semillas), ConPul (consumidor de pulpa), DisLeg (dispersor legítimo potencial).

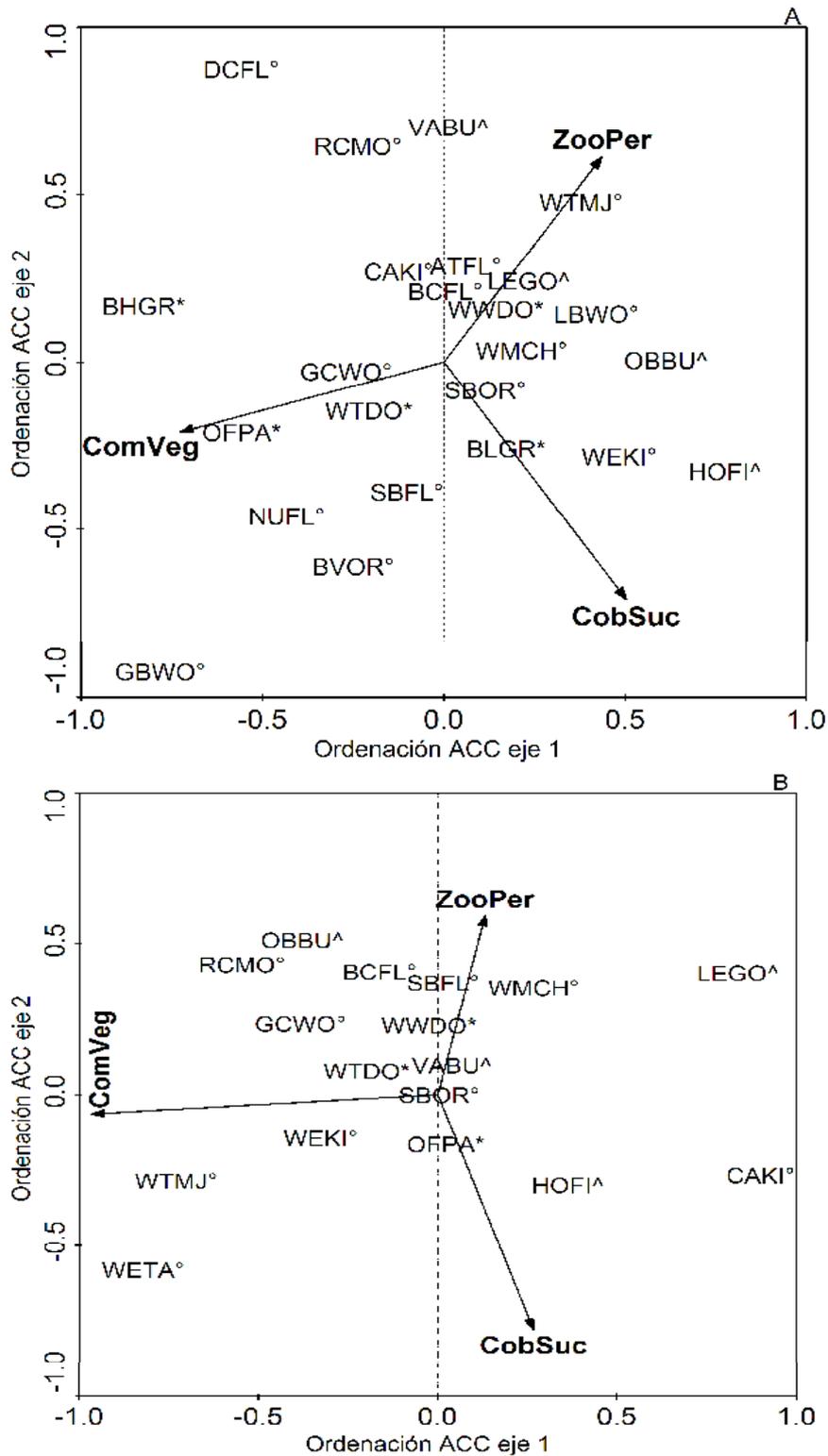


Figura 4. Ordenación canónica de una comunidad de aves frugívoras en un bosque seco en el suroeste de México durante dos estaciones contrastantes: estación seca (a) y lluviosa (b). Los factores independientes son los tres principales factores principales obtenidos de la ordenación del ACP de la vegetación. (°) dispersor legítimo potencial, (*) depredador de semillas, (^) consumidor de pulpa. Las variables se indican como: ComVeg = complejidad de la vegetación, ZooPer = especies zoócoras de sitios perturbados, CobSuc = cobertura de suculentas. Las abreviaturas de las aves son las mismas del cuadro 2. Las especies con \leq dos individuos fueron excluidas de los análisis.

Discusión

La riqueza, abundancia y dominancia de aves frugívoras varió entre estaciones del año y entre los diferentes estados sucesionales. La distribución de las aves también varió con respecto a la complejidad de la vegetación, las especies de plantas zoocóras y la cobertura de especies suculentas. No se encontró una relación significativamente positiva entre el tamaño de los fragmentos y el número de especies. La riqueza de especies del total de frugívoros tampoco se correlacionó con la complejidad de la vegetación. Por otro lado, durante la estación seca, tanto la abundancia y el número de especies de depredadores de semillas, los migratorios y dispersores legítimos se asociaron positivamente con la complejidad de la vegetación. La riqueza y abundancia de dispersores legítimos, así como la riqueza de depredadores de semillas también se correlacionaron significativamente con la cobertura de *Bursera* spp. Esto indica que los parámetros de la vegetación fueron más importantes que el tamaño del área durante la temporada de secas. Otras aves frugívoras que descartan las semillas de los frutos que consumen (consumidores de pulpa), fueron más abundantes en etapas tempranas. Además, los resultados de los análisis de correspondencia canónica mostraron que muchas especies de residentes frugívoros estuvieron presentes en bosques con una mayor complejidad de la vegetación, pero los dispersores legítimos migratorios estuvieron presentes en la mayoría de los sitios, y algunos incluso tuvieron abundancias más altas en fragmentos con vegetación abierta y etapas de sucesión temprana. Los resultados obtenidos sugieren que tanto la disponibilidad de frutos y la estructura de la vegetación pueden, por lo tanto, explicar la abundancia y riqueza de frugívoros en los bosques secos.

Debido a los constantes cambios en el uso del suelo, las áreas deforestadas o en etapas iniciales de sucesión suelen ocupar áreas con mayor superficie que los bosques en sucesión avanzada (Quesada *et al.* 2009). Sin embargo, los bosques tempranos son menos complejos estructuralmente. Esto puede explicar la falta de significancia entre la riqueza y el tamaño de los fragmentos, un patrón que también ha sido reportado por otros autores (Newmark 1991, Stouffer y Bierregaard 1995, Maldonado-Coelho y Marini 2000, Echeverría *et al.* 2007). Además, los fragmentos más pequeños en los sitios de estudio que corresponden a las etapas intermedias y maduras, tuvieron una mayor riqueza y cobertura de *Bursera* spp. (Almazán-Núñez *et al.* 2012). Las drupas de *Bursera* son removidas por diferentes grupos de aves frugívoras en la estación seca (Greenberg *et al.* 1995, Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011), lo que podría explicar la alta abundancia y riqueza de aves frugívoras en estos sitios. Estos frutos

pueden ser especialmente importantes para las especies migratorias, ya que les provee reservas energéticas como lípidos y proteínas que almacenan en el cuerpo para sobrevivir durante el invierno, y regresar a sus áreas de reproducción (Tellería *et al.* 2005, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011).

A pesar de que el número de aves migratorias fue mayor en las etapas intermedias y maduras, donde la vegetación es más compleja, se ha sugerido que estas especies utilizan parches indistintos de vegetación como paradas intermedias en sus rutas de migración (Hutto 1998). Esto fue confirmado por los resultados de la ordenación. El análisis de correspondencia canónica mostró que *Tyrannus vociferans*, *Myiarchus cinerascens* y *M. tyrannulus* fueron más abundantes en bosques estructuralmente simples, que corresponden con los fragmentos en etapas de sucesión temprana. Las aves migratorias pueden por lo tanto, ayudar a establecer árboles zoócoros en estados de sucesión temprana o perturbados, incrementando la conectividad entre fragmentos aislados, al facilitar el movimiento de propágulos entre parches de distintas etapas (Tellería *et al.* 2005, Bascompte y Jordano 2007). Como consecuencia, las aves migratorias ayudan en la recuperación de la vegetación leñosa (Guevara y Laborde 1993, Galindo-González *et al.* 2000, Herrera y García 2009).

Los análisis de la ordenación muestran que muchas aves frugívoras son susceptibles a las modificaciones en la composición y estructura de la vegetación (Silva y Tabarelli 2000, Cordeiro y Howe 2003). Sin embargo, algunas especies son tolerantes y pueden responder positivamente a estos cambios (Marsden *et al.* 2006, Dent y Wright 2009). En el área de estudio los sitios de sucesión temprana presentan áreas abiertas y parches aislados de árboles zoócoros (Carrière *et al.* 2002, Almazán-Núñez *et al.* sometido) que son visitados por especies resistentes a la perturbación (Dent y Wright 2009). Especies como *Spinus psaltria* y *Passerina lechlancherii* están asociadas a áreas abiertas con pastizales y árboles dispersos (Howell y Webb 1995), y fueron más abundantes en fragmentos abiertos con menor complejidad de la vegetación en el área de estudio. Estos resultados coinciden con lo reportado por Chazdon *et al.* (2011) quienes encontraron una dominancia mayor de especies de este grupo de frugívoros en áreas perturbadas de la región de Chamela-Cuixmala en el occidente de México. La mayor abundancia de *S. psaltria*, *Haemorhous mexicanus* y los ubicuos *Tyrannus verticalis* e *Icterus pustulatus* explican la alta dominancia en etapas serales tempranas.

Los especialistas de hábitat como *Aratinga canicularis*; un depredador de semillas, así como *Melanerpes chrysogenys* y *Myiarchus nuttingi*, ambos dispersores legítimos fueron mayormente encontrados en bosques en estados avanzados de sucesión. Este

también fue el caso de *Pheucticus melanocephalus*. Sin embargo, en términos generales, los dispersores legítimos residentes y los depredadores de semillas, se encontraron en hábitats con vegetación más compleja ya que éstos proveen mejores oportunidades para el forrajeo y la anidación (Ding *et al.* 2010, Palomera-García 2010). Las etapas serales intermedias incluyeron especies que son típicas tanto de bosques perturbados (e.g., *Haemorhous mexicanus*, *S. psaltria*) y maduros (*Melanerpes hypopolius*, *P. melanocephalus*). Esta combinación ha sido documentada para otros grupos de animales del neotrópico como anfibios y reptiles (Herrera-Montes y Brokaw 2010), murciélagos filostómidos (Avila-Cabadilla *et al.* 2009) y plantas leñosas (Madeira *et al.* 2009, Almazán-Núñez *et al.* 2012).

En la estación húmeda, la relación entre la riqueza y el tamaño de los sitios de estudio no fue significativa. El número de individuos, por otro lado fue mayor en uno de los sitios de sucesión temprana. La presencia en estos sitios de árboles como *Ficus cotinifolia* y *Capparis* spp., las cuales producen abundantes frutos que son consumidos por los frugívoros durante las lluvias (Lorea-Hernández 2004, Durán-Ramírez *et al.* 2010) puede explicar la mayor abundancia de aves en estos sitios.

Los árboles de *Bursera* no presentan frutos maduros durante las lluvias, y esto explica la ausencia de una correlación significativa entre los frugívoros y la cobertura de estas especies. Esto también podría explicar la ausencia de algunas aves residentes en la época lluviosa (i.e., *M. tuberculifer*) o su presencia sólo durante el inicio de esta temporada (i.e., *M. tyrannulus*). Aunque algunas aves frugívoras pueden cambiar los recursos usados en respuesta a los cambios estacionales (Carnicer *et al.* 2009), especies como los papamoscas antes mencionados probablemente realicen migraciones locales en épocas de escasez de frutos, como se ha observado en otras especies de papamoscas en los bosques tropicales secos (Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011). Los consumidores de pulpa fueron más abundantes en etapas serales tempranas, como indicaron las correlaciones negativas entre la abundancia y el primer eje de ordenación de la vegetación y la cobertura de *Bursera* spp. Durante las lluvias existen más gramíneas que proporcionan semillas a las especies de este grupo. Finalmente, como se muestra en los resultados de la ordenación, hubo especies que parecen no tolerar a las perturbaciones, incluyendo a *Melanerpes hypopolius*, *Myiarchus nuttingi*, *M. tuberculifer* y *Momotus mexicanus*, los cuales son considerados dispersores legítimos y pueden representar un especial interés desde la perspectiva de la conservación.

Comparación entre las dos estaciones

La diferencia en la abundancia y dominancia de aves entre etapas de sucesión y la complejidad de la vegetación fue más evidente en la estación seca. Estas diferencias, además de los cambios en la cobertura del follaje, estuvieron probablemente relacionadas con la disponibilidad de frutos durante el ciclo anual. En ambas estaciones los dispersores legítimos y los depredadores de semillas estuvieron asociados con los estados de sucesión avanzada. Sin embargo, la presencia de los dispersores legítimos en diferentes etapas es particularmente importante en la estación seca debido a que remueven grandes cantidades de frutos (Jordano 1995) y dispersan sus semillas entre etapas serales. Esto es cierto para *Bursera* spp. (Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011), y especialmente para aquellas especies que son endémicas a la cuenca del Balsas (e.g., *B. longipes*, *B. chemapodicta*). La contribución de los dispersores legítimos a la dinámica poblacional de las plantas es considerable, especialmente en áreas perturbadas (Howe y Miriti 2004). Por otro lado, los depredadores de semillas como *Aratinga canicularis* y *Pheucticus melanocephalus* destruyen las semillas y por lo tanto su contribución aparente a la restauración de los bosques secos es nula (Jordano 1983). Con algunas excepciones (Loayza y Knight 2010), se considera que los consumidores de pulpa no contribuyen a la dispersión eficiente de las semillas, debido a que cuando remueven los frutos solo consumen la pulpa y desechan el endocarpo, usualmente debajo de la planta parental (Traveset 1994). Los consumidores de pulpa estuvieron asociados con los componentes de sucesión temprana en ambas estaciones. Resultados similares fueron reportados por Chazdon *et al.* (2011) quienes encontraron que la riqueza y abundancia de especies pertenecientes a este grupo decreció a lo largo de un gradiente de sucesión en Chamela-Cuixmala.

En el área de estudio, las plantas de *Opuntia* spp. fueron comunes en etapas tempranas, mientras que *Neobouxbaukia mezcalaensis* tuvo valores de importancia altos en etapas intermedias. Estas especies tuvieron valores altos en el tercer componente (cobertura de suculentas) y estuvieron asociadas con *Haemorhous mexicanus*, un gorrión que generalmente se alimenta no sólo de frutos sino también del néctar de las flores de cactáceas (Godínez-Álvarez *et al.* 2002).

Conclusiones y consideraciones para la conservación

La reducción de la vegetación madura en los BTS significa una disminución en la abundancia y composición de especies frugívoras y, por ende, una disrupción en las interacciones entre los frugívoros y las plantas de las que dispersan sus semillas. Sin embargo, los resultados de este estudio también indicaron que la vegetación en etapas tempranas de sucesión provee un hábitat importante para muchas aves frugívoras, especialmente para algunas migratorias que se han distinguido por remover altas cantidades de frutos (Bascompte y Jordano 2007, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011). Desde esta perspectiva, todas las etapas de sucesión son importantes para mantener la interacción entre las plantas y los frugívoros.

Por otro lado, a pesar de que la mayoría de los frugívoros fueron comunes en las tres etapas de sucesión, existieron algunas especies que solo se encontraron en etapas maduras (*Melanerpes hypopolius*, *Myiarchus tuberculifer*, *Pheucticus melanocephalus*) o bien fueron más abundantes en estos sitios (*Aratinga canicularis*, *Melanerpes chrysogenys*). Algunas de las características de los bosques sucesionalmente maduros como la presencia de árboles de mayor tamaño y el amortiguamiento climático (Smith *et al.* 2001), pueden influir en la selección de hábitat de las distintas especies particularmente las residentes tanto para alimento como para anidación (Ding *et al.* 2008). Si las tendencias de uso de suelo en la región y, en general, en la cuenca del río Balsas continúan como hasta la actualidad, las poblaciones de estas aves podrían verse severamente afectadas.

Literatura citada

- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. Eguiarte y P. Corcuera. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.
- American Ornithologist's Union (AOU). 1998. Check-list of North American birds. Seven edition. American Ornithologist's Union, Washington, D.C.
- Avila-Cabadilla, L. D., K. E. Stoner, M. Henry y M. Y. Alvarez. 2009. Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 258:986-996.
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38:567-593.

- Blake, J. G. y B. A. Loiselle. 2001. Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: Perspectives from mist nets and point counts. *Auk* 118:304-326.
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest. Pp. 277-303. *In* Seasonally dry tropical forests, S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds.). Cambridge University Press, New York.
- Carnicer, J., P. Jordano y C. J. Melián. 2009. The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach. *Ecology* 90:1958-1970.
- Ceccon, E., S. Sánchez y J. Campo-Alves. 2004. Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatan, Mexico: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology* 170: 12-26.
- Chazdon, R. L., C. A. Harvey, M. Martínez-Ramos, P. Balvanera, K. E. Stoner, J. E. Schondube, L. D. Avila-Cabadilla y M. Flores-Hidalgo. 2011. Seasonally dry tropical forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica. Pp. 195-219. *In* R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds.). Seasonally dry tropical forest: ecology and conservation. Island Press, Washington D.C.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. URL <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences*. 345:101-118.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Cordeiro, N. y H. Howe. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100: 14052-14056.
- Dent, D. H. y S. J. Wright. 2009. The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation* 142: 2833-2843.
- DeWalt, S. J., S. K. Maliakal y J. S. Denslow. 2003. Changes in vegetation structure and composition along a tropical forest chronosequence: implications for wildlife. *Forest Ecology and Management* 182: 139-151.
- Ding, T. S., H. C. Liao y H. W. Yuan. 2008. Breeding bird community composition in different successional vegetation in the montane coniferous forest zone of Taiwan. *Forest Ecology and Management* 255: 2038-2048.

- Durán-Ramírez, C. A., R. M. Fonseca-Juárez y G. Ibarra-Manríquez. 2010. Estudio florístico de *Ficus* (Moraceae) en el estado de Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:239-262.
- Galindo-González, J., S. Guevara y V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693-1703.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Cuarta Edición, UNAM. México, D.F.
- Githiru, M., L. Lens, L. A. Bennur y C. P. Ogol. 2002. Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. *Oikos* 96:320-330.
- Godínez-Álvarez, H. O., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83:2617-2629.
- Gomes, L., V. Oostra, V. Nijman, A. M. Cleef y M. Kappelle. 2008. Tolerance of frugivorous birds to habitat disturbance in a tropical cloud forest. *Biological Conservation* 141: 860-871.
- Greenberg, R., M. S. Foster y L. Márquez-Valdelamar. 1995. The role of the white-eyed vireo in the dispersal of *Bursera* fruit on the Yucatan Peninsula. *Journal of Tropical Ecology* 11:619-639.
- Guevara, S. y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Herrera, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. Pp. 185-208. In Herrera, C. M. y Pellmyr O (eds.). Plant animal interactions. An evolutionary approach. Blackwell Science, Oxford.
- Herrera, J. M. y D. García. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142:149-158.
- Herrera-Montes, A. y N. Brokaw. 2010. Conservation value of tropical secondary forest: a herpetofaunal perspective. *Biological Conservation* 143: 1414-1422.
- Hortal, J., P. A. Borges y C. Gaspar. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology* 75:274-287.
- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58:539-550.
- Howe, H. F. y M. N. Miriti. 2004. When seed dispersal matters. *BioScience* 54:651-660.

- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, New York.
- Hutto, R. L. 1998. On the importance of stopover sites to migrating birds. *Auk* 115:823-825.
- Hutto, R. L., S. M. Pletschet y P. Hendricks. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *Auk* 103:593-602.
- Jordano, P. 1983. Fig-seed predation and dispersal by birds. *Biotropica* 15:38-41.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp. 105-156. In M. Fenner (Ed.). Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, Gran Bretaña.
- Jordano, P. 1995. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* 71:479-491.
- Levey, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 129:471-485.
- Loayza, A. P. y T. Knight. 2010. Seed dispersal by pulp consumers, not "legitimate" seed dispersers, increases *Guettarda viburnoides* population growth. *Ecology* 91:2684-2695.
- Loiselle, B. A. y J. G. Blake. 2002. Potential consequences of extinction of frugivorous birds for shrubs of tropical wet forest. Pp. 397-406. In D. J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti (Eds.). Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation, CAB International.
- Lorea-Hernández, F. G. 2004. Capparaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. 130:1-31.
- Macarthur, R. H. y J. W. Macarthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- Madeira, B. G., M. M. Espírito-Santo, S. D. Neto, Y. R. F. Nunes, G. A. Sánchez-Azofeita, G. Wilson y M. Quesada. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201:291-304.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. University Press, Cambridge, Great Britain.
- Maldonado-Coelho, M. y M. Â. Marini. 2000. Effects of forest fragment size and successional stage on mixed-species bird flocks in southeastern Brazil. *Condor* 102:585-594.
- Marsden, S. J., C. T. Symes y A. L. Mack. 2006. The response of a New Guinean avifauna to conversion of forest to small-scale agriculture. *Ibis* 148:629-640.

- Meza, L. y J. L. López. 1997. Vegetación y mesoclima de Guerrero. Pp. 1-53. *In* Estudios florísticos en Guerrero, N. Diego-Pérez y R. M. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Montaña, C. y E. EZCURRA. 1980. Simple instrument for quick measurement of crown projections. *Journal of Forestry* 78:699.
- Muller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, New York.
- Newmark, W. D. 1991. Tropical forest fragmentation and the local extinction of understory birds in the eastern Usambara mountains, Tanzania. *Conservation Biology* 5:67-78.
- Ortiz-Pulido, R. y V. Rico-Gray. 2006. Seed dispersal of *Bursera fagaroides* (Burseraceae): the effect of linking environmental factors. *Southwestern Naturalist* 51:11-21.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde y S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32:473-488.
- Palomera-García, C. 2010. Habitat use and local harvesting practices of the Orange-fronted Parakeet (*Aratinga canicularis*) in western Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 45:139-147.
- Peralta, S. 1995. Cañón del Zopilote (área Papalotepec). Pp. 1-37. *In* Estudios florísticos en Guerrero, N. Diego-Pérez y R. M. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Portillo-Quintero, C. y G. A. Sánchez-Azofeita. 2010. Extent and conservation of tropical dry forest in the Americas. *Biological Conservation* 143:144-155.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeita, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, B. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Ramos-Ordoñez, M. F. y M. C. Arizmendi. 2011. Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments* 75:757-762.
- Ramos-ordóñez, M. F., M. C. Arizmendi y J. Márquez-Guzmán. 2012. The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB PLANTS* doi:10.1093/aobpla/pls027.
- Reynolds, S. T., J. M. Scott y R. A. Nussbaum. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. *Condor* 82:309-313.

- Rzedowski, J., R. Medina y G. Calderón. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana* 70:85-111.
- Schupp, E. W., T. Milleron y S. Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. Pp. 19-33 *In* D. J. Levey, W. Silva y M. Galetti (Eds.). Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. CAB International, Wallingford UK.
- Silva, J. M. C. y M. Tabarelli. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72-73.
- Smith, A. L. y R. J. Robertson. 2008. Seasonal changes to arthropod abundance in successional forests of the Yucatan Peninsula, with implications for overwintering forest birds. *Ornitología Neotropical* 19:81-95.
- Smith, A. L., J. Salgado-Ortiz y R. J. Robertson. 2001. Distribution patterns of migrant and resident birds in successional forests of the Yucatan peninsula, Mexico. *Biotropica* 33:153-170.
- Skutch, A. F. 1983. Birds of tropical America. University of Texas Press, Austin, Texas.
- SPSS. 2008. SPSS for Windows. Release 17.0. Statistical Package for Social Sciences Inc, Chicago. 616 p.
- Storch, D., K. J. Gaston y J. Cepák. 2002. Pink landscapes: 1/f spectra of spatial environmental variability and bird community composition. *Proceedings of the Royal Society London B* 269:1791-1796.
- Stouffer, P. C. y R. O. Bierregaard Jr. 1995. Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76:2429-2445.
- Tellería, J. L., A. Ramírez y J. Pérez-Tris. 2005. Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: shedding light on patterns to preserve processes. *Biological Conservation* 124:493-502.
- Ter Braak, C.J.F. y P.F.M. Verdonshot. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57:255-289.
- Ter Braak, C.J.F. y P. Smilauer. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Ithaca, NY, USA (www.canoco.com): Microcomputer Power.
- Traveset, A. 1994. Influence of type of avian frugivory on the fitness of *Pistacia terebinthus* L. *Evolutionary Ecology* 8:618-627.
- Uhl, C. 1987. Factor controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407.

- Woltmann, S. 2003. Bird community responses to disturbance in a forestry concession in lowland Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 12:1921-1936.
- Wretenberg, J., T. Pärt y A. Berg. 2010. Changes in local species richness of farmland birds in relation to land-use changes and landscape structure. *Biological Conservation* 143:375-381.

CAPÍTULO 3

PREFERENCIAS DE FORRAJEO POR AVES FRUGÍVORAS EN PLANTAS

ZOÓCORAS DE UN GRADIENTE SUCESIONAL SECO



Introducción

La importancia de la estructura de la vegetación y la composición de las plantas en la abundancia y distribución de las aves ha sido reconocida ampliamente (e.g., MacArthur y MacArthur 1961, Holmes y Robinson 1981, Robinson y Holmes 1984, Gabbe *et al.* 2002, Adamík y Kornan 2004, Corcuera y Zavala-Hurtado 2006, Milesi *et al.* 2008). Las variables estructurales de las plantas definen las preferencias de forrajeo de las aves por algunas especies arbóreas (Morrison *et al.* 1987, Gomes *et al.*, 2008). Sin embargo, en los bosques tropicales secos (BTS) del neotrópico, los cambios en estructura y composición de la vegetación causados por la perturbación antropogénica, generalmente modifican la composición, distribución, preferencias y, por lo tanto, las interacciones de las aves con la vegetación (Gabbe *et al.* 2002, Githiru *et al.* 2002, Almazán-Núñez *et al.* sometido). Esto es, la transformación del hábitat afecta tanto a las aves frugívoras como a la dinámica poblacional de las plantas (Traveset 2002, Carlo *et al.* 2007).

En los ecosistemas secos de México se ha demostrado para algunas plantas leñosas que su dinámica poblacional depende en gran medida de la dispersión de semillas por aves frugívoras (Montiel y Montaña 2000, Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Ramos-Ordoñez 2009). Por ejemplo, los frutos de algunas especies de los géneros *Neobouxbamia* (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo 2011) y *Bursera* (Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011) son dispersados principalmente por aves frugívoras. Además de que la distribución de estas aves está estrechamente relacionada con los períodos de fructificación de estas especies arbóreas en distintas etapas de sucesión (Almazán-Núñez *et al.* sometido). No obstante, a la fecha poco se ha documentado acerca de las preferencias de forrajeo que las aves frugívoras tienen por las especies de plantas zoócoras en los ecosistemas secos de México (Ortiz-Pulido *et al.* 2000) y menos aún, entre distintos estados de sucesión.

Los estudios sobre las preferencias de forrajeo se han dirigido principalmente hacia las aves insectívoras (Holmes y Robinson 1981, Peck 1989, Gabbe *et al.* 2002, Adamík y Kornan 2004). En general, éstos han demostrado que las aves raras por lo regular forrajean más selectivamente que las comunes, y que muchas veces algunas especies arbóreas representadas por pocos individuos son preferidas por las aves insectívoras.

En los ecosistemas secos, cuando la disponibilidad de insectos disminuye, la mayoría de las especies insectívoras cambian su dieta para consumir frutos, tal como lo predice la teoría del forrajeo óptimo (TFO), la cual indica que la amplitud de nicho generalmente aumenta a medida que disminuye la disponibilidad de recursos (MacArthur

y Pianka 1966, Pyke *et al.* 1977). Algunos modelos desarrollados a partir de la TFO, suponen también que las aves maximizan la tasa de ingesta de energía por unidad de tiempo, y predicen la composición de la dieta a partir del tamaño de los frutos y su relación con el tamaño de los picos de las aves y los tiempos de manipuleo (Githiru *et al.* 2002, van der Meij y Bout 2008, Carnicer *et al.* 2009). Además de lo anterior, para el gremio de los frugívoros, el forrajeo está estrechamente relacionado con la abundancia y disponibilidad de frutos (Carlo *et al.* 2004, Milesi *et al.* 2008), aunque otros factores, como la densidad de individuos (González-Castro *et al.* 2012), la cobertura de los árboles (Nogales *et al.* 1999, Herrera *et al.* 2011), y la fragmentación del sitio (Githiru *et al.* 2002), pueden influir en la búsqueda y tipo de alimento consumido en paisajes heterogéneos (Leso y Kropil 2007).

En los BTS del suroeste de México, el componente arbóreo más importante lo constituyen las especies del género *Bursera* (Almazán-Núñez *et al.* 2012) que, aunque son características de bosques sucesionalmente maduros (Rzedowski *et al.* 2005), también se presentan en etapas tempranas (Almazán-Núñez *et al.* 2012). Para este grupo de árboles hay pocos estudios sobre el efecto endozoocoro (Greenberg *et al.* 1995, Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011), a pesar de que sus propágulos presentan características del síndrome de dispersión por aves (ornitocoria; van der Pijl 1982) y de que esta dispersión contribuye tanto la dinámica sucesional (Quesada *et al.* 2009) como a revertir el acelerado ritmo de fragmentación de los BTS. El conocimiento de la forma en que las aves usan la vegetación, y más específicamente la preferencia por ciertos frutos tiene implicaciones en el manejo y conservación de los BTS del neotrópico. Especialmente cuando esta información proviene de grupos de plantas representativas y/o nativas como las Burseraceae (Ramos-Ordoñez *et al.* 2012) y Cactaceae (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet 2009).

En este capítulo se analizaron las preferencias de forrajeo de las aves en plantas con características zoócoras en tres estados de sucesión de BTS, explorando las siguientes hipótesis: (1) Las especies de aves buscarán frutos en las plantas zoócoras con mayor valor de importancia relativa (VIR; densidad, frecuencia, cobertura) en los sitios de estudio (Spurr y Warburton 1991). (2) El forrajeo será mayor en las etapas intermedias y maduras, debido a la dominancia de especies de plantas zoócoras (Almazán-Núñez *et al.* 2012). (3) La abundancia de los dispersores legítimos estará significativamente correlacionada con la cobertura de plantas zoócoras en la época de secas, debido a que éstas representan la principal fuente de alimento en este periodo y, (4) de acuerdo con la TFO, la selección de plantas para el forrajeo estará basada en el diámetro del fruto

durante la temporada seca, cuando la producción de propágulos es mayor (MacArthur y Pianka 1966, Pyke *et al.* 1977, Carnicier *et al.* 2009).

Métodos

Estructura de plantas zoócoras y morfología de frutos

Las plantas zoócoras son aquellas que pueden ser consumidas por especies frugívoras (van der Pijl 1982, Amico y Aizen 2000). Para cada una de estas plantas (DAP \geq 10 cm), se obtuvo el valor de importancia relativa (VIR) en nueve sitios correspondientes a tres etapas sucesionales (temprana, intermedia y madura). La caracterización se llevó a cabo en 41 parcelas (por etapa sucesional) con un radio de 30 metros cada una ($n = 123$ parcelas) y con una separación de 200 metros entre sí. Para obtener el VIR de cada especie se estimó la densidad (ind/ha), frecuencia (en las 123 parcelas) y cobertura (midiendo dos diámetros perpendiculares de la copa) relativas. Estos análisis forman parte de un estudio previo sobre las plantas leñosas de la zona y que incluyó a las especies zoócoras (Capítulo 1; para más detalles sobre la descripción de la vegetación de los sitios de estudio ver Almazán-Núñez *et al.* 2012).

De acuerdo al diámetro (largo) del fruto y a la consistencia de las semillas (dura o blanda), las plantas se clasificaron en especies de fruto pequeño (\leq 1 cm de largo) con semilla dura (FPSD), especies de fruto grande ($>$ 1 cm) con semilla dura (FGSD), especies de fruto grande con semilla blanda (FGSB) y especies de fruto pequeño con semilla blanda (FPSB). Además se incluyó para cada especie de planta la época de fructificación y la forma de su fruto. La morfología de los frutos se obtuvo de la literatura sobre las diferentes plantas zoócoras presentes en la región (ver Cuadro 1). La mayor parte de las plantas zoócoras son caducifolias y generalmente los frutos tienen forma ovoide (Cuadro 1). De acuerdo al tamaño del fruto y consistencia de las semillas, las especies del género *Bursera* presentan tanto frutos pequeños como grandes de semilla dura (seis especies en cada categoría; Cuadro 1).

Cuadro 1. Fenología de las plantas zoócoras y principales características morfológicas de los frutos en los nueve sitios de muestreo de tres etapas sucesionales. Después del tamaño del fruto se indica la categoría a la que fue asignada cada planta según el tamaño del fruto y la consistencia de la semilla. FPSD = frutos pequeños de semilla dura, FGSD = frutos grandes de semilla dura, FPSB = frutos pequeños de semilla blanda, FGSB = frutos grandes de semilla blanda.

Especies (código)	Fenología	Forma del fruto	Diámetro (cm) y consistencia del fruto
<i>Bursera aptera</i> (Bap)	Caducifolia	Esférica a ovoide	0.6-0.8 (FPSD)
<i>Bursera fagaroides</i> (Bfa)	Caducifolia	Obovoide a subesférica	0.5-0.8 (FPSD)
<i>Bursera grandifolia</i> (Bgr)	Caducifolia	Elipsoide, ovoide	0.7-1.2 (FGSD)
<i>Bursera longipes</i> (Blo)	Caducifolia	Ovoide	1-1.4 (FGSD)
<i>Bursera mirandae</i> (Bmi)	Caducifolia	Obovoide	0.7-0.8 (FPSD)
<i>Bursera schlechtendalii</i> (Bsc)	Caducifolia	Ovoide	0.4-0.8 (FPSD)
<i>Bursera xochipalensis</i> (Bxo)	Caducifolia	Ovoides a elipsoidales	1.2-1.5 (FGSD)
<i>Bursera suntui</i> (Bsn)	Caducifolia	Ovoide	0.5-0.9 (FPSD)
<i>Bursera vejarvazquezii</i> (Bve)	Caducifolia	Elipsoide	1.1-1.5 (FGSD)
<i>Bursera morelensis</i> (Bmo)	Caducifolia	Ovoide	0.5-1 (FGSD)
<i>Bursera submoniliformis</i> (Bsu)	Caducifolia	Ovoide a obovoide	0.8-1 (FGSD)
<i>Bursera chemapodicta</i> (Bch)	Caducifolia	Obovoide	0.6-0.9 (FPSD)
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> (Nme)	-	Ovoide	4-6 (FGSB)
<i>Opuntia</i> spp (Osp)	-	Ovoide	5-10 (FGSB)
<i>Pachycereus weberi</i> (Pwe)	-	Elipsoide	3.5-7 (FGSB)
<i>Capparis</i> spp (Csp)	Subcaducifolia	Ovoide a oblongoide	0.8-1.7 (FPSB)
<i>Ficus cotinifolia</i> (Fco)	Caducifolio	Esférica	4-6.5 (FPSB)
<i>Ficus</i> spp (Fsp)	Caducifolio	Esférica	1-1.2 (FPSB)
<i>Sideroxylon capiri</i> (Sca)	Subcaducifolia	Elipsoide	2.5-5 (FGSD)
<i>Lantana camara</i> (Lca)	Caducifolia	Esférica	0.4-0.8 (FPSB)

Los datos sobre la morfología de los frutos y las semillas fueron obtenidos para Burseraceae de Toledo (1982), Guízar-Nolazco y Sánchez-Vélez (1991), Rzedowski y Guevara-Féfer (1992), Rzedowski *et al.* (2004, 2005), Ramos-Ordoñez *et al.* (2012) y este estudio. Para Cactáceae de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), para Capparaceae de Lorea-Hernández (2004), para Sapotaceae de Carranza (2005), para Moraceae de Durán-Ramírez *et al.* (2010) y para Verbenaceae de Willmann *et al.* (2000).

Censado de aves

La composición y abundancia de las aves se estimó en las mismas parcelas donde se midió la vegetación (parcelas circulares de 30 m de diámetro) (Almazán-Núñez *et al.* sometido). Las observaciones fueron realizadas durante un año (febrero 2010-febrero 2011) mediante puntos de conteo de radio fijo ($n = 123$ puntos de conteo; Hutto *et al.* 1986) en las horas de mayor actividad de las aves, tanto en las mañanas (0630 a 1100 h) como en las tardes (1600 a 1830 h). El tiempo de observación en cada punto fue de 10 min, período suficiente para maximizar la probabilidad de detección de especies poco conspicuas y disminuir la probabilidad de contar al mismo individuo más de una vez (Bibby *et al.* 1992, Ralph *et al.* 1995). El orden de los sitios donde se hicieron los conteos

fue cambiado cada vez que se visitaron, para evitar sesgar las observaciones a un solo horario.

Observaciones de forrajeo

Las observaciones de forrajeo de los frugívoros se realizaron en las mismas parcelas donde se realizaron los censos. Se registraron las especies de aves, así como las plantas en las que forrajeaban, y cuando fue posible también se documentó el tipo de procesamiento que hacían de los frutos. Con base en estos resultados y en la literatura (Traveset 1994, Jordano y Schupp 2000) se agruparon a las aves frugívoras en tres categorías o gremios: dispersor legítimo potencial (especies que tragan el fruto completo y defecan las semillas sin aparente daño lejos de la planta parental), depredador de semillas (trituran las semillas o tragan el fruto completo) y consumidor de pulpa (solo comen la pulpa y desechan la semilla) (Capítulo 2, Almazán-Núñez *et al.* sometido). Se consideró como positiva una observación de forrajeo cuando los individuos consumieron o mostraron indicios de búsqueda de frutos, particularmente cuando éstos ya presentaban un estado de maduración. Las observaciones de individuos que se movían o forrajeaban en otro fruto, se consideraban nuevos registros. Las aves que en el momento se observaron en percha o realizando alguna otra actividad no relacionada con la búsqueda de alimento no fueron incluidas. Tampoco se incluyeron especies cuya dieta está constituida también por frutos, pero que en este estudio no fueron observadas consumiendo o buscando alimento (e.g., *Leptotila verreauxi*, *Zenaida asiatica* y *Z. macroura*).

Con los datos de las observaciones de forrajeo se calculó un índice de preferencia (IP; Peck 1989), mediante la fórmula $IP = (O - E) / E$, donde: O = número de veces que una especie de ave utiliza cada especie de árbol (i.e., para el forrajeo de frutos) y E = número de veces que se esperaría si los individuos utilizaran a cada árbol según su VIR (cobertura, densidad y frecuencia; i.e., al azar). Valores del índice cercanos a cero indican un uso aleatorio de las especies arbóreas, mientras que valores significativamente superiores a cero indican preferencia y por debajo de cero indican rechazo de esas especies de árboles. El valor mínimo para el índice es -1 (Peck 1989).

La caracterización de la vegetación (Capítulo 1; Almazán-Núñez *et al.* 2012) sirvió para familiarizarse con la identificación de las diferentes plantas zoócoras visitadas por las aves. Sin embargo, debido a que la gran mayoría de los árboles tiran el follaje durante la temporada seca del año, individuos representativos de las diferentes especies fueron

marcados con trapos de diferentes colores para evitar confundirlas. Estos trapos se colocaron de manera que no fueran detectados por las aves.

Análisis de datos

Se usaron pruebas de bondad de ajuste de χ^2 (Zar 1984) para evaluar la significancia de las preferencias de forrajeo que presentaron las aves por las plantas zoócoras. Estos análisis fueron realizados por etapa seral, tanto para la comunidad de aves frugívoras que se observó forrajeando, como a nivel de gremio y especie. Con el fin de saber si la distribución de las aves se puede explicar por sus plantas preferidas, se realizaron análisis de correlación de *Spearman* para cada estación del año (lluvias y secas) entre la abundancia relativa (número de individuos/total de parcelas de cada sitio) de cada especie de ave frugívora, así como cada uno de los gremios en los que se agruparon las aves y los VIR de las plantas. Este análisis se realizó para ambas temporadas, debido a que si bien la gran mayoría de las plantas zoócoras de la zona producen frutos en la época seca del año (i.e., género *Bursera*), para algunas otras, el tiempo de fructificación puede abarcar ambas temporadas (lluvias y secas; i.e., cactáceas) (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet 2009). Este análisis fue realizado con el paquete estadístico SPSS 17.0 (SPSS 2008).

La relación entre los grupos de plantas obtenidos con base en el tamaño de sus frutos y la abundancia relativa de cada frugívoro se analizó por medio de Análisis de Correspondencia Canónica (ACC; Ter Braak y Verdonshot 1995) para la estación seca del año. Aquellas especies con menos de dos individuos no fueron consideradas en este análisis (e.g., *Tyrannus forficatus*). La significancia de los resultados obtenidos con el ACC se probó mediante permutaciones de Monte Carlo (999 permutaciones, $P \leq 0.05$) y se utilizaron dos pruebas estadísticas, una basada en el primer eje de ordenación y la segunda en todos los ejes canónicos (Ter Braak y Smilauer 2002). Los análisis fueron desarrollados en los programas CANOCO 4.5 y CANODRAW 4.0 (Ter Braak y Smilauer 2002). Todos los análisis fueron significativos cuando $P \leq 0.05$.

Resultados

Fenología y estructura de plantas zoócoras

Un total de 20 especies de plantas zoócoras fueron registradas en los sitios de estudio, 12 de las cuales pertenecen al género *Bursera*, tres a Cactaceae, dos a Moraceae, y una especie a Capparaceae, Malvaceae y Verbenaceae respectivamente (Cuadro 2). Especies como *Bursera fagaroides*, *B. longipes* y *B. morelensis* se encontraron en todos los sitios, aunque las dos últimas presentaron los valores de importancia más altos en etapas intermedias y maduras. En las etapas tempranas, *Opuntia* spp. es uno de los elementos más importantes (Cuadro 2).

Cuadro 2. Valor de importancia relativa (VIR) de las plantas zoócoras observadas en nueve sitios correspondientes a tres etapas sucesionales.

Familia	Especies	Estados sucesionales								
		Temprano			Intermedio			Maduro		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Burseraceae	<i>Bursera áptera</i>	0.73	-	1.39	4.29	4.1	4.32	6.01	4.97	4.13
Burseraceae	<i>Bursera fagaroides</i>	0.32	0.46	0.55	0.33	1.42	3.36	3.27	2.32	1.18
Burseraceae	<i>Bursera grandifolia</i>	0.3	0.5	1.99	0.33	0.18	-	-	-	-
Burseraceae	<i>Bursera longipes</i>	2.79	3.18	4.22	8.45	6.64	9.52	6.8	9.4	3.95
Burseraceae	<i>Bursera mirandae</i>	-	0.57	0.86	0.57	1.28	1.03	2.65	2.13	-
Burseraceae	<i>Bursera schlechtendalii</i>	-	-	0.59	2.55	2.76	3.47	2.41	2.47	1.32
Burseraceae	<i>Bursera xochipalensis</i>	-	1.17	-	0.51	3.49	1.6	2.06	-	1.63
Burseraceae	<i>Bursera suntui</i>	-	-	0.34	1.67	1.93	2.5	1.21	1.57	0.7
Burseraceae	<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.36	-	-	6.51	4.94	5.84	3.78	8.3	3.63
Burseraceae	<i>Busera morelensis</i>	0.3	1.09	1.99	3.67	5.73	7.22	4.09	4.29	6.58
Burseraceae	<i>Busera submoniliformis</i>	-	0.42	-	2.7	3.96	5.79	3.58	0.29	5.01
Burseraceae	<i>Bursera chemapodicta</i>	-	-	-	0.85	-	0.27	-	2.01	0.31
Cactaceae	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	0.3	-	0.26	2.25	0.52	3.95	0.21	0.65	-
Cactaceae	<i>Opuntia</i> spp.	2.04	4.44	3.76	0.76	0.65	-	-	0.33	-
Cactaceae	<i>Pachycereus weberi</i>	0.31	-	-	-	-	-	-	-	-
Capparaceae	<i>Capparis</i> spp.	-	-	-	-	-	0.38	-	-	-
Moraceae	<i>Ficus cotinifolia</i>	-	0.6	-	0.31	-	-	-	-	-
Moraceae	<i>Ficus</i> sp	-	-	-	-	-	-	0.29	-	-
Malvaceae	<i>Sideroxylon capiri</i>	1.25	-	-	-	-	-	-	-	-
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	-	-	-	0.59	-	-	0.25	-	-

Composición y abundancia de aves

Varias especies como *Ortalis poliocephala*, *Zenaida asiatica* y *Passerina lechlancherii* estuvieron presentes en todos los sitios, aunque con abundancias bajas (Cuadro 3).

Otras, además de estar en todos los sitios presentaron mayor abundancia en determinadas etapas de sucesión. Por ejemplo, *Aratinga canicularis*, *Melanerpes chrysogenys* e *Icterus pustulatus* fueron más abundantes en las etapas intermedias y maduras (Cuadro 3). Finalmente, especies como *Spinus psaltria* y *Haemorhous mexicanus* presentaron mayor abundancia en sitios tempranos. De manera general, las especies consumidoras de pulpa tuvieron mayor abundancia en los sitios tempranos, los depredadores de semilla en sitios maduros y los dispersores legítimos en sitios intermedios (Cuadro 3).

Cuadro 3. Valores de abundancia relativa de las aves frugívoras en los nueve sitios de tres etapas sucesionales. Estatus estacional: R (residente), M (migratorio), ML (migratorio local).

Especies	Estatus estacional	Sitios de estudio								
		ET1	ET2	ET3	EI1	EI2	EI3	EM1	EM2	EM3
<i>Ortalis poliocephala</i> ^o	R	0.27	0.45	1	1.54	0.73	0.87	0.2	0.53	0.36
<i>Leptotila verreauxi</i> [*]	R	0.6	0.54	1	1.09	1.07	2.2	1.07	1.33	2.72
<i>Zenaida asiatica</i> [*]	M	0.07	0.36	0.26	0.18	0.73	0.6	0.06	0.33	0.09
<i>Z. macroura</i> [*]	M							0.07		
<i>Aratinga canicularis</i> [*]	R	1.07	0.54	0.4	1.45	1.4	2.2	1.2	3.67	5.18
<i>Momotus mexicanus</i> ^o	R					0.8	0.6	0.2	0.4	0.64
<i>Melanerpes chrysogenys</i> ^o	R	0.67	0.63	1.4	4.64	4.6	4.87	2.8	4.8	5.64
<i>M. hypopolius</i> ^o	R				0.09				0.07	0.27
<i>Picoides scalaris</i> ^o	R	0.13	0.09			0.27	0.13		0.07	
<i>Myiarchus tuberculifer</i> ^o	ML				0.18			0.33	0.47	
<i>M. cinerascens</i> ^o	M	0.67	0.36	0.8	1	0.6	0.8	1.13	0.66	1
<i>M. nuttingi</i> ^o	M					0.06	0.07			0.09
<i>M. tyrannulus</i> ^o	ML	1	0.72	1.07	1.73	1	1.26	2	1.13	1.18
<i>Myiodynastes luteiventris</i> ^o	M	0.33		1.47	0.55	0.33	0.27	0.33	0.33	1
<i>Tyrannus melancholicus</i> ^o	R				0.09	0.06				
<i>T. vociferans</i> ^o	M	0.53	1.36	0.26	2.72	2.86	1.67	1.86	2.07	1
<i>T. verticalis</i> ^o	M	4.4	4.72	0.67	4.36	4.46	7.2	1.2	4.07	7.36
<i>T. forficatus</i> ^o	M									0.09
<i>Calocitta formosa</i> ^o	R	0.6		1	0.73	0.33	1.8	0.93	0.6	0.45
<i>Vireo hypochryseus</i> ^o	R					0.06				
<i>V. gilvus</i> ^o	R						0.06			
<i>Mimus polyglottos</i> ^o	R				0.09				0.07	
<i>Passerina caerulea</i> [*]	R			0.07	0.09		0.07			0.09
<i>P. versicolor</i> [^]	R		0.18	0.13	0.18	0.2	0.33	0.33	0.33	
<i>P. lechlancherii</i> [^]	R	0.33	0.63	0.27	0.27	0.67	0.06	0.06	0.46	0.18
<i>Pheucticus melanocephalus</i> [*]	M								0.33	0.09
<i>Piranga ludoviciana</i> ^o	M			0.07			0.07	0.07		0.27
<i>Haemorhous mexicanus</i> [^]	R	2.4	7.45	0.07	7.91	1.6	0.27	0.27	0.2	
<i>Icterus wagleri</i> ^o	R	0.13	0.09			0.13			0.27	0.36
<i>I. pustulatus</i> ^o	R	1.93	4.54	1.93	3.27	3.73	4	2.07	3	4.18
<i>Spinus psaltria</i> [^]	R	2.07	1.91	2.93	0.09	1.53	0.4	0.46	0.6	

Consumidores de pulpa	4.8	10.18	3.4	8.45	4	1.06	1.13	1.6	0.18
Depredadores de semilla	1.73	1.45	1.73	2.81	3.2	5.07	2.4	5.33	8.18
Dispersores legítimos	10.26	13	9.67	20.54	20.06	23.67	13.13	18.53	23.9

^oDispersores legítimos, [^]Consumidores de pulpa, ^{*}Depredadores de semilla

Preferencias de forrajeo

En las etapas tempranas la comunidad de aves frugívoras mostró una fuerte preferencia por *B. longipes* y *S. capiri* (Figura 1a). Las especies *B. grandifolia*, *B. mirandae* y *Opuntia* spp. fueron usadas en menor proporción de lo que predice su abundancia en estas etapas. En las etapas intermedias, además de *B. longipes*, *B. morelensis* y *Capparis* spp. resultaron también ser significativamente preferidas (Figura 1b). En estos sitios intermedios, el número de especies rechazadas se incrementó (Figura 1b). En las etapas maduras, *B. longipes* fue también la más utilizada para el forrajeo por los frugívoros (Figura 1c). Otras especies de *Bursera* fueron poco utilizadas en los sitios maduros (Figura 1c).

Las preferencias por especie confirmaron parcialmente lo obtenido para toda la comunidad. En las etapas tempranas, *Spinus psaltria* y *Passerina versicolor* tuvieron una preferencia por *B. longipes* y *B. morelensis* respectivamente, en tanto que *Haemorhous mexicanus* y, de manera general el gremio de los consumidores de pulpa, prefirieron los frutos de *Opuntia* spp. en esta etapa (Cuadro 4). Los dispersores legítimos como *Myiarchus tyrannulus*, *Myiodynastes luteiventris*, *Tyrannus verticalis*, *Icterus wagleri* e *I. pustulatus* tuvieron una preferencia por *B. longipes*, excepto *Melanerpes chrysogenys* y *Calocitta formosa*, que prefirieron a *Sideroxylon capiri* (Cuadro 4). En las etapas tempranas ningún depredador de semillas tuvo alguna preferencia significativa.

En las etapas intermedias, las especies consumidoras de pulpa (*P. versicolor*, *S. psaltria* y *H. mexicanus*) prefirieron consumir los frutos de *B. longipes* (Cuadro 5). Sin embargo, como gremio seleccionaron también a *B. schlechtendalii* y usaron menos de lo esperado a especies con frutos de mayor tamaño como *B. submoniliformis* y *B. vejarvazquezii* (Cuadro 5). Los depredadores de semillas (*Aratinga canicularis* y *Passerina caerulea*) repartieron sus preferencias entre *B. longipes* y *B. vejarvazquezii*. Por otro lado, los dispersores legítimos tanto de forma individual como grupal forrajearon más frecuentemente en *B. longipes*, seguido de *B. morelensis*, mientras que *Myiarchus cinerascens*, *Tyrannus vociferans* y *Tyrannus verticalis* utilizaron menos de lo esperado a *B. vejarvazquezii*. El mismo patrón ocurrió a nivel de gremio. El carpintero *M. chrysogenys*

fue el único que seleccionó otras especies que no son del género *Bursera* como *Capparis* spp y *N. mezcalaensis* (Cuadro 5)

Los sitios de etapas maduras tanto para las preferencias de forrajeo como los rechazos fueron exclusivamente sobre especies del género *Bursera*. La especie *B. longipes* fue nuevamente la más seleccionada por las especies de los diferentes gremios (Cuadro 6). En estas etapas al igual que en la temprana, los consumidores de pulpa además de *B. longipes* también prefirieron a *B. schlechtendalii*. *Bursera submoniliformis* también fue seleccionada tanto por los depredadores como los dispersores legítimos potenciales para forrajear (Cuadro 6).

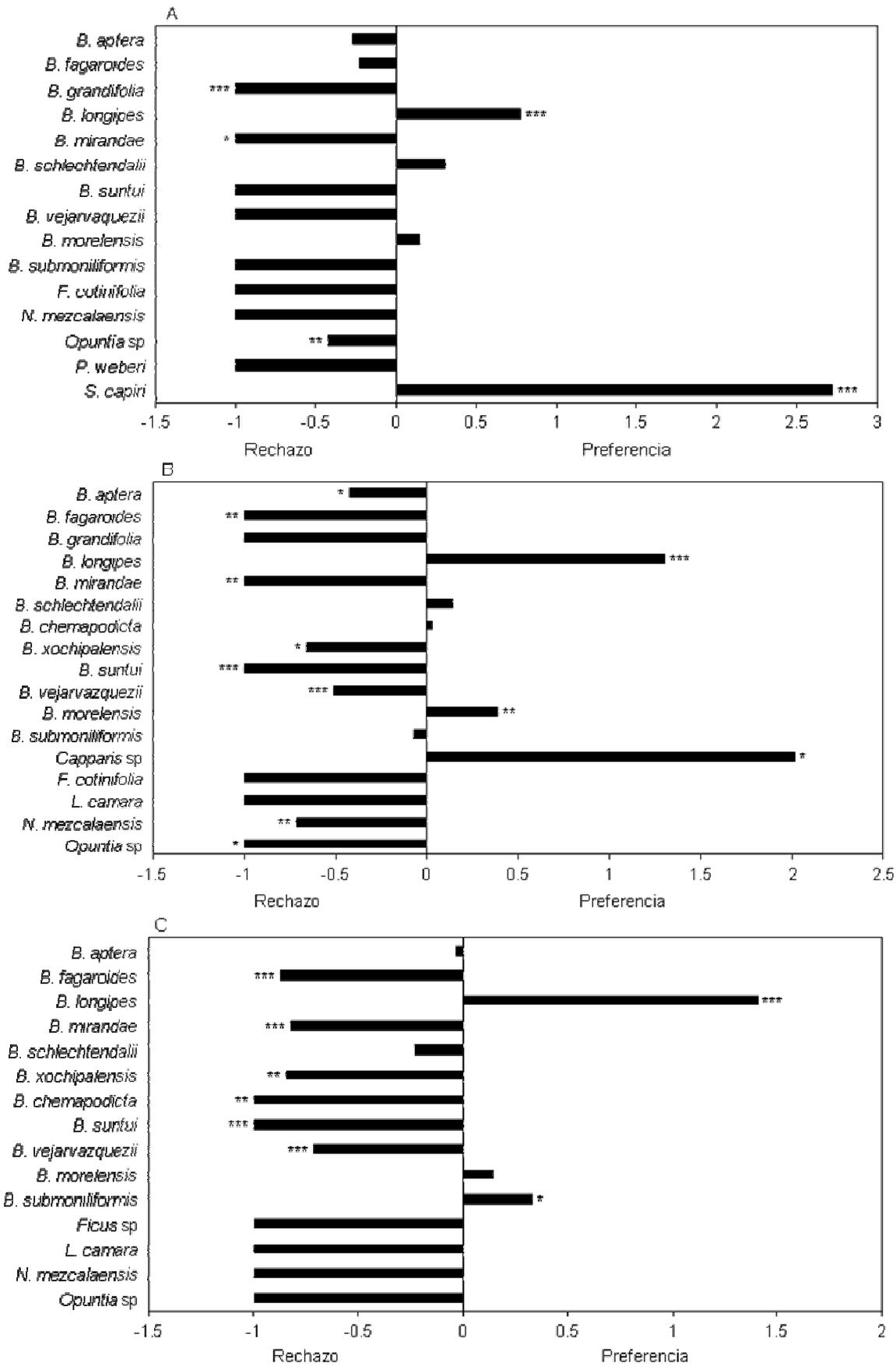


Figura 1. Preferencias de forrajeo de la comunidad de aves frugívoras para cada una de las etapas sucesionales: (a) tempranas, (b) intermedias y (c) maduras. Las preferencias o rechazos significativos se muestran con * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

Cuadro 4. Preferencias por los frutos de plantas zoócoras por especie y gremio de frugívoros en los sitios de etapas tempranas. Las abreviaturas de las plantas corresponden con los del cuadro 2.

Especies	Bap	Bfa	Bgr	Blo	Bmo	Bsc	Osp	Sca
<i>Passerina versicolor</i>					+++			
<i>Haemorhous mexicanus</i>							+++	
<i>Spinus psaltria</i>				+++				
Consumidores de pulpa			-				+	
<i>Melanerpes chrysogenys</i>								+++
<i>Myiarchus cinerascens</i>	+++	++			++		--	
<i>Myiarchus tyrannulus</i>				+++			-	+
<i>Myiodynastes luteiventris</i>				++		+++	--	+++
<i>Tyrannus verticalis</i>				+++				
<i>Calocitta formosa</i>								+++
<i>Icterus wagleri</i>				++				
<i>Icterus pustulatus</i>				+			-	+++
Dispersores legítimos			-	+++			---	+++

Sólo se incluyen las preferencias (+) o rechazos (-) que resultaron significativos: (\pm) $P < 0.05$, ($\pm \pm$) $P < 0.01$ y ($\pm \pm \pm$) $P < 0.001$.

Cuadro 5. Preferencias por los frutos de plantas zoócoras por especie y gremio de frugívoros en los sitios de etapas intermedias. Las abreviaturas de las plantas corresponden con los del cuadro 2.

Especies	Bap	Bch	Bfa	Bgr	Blo	Bmi	Bmo	Bsc	Bsn	Bsu	Bve	Csp	Nme
<i>Passerina versicolor</i>					+			+++					
<i>Haemorhous mexicanus</i>	++				+++								
<i>Spinus psaltria</i>					+++		+++						
Consumidores de pulpa					+++			+		-	-		
<i>Aratinga canicularis</i>					+++							+++	
<i>Passerina caerulea</i>					+++								
Depredadores de semilla					+++		-					++	
<i>Melanerpes chrysogenys</i>							++			+		+++	+++
<i>Myiarchus tuberculifer</i>					+++								
<i>Myiarchus cinerascens</i>		+++			+++					-	-		
<i>Myiarchus nuttingi</i>					++		++						
<i>Myiarchus tyrannulus</i>					+		+						
<i>Tyrannus vociferans</i>					+++			+++				-	
<i>Tyrannus verticalis</i>					++			-		+++	--		-
<i>Calocitta formosa</i>					+++								
<i>Piranga ludoviciana</i>												+++	
<i>Icterus wagleri</i>							+++						
<i>Icterus pustulatus</i>				-	+			++					
Dispersores legítimos	-		--		+++	-	+++		---		---	++	-

Sólo se incluyen las preferencias (+) o rechazos (-) que resultaron significativos: (\pm) $P < 0.05$, ($\pm \pm$) $P < 0.01$ y ($\pm \pm \pm$) $P < 0.001$.

Cuadro 6. Preferencias por los frutos de plantas zoócoras por especie y gremio de frugívoros en los sitios de etapas maduras. Las abreviaturas de las plantas corresponden con los del cuadro 2.

Especies	Bap	Bch	Bfa	Blo	Bmi	Bmo	Bsc	Bsn	Bsu	Bve	Bxo
<i>Passerina versicolor</i>			++				+++				
<i>Passerina leclancherii</i>				++			++				
<i>Spinus psaltria</i>				+++							
Consumidores de pulpa	-			+++		-	++				-
<i>Aratinga canicularis</i>				+++						+	
<i>Passerina caerulea</i>						+++	++				
<i>Pheucticus melanocephalus</i>											+
Depredadores de semilla	-			+++						+	
<i>Melanerpes hypopolius</i>						+++					
<i>Myiarchus tuberculifer</i>				++							
<i>Myiarchus cinerascens</i>				+++		-					-
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	+										
<i>Myiodynastes luteiventris</i>				+++							
<i>Tyrannus vociferans</i>				+++		+				-	--
<i>Tyrannus verticalis</i>			-	+++		++	-			++	---
<i>Tyrannus forficatus</i>										+++	
<i>Piranga ludoviciana</i>						+++					
<i>Icterus wagleri</i>				+++							
<i>Icterus pustulatus</i>	+			+							
Dispersores legítimos		-	---	+++	--	+	-	--	+	---	--

Sólo se incluyen las preferencias (+) o rechazos (-) que resultaron significativos: (\pm) $P < 0.05$, ($\pm \pm$) $P < 0.01$ y ($\pm \pm \pm$) $P < 0.001$.

Relación entre los frugívoros y las plantas preferidas en secas y lluvias

Para la estación seca, la abundancia de *Myiarchus cinerascens*, *M. chrysogenys*, *Tyrannus vociferans* y *Passerina versicolor* tuvo una relación positiva con el valor de importancia de *B. aptera* ($P < 0.05$; Cuadro 7). De estos frugívoros, sólo *M. cinerascens* tuvo una preferencia significativa por esta especie de *Bursera* en las etapas temprana e intermedia. *Bursera longipes*, la especie que más seleccionaron las aves para el forrajeo de frutos, sólo se correlacionó de forma positiva con *T. vociferans* y *P. versicolor* (Cuadro 7) (ambas especies tuvieron una marcada preferencia por esta especie). La abundancia de *M. chrysogenys* se relacionó positivamente con cinco plantas zoócoras (Cuadro 7), y forrajeo de forma significativa en dos especies de plantas en las diferentes etapas de sucesión (*B. submoniliformis* y *B. morelensis*). Los dispersores legítimos se correlacionaron de manera positiva con la mayoría de las especies de *Bursera* (Cuadro 7), con las cuáles también tuvieron preferencias en el forrajeo especialmente en las etapas intermedias y maduras.

Cuadro 7. Correlaciones en la estación seca entre las aves frugívoras y los gremios (abundancia relativa) con el VIR de cada planta zoócora preferida para el forrajeo. En negritas se muestran las correlaciones que tuvieron una preferencia significativa en alguna de las etapas sucesionales (ver cuadros 4-6). Los códigos de las plantas corresponden a los del cuadro 1.

Especies	Bap	Bch	Bfa	Blo	Bmo	Bsc	Bsu	Bve	Nme	Osp	Csp
Pave [^]	0.676*		0.788*	0.741*		0.776*					
Phme*		0.894**									
Mech ^o	0.738*				0.879**	0.761*	0.763*	0.803**		-0.824**	
Myci ^o	0.675*										
Mytu ^o		0.752*									
Mynu ^o					0.811**		0.812**				
Tyve ^o									0.699*		
Tyvo ^o	0.721*			0.742*		0.826**		0.814**			
Cafo ^o									0.727*		0.731*
DepSem		0.714*									
DisLeg	0.745*			0.815**	0.807**	0.912**	0.769*	0.842**	0.757*	-0.834**	

Niveles de significancia: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

Aves: consumidores de pulpa ([^]), depredadores de semilla (*), dispersores legítimos (^o). Pave (*Passerina versicolor*), Phme (*Pheucticus melanocephalus*), Mech (*Melanerpes chrysogenys*), Myci (*Myiarchus cinerascens*), Mytu (*Myiarchus tuberculifer*), Mynu (*Myiarchus nuttingi*), Tyve (*Tyrannus verticalis*), Tyvo (*Tyrannus vociferans*), Cafo (*Calocitta formosa*).

Para la estación lluviosa existieron algunas correlaciones significativas entre la abundancia de las aves y el VIR de las plantas zoócoras (Cuadro 8). Contrario a la estación seca, pocas de estas correlaciones tuvieron también alguna preferencia

significativa. De hecho, *S. psaltria* y *M. chrysogenys* fueron las especies que más se correlacionaron con las especies de plantas durante esta época del año. No obstante, la mayoría de las correlaciones fueron con plantas que no resultaron preferidas (Cuadro 8), excepto por *B. morelensis*, con la que *S. psaltria* tuvo una relación negativa y *M. chrysogenys*, que fue positiva. Sin embargo, en lluvias no hay disponibilidad de frutos maduros, al menos para las especies de *Bursera*, por lo que esto podría indicar que hay otros factores que intervienen en la relación de esta especie con *B. morelensis*. El gremio de los depredadores de semillas estuvieron negativamente correlacionados con *B. morelensis* y *B. aptera*, especies con las que tuvieron una preferencia negativa. Los dispersores legítimos, tuvieron una relación positiva con *B. morelensis* (Cuadro 8).

Cuadro 8. Correlaciones en la estación lluviosa entre las aves frugívoras y los gremios (abundancia relativa) con el VIR de cada planta zoócora preferida para el forrajeo. En negritas se muestran las correlaciones que tuvieron una preferencia significativa en alguna de las etapas sucesionales (ver cuadros 4-6). Los códigos de las plantas corresponden al cuadro 1.

Especies	Bap	Bch	Blo	Bmo	Bsc	Bsu	Bve	Nme	Osp	Csp
Pale [^]		0.825**								
Spps [^]	-0.709*			-0.744*	-0.724*	-0.728*	-0.751*		0.746*	
Mome [°]		0.714*	0.867**				0.794*	0.767*		
Mech [°]	0.795*		0.737*	0.800**	0.745*		0.815**		-0.700*	
Myty [°]										0.678*
Tyvo [°]									0.682*	
Cafo [°]				0.739*		0.849**				
Icwa [°]		0.908**								
ConPul										0.801**
Depsem	-0.724*			-0.794*					0.750*	
DisLeg				0.675*						

Niveles de significancia: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$

Aves: consumidores de pulpa ([^]), dispersores legítimos ([°]). Pale (*Passerina lechlanchei*), Spps (*Spinus psaltria*), Mome (*Momotus mexicanus*), Mech (*Melanerpes chrysogenys*), Myty (*Myiarchus tyrannulus*), Tyvo (*Tyrannus vociferans*), Cafo (*Calocitta formosa*), Icwa (*Icterus wagleri*).

Relación entre las aves frugívoras y el tamaño de los frutos en la estación seca del año

El primer eje de la ordenación del ACC (eigenvalue, $\lambda = 0.17$) explicó el 57% de la varianza de la relación entre la abundancia de las aves frugívoras y los VIR de las diferentes categorías de las plantas según el tamaño de sus frutos. Las pruebas de Monte Carlo no fueron significativas para el primer eje ($F = 2.44$, $P = 0.09$), pero la inclusión de todos los ejes canónicos sí ($F = 2.01$, $P = 0.033$).

Durante la estación seca del año, se puede apreciar que los dispersores legítimos y los depredadores de semillas estuvieron relacionados con los árboles que presentan frutos pequeños y frutos grandes de semilla dura (FPSD y FGSD; Figura 2). Los frutos de semilla blanda (FPSB y FGSB) fueron preferidos por los consumidores de pulpa (Figura 2). De manera general, existe una relación entre las aves de mayor tamaño y picos relativamente grandes con respecto a los FGSD y FPSD (Figura 2). Por ejemplo, especies como *Momotus mexicanus*, *Melanerpes hypopolius*, *M. chrysogenys* e *Icterus wagleri* son especies de tamaño mediano cuyos picos son fuertes y sus fauces son lo suficientemente anchas para alimentarse de frutos grandes. Así también, en los FPSD, aún a pesar de su tamaño, su consistencia dura permite que especies con picos más fuertes los utilicen, como son los depredadores *Aratinga canicularis* y *Pheucticus melanocephalus* y los dispersores *Tyrannus vociferans* y *Myiodynastes luteiventris* (Figura 2). En las plantas con frutos de semillas blandas, estuvieron asociados especies consumidoras de pulpa como *Haemorhous mexicanus* y *Passerina lechlancherii* (Figura 2). No obstante, *Calocitta formosa* y *Ortalis poliocephala*, dispersores de mayor tamaño, se agruparon en los sitios con predominancia de este tipo de árboles.

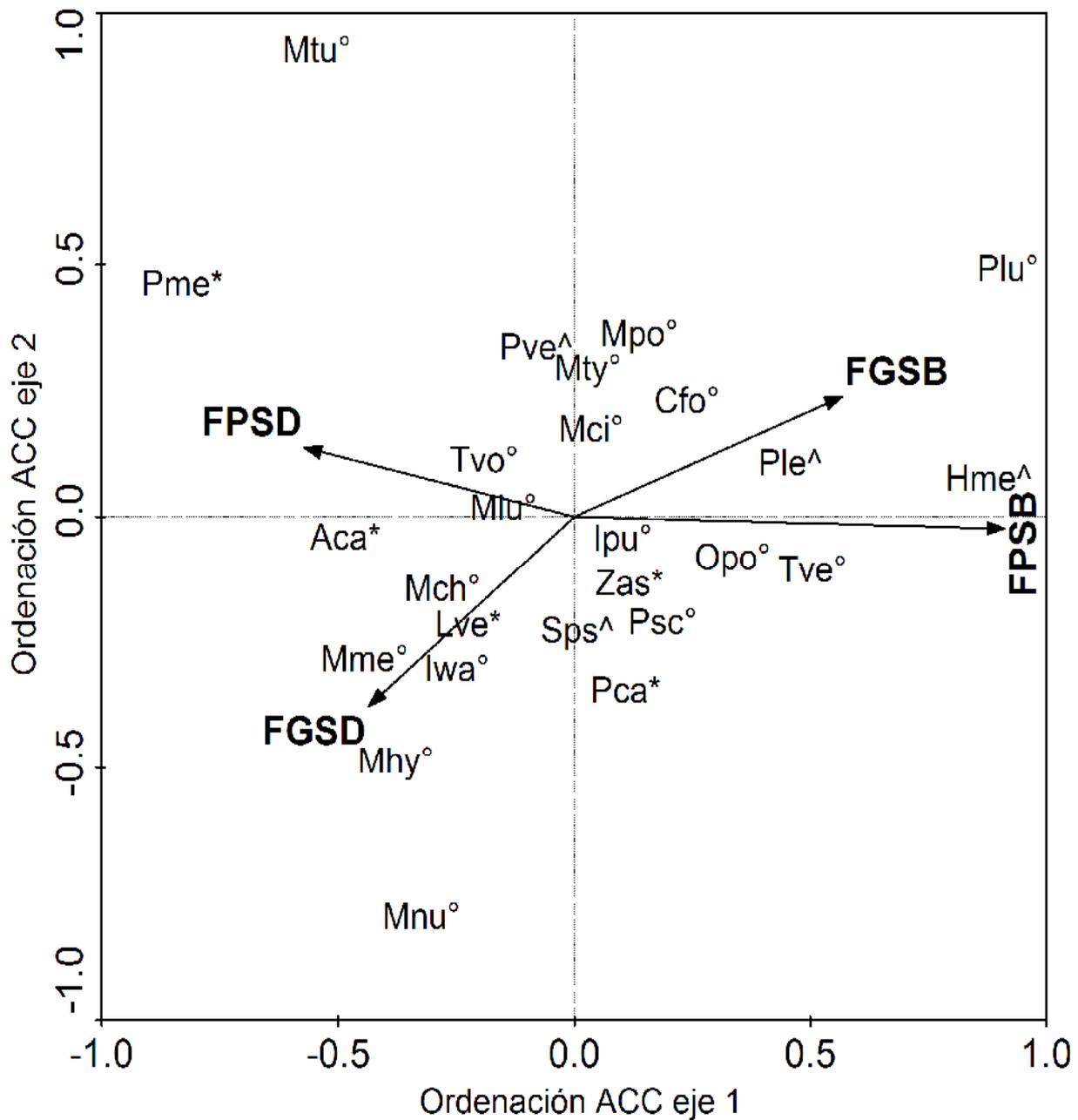


Figura 2. Análisis de Correspondencia Canónica entre los valores de importancia de las plantas zoócoras agrupadas según el tamaño del fruto y la abundancia relativa de las aves frugívoras en la estación seca del año (noviembre-mayo). Plantas agrupadas: FPSD (frutos pequeños de semilla dura), FGSD (frutos grandes de semilla dura), FGSB (frutos grandes de semilla blanda), FPSB (frutos pequeños de semilla blanda). Aves: Sps (*Spinus psaltria*), Mlu (*Myiodynastes luteiventris*), Cfo (*Calocitta formosa*), Pca (*Passerina caerulea*), Pve (*Passerina versicolor*), Ple (*Passerina lechlancherii*), Plu (*Piranga ludoviciana*), Opo (*Ortalis poliocephala*), Mci (*Myiarchus cinerascens*), Ipu (*Icterus pustulatus*), Iwa (*Icterus wagleri*), Mnu (*Myiarchus nutingii*), Tvo (*Tyrannus vociferans*), Tve (*Tyrannus verticalis*), Mme (*Momotus mexicanus*), Mch (*Melanerpes chrysogenys*), Mhy (*Melanerpes hypopolius*), Hme (*Haemorhous mexicanus*), Lve (*Leptotila verreauxi*), Zas (*Zenaida asiatica*). Dispersores legítimos (°), depredadores de semilla (*), consumidores de pulpa (^).

Discusión

En la zona de estudio se encontró que la comunidad de aves frugívoras tiene una marcada preferencia por una serie de árboles zoócoros para la obtención de sus frutos, particularmente del género *Bursera*. En un estudio previo para la misma zona (Capítulo 2, Almazán-Núñez *et al.* sometido) ya se había reportado la relación entre las aves y la cobertura de estos árboles. Sin embargo, se desconocía con detalle las preferencias de acuerdo a la disponibilidad o proporción de especies zoócoras en los diferentes estados de sucesión.

La sucesión de la vegetación juega un papel fundamental en la interacción planta-ave (Quesada *et al.* 2009). En este sentido, diferentes estudios conducidos en regiones tropicales de Mesoamérica han sugerido que la fragmentación y/o las etapas serales tempranas, generalmente disminuyen la abundancia y la riqueza de aves frugívoras (Githiru *et al.* 2002), lo cual afecta negativamente desde el forrajeo (Leso y Kropil 2007) hasta la dispersión de semillas y el reclutamiento de plántulas (Cordeiro y Howe 2003, Carlo *et al.* 2007, Figueroa-Esquivel *et al.* 2009). Los resultados de este estudio parecen estar de acuerdo con esta hipótesis, ya que en las etapas tempranas existió una menor abundancia de frugívoros, y esto se vio reflejado en el bajo número de interacciones positivas (búsqueda o ingestión de frutos) con las plantas zoócoras. No obstante, a pesar de que en los sitios tempranos del área de estudio estos árboles están presentes en pequeños parches discontinuos (Almazán-Núñez *et al.* 2012), la contribución de los frugívoros en la remoción y dispersión de sus semillas es fundamental en la restauración de los ecosistemas en general (Herrera y García 2009) y de los BTS en particular.

En las etapas intermedias y maduras, el número de registros de búsqueda o ingestión de frutos aumentó, aunque fue en las intermedias donde existieron más especies de plantas preferidas. Por un lado, esto se debió a la mayor presencia de frugívoros en estos sitios, ya que en sitios intermedios es posible encontrar una mezcla de especies tanto de bosques maduros como de sucesión temprana (Almazán-Núñez *et al.* sometido). Además, en las etapas intermedias es común la coexistencia de un mayor número de árboles jóvenes, los cuales son desplazados por árboles de mayor tamaño conforme avanza la edad del bosque, reduciendo de esta manera la densidad de plantas zoócoras en etapas tardías (Madeira *et al.* 2009, Almazán-Núñez *et al.* 2012).

La especie *B. longipes* presentó uno de los VIR más altos en las distintas etapas de sucesión, seguida de *B. morelensis*. Ambas especies, pero muy particularmente *B. longipes*, resultaron ser las más seleccionadas para el forrajeo. Estos resultados

confirman parcialmente el hecho de que el uso y la selección de algunas plantas zoócoras está en función de su proporción en los hábitat (Spurr y Warburton 1991), algo que no parece coincidir con lo observado para las aves insectívoras, en donde árboles poco abundantes son preferidos (Gabbe *et al.* 2002). Aunque la producción de frutos no fue estimada, estas dos especies son las que aparentemente presentaron más frutos. Esto sugiere que la cobertura de los árboles y la disponibilidad de frutos inciden positivamente en la riqueza y abundancia de los frugívoros. En términos generales, *B. longipes* fue ampliamente seleccionada por los dispersores legítimos para la remoción de frutos en todos los estados de sucesión, aumentando potencialmente las probabilidades de germinación y el establecimiento de plántulas, ya que se ha demostrado la efectividad de dispersión de semillas para varias especies de *Bursera* por este grupo de aves (Greenberg *et al.* 1995, Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006, Ramos-Ordoñez 2009, ver Capítulo 4).

Bursera longipes y *B. morelensis*, por ser ampliamente seleccionadas por los frugívoros, deben de ser consideradas como de especial importancia para la restauración de los bosques secos en la región, ya que además de ser dominantes en el área de estudio, son endémicas a las zonas áridas de la Cuenca del Balsas (Rzedowski *et al.* 2005). En adición a las *Bursera*, otras especies de árboles resultaron preferidas para el forrajeo. Por ejemplo, en etapas tempranas los consumidores de pulpa y muy particularmente *Haemorrhous mexicanus* forrajearon más en *Opuntia* spp., una planta bien representada en estos sitios y para la cual, este tipo de aves no sólo se alimenta de sus drupas sino también de sus flores (Godínez-Álvarez *et al.* 2002).

Otras plantas altamente preferidas fueron *Sideroxylon capiri* en etapas tempranas y *Capparis* sp. en intermedias. Para estas especies, los resultados contrastan con la hipótesis planteada sobre la selección de árboles para el forrajeo con base en su valor de importancia y/o disponibilidad, ya que sus valores de importancia son bajos en los sitios donde se encuentran. Estas dos especies producen una gran cantidad de frutos. Además de esto, contrario a la gran mayoría de árboles y arbustos en los bosques secos, estas especies son subcaducifolias por lo que mantienen una buena parte de su follaje durante la época seca, tiempo en el que también fructifican (García y DiStefano 2005). En los primeros estados de sucesión donde estos árboles son más comunes, la presencia de follaje y frutos que proveen durante la estación seca permite a las aves frugívoras maximizar la tasa de ingesta de energía por unidad de tiempo (Jordano 1995), como lo predice uno de los modelos de la TFO (MacArthur y Pianka 1966). En otras palabras, estas plantas zoócoras permiten a los frugívoros alimentarse y mantenerse en el mismo

sitio sin necesidad de moverse a otros sitios lejanos para buscar alimento, reduciendo de esta manera el gasto de tiempo y energía. Además, el follaje de estos árboles les permite no ser observados por depredadores en la época de secas, tiempo en el que suelen ser más visibles por la defoliación de la mayoría de las plantas y particularmente en las primeras etapas de sucesión, donde la densidad de árboles y arbustos disminuye considerablemente como ocurrió en el área de estudio (Almazán-Núñez *et al.* 2012).

Las aves dispersoras legítimas están conformadas tanto por especies residentes como migratorias. En su gran mayoría son papamoscas de la familia Tyrannidae. Además de *B. longipes* y *B. morelensis*, este grupo de aves forrajearon individualmente de manera significativa en al menos otras cinco especies de *Bursera* en las tres etapas de sucesión. De particular interés resultan los dispersores legítimos migratorios, ya que si bien se ha sugerido que la distribución a escalas de paisaje (en más de un hábitat) puede mostrar un patrón azaroso (Hutto 1998), o influenciado también por factores extrínsecos como el clima o la fisonomía de la vegetación, lo cierto es que en escalas muy locales, el uso del hábitat depende de factores intrínsecos, como la disponibilidad de alimento (Hutto 1985). Muchas de estas especies (e.g., *Myiarchus cinerascens*, *M. nuttingi*, *Myiodynastes luteiventris*, *Tyrannus vociferans*, *T. verticalis*) hacen paradas intermedias en etapas tempranas, pero dentro de estos hábitats seleccionan o utilizan los recursos necesarios para su subsistencia, como las drupas de *Bursera*, lo cual resulta favorable para la regeneración de los hábitats. Además, estos frutos proveen a los migratorios de lípidos que son almacenados en su cuerpo para continuar en sus rutas migratorias (Ramos-Ordoñez 2009, Ramos-Ordoñez *et al.* 2012). Si bien aún no existen evidencias coevolutivas entre los miembros de las familias Tyrannidae (papamoscas) y Burseraceae (*Bursera* spp), mediante inferencias filogenéticas tal como se ha demostrado para las hormigas del género *Pseudomyrmex* y las especies de *Acacia* (Gómez-Acevedo *et al.* 2010), existen evaluaciones ecológicas que sugieren una estrecha relación mutualista entre ambos grupos (Greenberg *et al.* 1995, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011, ver Capítulo 4 de este trabajo).

Las aves del área de estudio siguieron un patrón de forrajeo que está más asociado al tamaño y consistencia de las semillas que al tamaño de los frutos, algo que parece coincidir con algunos de los modelos elaborados a partir de la TFO, los cuáles predicen la composición de la dieta a partir del tamaño de las semillas y su relación con el tamaño de los picos de las aves y los tiempos de manipuleo (MacArthur y Pianka 1966, van der Meij y Bout 2008, Carnicer *et al.* 2009). Por ejemplo, los árboles con frutos con semillas duras (frutos tanto grandes como pequeños) estuvieron relacionados con aves de

mayor tamaño y con picos grandes y para algunas especies también picos fuertes (Howell y Webb 1995) pertenecientes a los dispersores legítimos (*Melanerpes hypopolius*, *M. chrysogenys*, *Momotus mexicanus*, *Myiarchus nuttingi*) y depredadores de semillas (*Aratinga canicularis*, *Pheucticus melanocephalus*, *Leptotila verreauxi*). Para los frutos con semillas blandas (frutos grandes y pequeños) estuvieron asociados varios consumidores de pulpa que en general son de tamaño y picos pequeños (*H. mexicanus*, *P. lechlancherii*), además de algunos dispersores. Está ampliamente documentado que la estructura y tamaño de los picos de las aves afecta tanto la eficiencia de forrajeo (Wheelwright 1985), como la habilidad para manipular los frutos (medida en unidad de tiempo; Sobramoney y Perrin 2007). El tiempo de manipuleo depende principalmente sobre si las aves ingieren completamente los frutos o no (De Nagy y Perrin 2002). En el caso de los dispersores, el tiempo de manipulación generalmente es menor, ya que tragan las semillas completamente. Para los depredadores y consumidores de pulpa, este tiempo al parecer aumenta debido a que consumen principalmente el mesocarpo y a pesar del que los frutos a los que se asocian son de talla mayor, éstos presentan características que influyen en la recompensa y costos de manejo para este tipo de frugívoros (Foster 1990).

La relación entre las plantas zoócoras y las aves frugívoras es muy estrecha (Traveset 2002, Carlo *et al.* 2007) y aunque si bien existe un mayor forrajeo de los frugívoros en etapas maduras, en las tempranas también removieron frutos. Para algunas especies como las *Bursera* se encontró evidencia empírica de la alta interacción que existe con algunos grupos de frugívoros, particularmente dispersores legítimos. La presencia de estos frugívoros en las distintas etapas de sucesión puede contribuir a la restauración pasiva del sitio y a la dinámica demográfica de los árboles de *Bursera*, un grupo de árboles representativos e importantantes para la conservación por sus niveles de endemismo a la región de la cuenca del Balsas.

Literatura citada

- Adamík, P. y M. Kornan. 2004. Foraging ecology of two bark foraging passerine birds in an old-growth temperate forest. *Ornis Fennica* 81:13-22.
- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.

- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. Sometido. Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in dry tropical forest in southwestern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*
- Amico, G. y M. A. Aizen. 2000. Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature* 408:929-930.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess y D. A. Hill. 1992. Bird census techniques. Academic Press, London.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las cactáceas de México. Vol. III. UNAM. México, D.F.
- Carlo, T.A., J. A. Collazo y M. J. Groom. 2004. Influences of fruit diversity and abundance on bird use of two shaded coffee plantations. *Biotropica* 36:602-614.
- Carlo, T. A., J. E. Aukema y J. M. Morales. 2007. Plant-frugivore interactions as spatially explicit networks: integrating frugivore foraging with fruiting plant spatial patterns. Pp. 369-390. *In* A. Dennis, E. Schupp y D. Wescott (Eds.). Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World. CABI, Oxon, UK.
- Carnicer, J., P. Jordano y C. J. Melián. 2009. The temporal dynamics of resource use by fruit-eating birds: a network approach. *Ecology* 90:1958-1970.
- Carranza, E. 2005. Sapotaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. 132:1:28.
- Castillo, J. P. 2011. Dispersión biótica de semillas de la cactácea columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado, Instituto de Ecología, UNAM. México, D.F.
- Corcuera, P. y A. Zavala-Hurtado. 2006. The influence of vegetation on bird distribution in dry forest and oak woodlands of western Mexico. *Revista de Biología Tropical* 54:657-672.
- Cordeiro, N. J. y H. F. Howe. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:14052-14056.
- De Nagy, H. y M. Perrin. 2002. The effect of bill structure on seed selection by granivorous birds. *African Zoology* 37:67-80.
- Durán-Ramírez, C. A., R. M. Fonseca-Juárez y G. Ibarra-Manríquez. 2010. Estudio florístico de *Ficus* (Moraceae) en el estado de Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:239-262.
- Figuerola-Esquivel, E., F. Puebla-Olivares, H. Godínez-Álvarez y J. Núñez-Farfán. 2009. Seed dispersal effectiveness by understory birds on *Dendropanax arboreus* in a

- fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* doi: 10.1007/s10531-009-9645-z.
- Foster, M. S. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conspecific fruit trees. *Condor* 92:844-854.
- Gabbe, A. P., S. K. Robinson y J. D. Brawn. 2002. Tree species preferences of foraging insectivorous birds: implications for floodplain forest restoration. *Conservation Biology* 16:462-470.
- García, E. G. y J. F. Di Stefano. 2005. Fenología de árbol *Sideroxylon capiri* (Sapotaceae) en el bosque tropical seco de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 53:5-14.
- Githiru, M., L. Lens, L. A. Bennur y C. P. K. Ogot. 2002. Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. *Oikos* 96:320-330.
- Godínez-Álvarez, H. O., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83:2617-2629.
- Gomes, V. S. M., B. A. Loiselle y M. A. Alves. 2008. Birds foraging for fruits and insects in shrubby resting vegetation, southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 8:21-31
- Gómez-Acevedo, S., L. Rico-Arce, A. Delgado-Salinas, S. Magallón y L. E. Eguiarte. Neotropical mutualism between *Acacia* and *Pseudomyrmex*: Phylogeny and divergence times. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56:393-408.
- González-Castro, A., S. Yang, M. Nigales y T. A. Carlo. 2012. What determines the temporal changes of species degree and strength in an oceanic island plant-disperser network? *PLoS One* 7:1-8.
- Greenberg, R., M. S. Foster y L. Márquez-Valdelamar. 1995. The role of the white-eyed vireo in the dispersal of *Bursera* fruit on the Yucatan Peninsula. *Journal of Tropical Ecology* 11:619-639.
- Guízar-Nolazco, E. y A. Sánchez-Vélez. 1991. Guía para el reconocimiento de los principales árboles del alto Balsas. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México.
- Herrera, J. M. y D. García. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142:149-158.
- Herrera, J. M., J. M. Morales y D. García. 2011. Differential effects of fruit availability and habitat cover for frugivore-mediated seed dispersal in a heterogeneous landscape. *Journal of Ecology* 99:1100-1107.

- Holmes, R. T. y S. K. Robinson. 1981. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwood forest. *Oecologia* 48:31-35.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, New York.
- Hutto, R. L. 1985. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. Pp. 455-476 In M. L. Cody (Ed.). Habitat selection in birds. Academic Press, Inc.
- Hutto, R. L. 1998. On the importance of stopover sites to migrating birds. *Auk* 115:823-825.
- Hutto, R. L., S. M. Pletschet y P. Hendricks. 1986. A fixed-radius point count method for nonbreeding and breeding season use. *Auk* 103:593-602.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed disperser: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145:163-191.
- Jordano, P. y E. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70:591-615.
- Leso, P. y R. Kropil. 2007. A comparison of three different approaches for the classification of bird foraging guilds: an effect of leaf phenophase. *Folia Zoologica* 56:51-70.
- Lorea-Hernández, F. G. 2004. Capparaceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. 130:1-31.
- MacArthur, R. H. y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- MacArthur, R. H. y E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100:603-609.
- Madeira, B. G., M. M. Espírito-Santo, S. D. Neto, Y. R. F. Nunes, G. A. Sánchez-Azofeita, G. Wilson y M. Quesada. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201:291-304.
- Milesi, F. A., J. López de Casenave y V. R. Cueto. 2008. Selection of foraging sites by desert granivorous birds: vegetation structure, seed availability, species-specific foraging tactics and spatial scale. *Auk* 125:473-484.
- Montiel, S. y C. Montaña. 2000. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology* 146:221-229.
- Morrison, M. L., K. A. With, I. C. Timossi, W. M. Block y K. A. Milne. 1987. Foraging behavior of Bark-Foraging birds in the Sierra Nevada. *Condor* 89:201-204.

- Nogales, M., A. Valido, F. M. Medina y J. D. Delgado. 1999. Frugivory and factors influencing visitation by birds at "Balo" (*Plocama pendula* Ait., Rubiaceae) plants in the Canary Islands. *Ecoscience* 6:531-538.
- Ortiz-Pulido, R. y V. Rico-Gray. 2006. Seed dispersal of *Bursera fagaroides* (Burseraceae): the effect of linking environmental factors. *Southwestern Naturalist* 51:11-21.
- Ortiz-Pulido, R., J. Laborde y S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32:473-488.
- Peck, K. M. 1989. Tree species preferences shown by foraging birds in forest plantation in northern England. *Biological Conservation* 48:41-57.
- Pérez-Villafaña, M. G. y A. Valiente-Banuet. 2009. Effectiveness of dispersal of an ornithocorous cactus *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) in a patchy environment. *Open Biology Journal* 2:101-113.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliman y E. L. Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology* 52:137-154.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeita, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, B. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Ralph, J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. F. DeSante y B. Milá. 1995. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR.159. Albany, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U. S. Department of Agriculture.
- Ramos-Ordoñez, M. F. 2009. Dispersión biótica de semillas y caracterización de frutos de *Bursera morelensis* en el valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México, D.F.
- Ramos-Ordoñez, M. F. y M. C. Arizmendi. 2011. Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments* 75:757-762.
- Ramos-Ordoñez, M. F., M. C. Arizmendi y J. Márquez-Guzmán. 2012. The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB PLANTS* doi:10.1093/aobpla/pls027.
- Robinson, S. K. y R. T. Holmes. 1984. Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *Auk* 101:672-684.

- Rzedowski, J. y F. Guevara-Féfer. 1992. Burseraceae. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes* 3:1-46.
- Rzedowski, J., R. Medina y G. Calderón de Rzedowski. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del río Papaloapan, México. *Acta Botánica Mexicana* 66:23-151.
- Rzedowski, J., R. Medina y G. Calderón de Rzedowski. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana* 70:85-111.
- Soobramoney, S. y M. R. Perrin. 2007. The effect of bill structure on seed selection and handling ability of five species of granivorous birds. *Emu* 107:169–176.
- SPSS. 2008. SPSS for Windows. Release 17.0. Statistical Package for Social Sciences Inc, Chicago.
- Spurr, E. B. y B. Warburton. 1991. Methods of measuring the proportions of plant species present in forest and their effect on estimates of bird preferences for plant species. *New Zealand Journal of Ecology* 15:171-175.
- Ter Braak, C. J. F. y P. F. M. Verdonshot. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57:255-289.
- Ter Braak, C. J. F. y P. Smilauer. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Ithaca, NY, USA (www.canoco.com): Microcomputer Power.
- Toledo, C. A. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en Guerrero (México). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Traveset, A. 1994. Influence of type of avian frugivory on the fitness of *Pistacia terebinthus*. *Evolutionary Ecology* 8:618-627.
- Traveset, A. 2002. Consecuencias de la ruptura de mutualismos planta-animal para la distribución de especies vegetales en las Islas Baleares. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:117-126.
- van der Meij, M. A. A. y R. G. Bout. 2008. The relationship between of the skull and bite force in finches. *Journal of Experimental Biology* 211:1668-1680.
- van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal of higher plants. Springer, Berlin, Heidelberg and New York.
- Wheelwright, N. T. 1985. Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808-818.
- Willmann, D., E. V. Schmidt, M. Heinrich y H. Rimpler. 2000. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 27. Verbenaceae. Instituto de Biología, UNAM. México.

Zar, J. H. 1984 Biostatistical analysis. New Jersey, USA: Prentice-Hall.

CAPÍTULO 4

DISPERSIÓN PRIMARIA DE SEMILLAS DE *BURSERA LONGIPES* POR AVES

FRUGÍVORAS EN UN GRADIENTE SUCESIONAL SECO



Introducción

La dispersión biótica de semillas ocupa un papel central en la dinámica espacial de las poblaciones de plantas (Herrera y Jordano 1981, Meyer y Witmer 1998, Spiegel y Nathan 2007, Schupp *et al.* 2010, Forget *et al.* 2011, Jordano *et al.* 2011) y tiene implicaciones importantes en lo referente a aspectos de colonización, regeneración y conservación (Jordano *et al.* 2004). Particularmente, se ha sugerido que la dispersión lejana que los frugívoros hacen de las semillas favorece la germinación y el establecimiento, debido a las ventajas que esto supone por el hecho de colonizar microhábitats, cuya probabilidad de tener una alta agregación de propágulos es menor comparado con la planta parental (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Schupp *et al.* 2002). En consecuencia, estas semillas escapan de la alta mortalidad ocasionada por patógenos y depredadores, así como de la competencia con otros miembros conespecíficos y con la misma planta madre (Loiselle 1990, Jordano *et al.* 2011, Obeso *et al.* 2011). Los microhábitats (i.e., plantas nodriza) donde se lleva a cabo el reclutamiento son elegidos por los dispersores (Schupp 1995), los cuales pueden diferir en su eficiencia de dispersión (i.e., la contribución relativa que hacen los frugívoros a la aptitud o la adecuación de la planta; Schupp 1993, Jordano y Schupp 2000).

La contribución de los frugívoros depende tanto de la cantidad como de la calidad en el procesamiento y lugar (y distancia) donde se depositan las semillas dispersadas (Schupp 1993, Jordano y Schupp 2000, Schupp *et al.* 2010). La cantidad es determinada con base en la abundancia de los frugívoros, frecuencia de visitas a la planta y el número de semillas consumidas en cada visita. La calidad de dispersión se basa en el trato que reciben las semillas al pasar por el sistema digestivo y los sitios o condiciones en las cuales las semillas son depositadas para el establecimiento exitoso de nuevos individuos. La combinación de ambos componentes (cantidad y calidad) indica la eficiencia de la dispersión de semillas que un dispersor provee, así como la eficiencia de la dispersión que una planta recibe (Schupp *et al.* 2010).

Además de la importancia de la dispersión biótica de las semillas en los ambientes áridos y semiáridos, la germinación y el establecimiento de las plántulas son dos fases críticas en el ciclo de vida de una planta (Steenbergh y Lowe 1969, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998, Orozco-Almanza 2003, Padilla y Pugnaire 2006, Ramos-Ordoñez 2009). Durante el período de estiaje, las plántulas deben resistir principalmente factores abióticos adversos (e.g., desecación del suelo, radiación solar directa y temperaturas extremas; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998). En ambientes

más húmedos, los factores abióticos pueden ser menos importantes que los bióticos (e.g., competencia; Padilla y Pugnaire 2006). En ecosistemas áridos, los dispersores pueden aminorar las condiciones adversas, al seleccionar microhábitats (i.e., plantas nodrizas) que favorecen la germinación y la supervivencia de las plántulas (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet 2009).

Además de estos factores limitantes, los bosques tropicales secos (BTS) en Mesoamérica han experimentado desde ya hace varias décadas cambios drásticos en su cobertura, producto principalmente de prácticas agropecuarias inadecuadas, reduciéndose a pequeños parches en distintas etapas de sucesión (Quesada *et al.* 2009). El establecimiento de árboles en este tipo de áreas es altamente dependiente de la dispersión de semillas, debido al hecho de que generalmente el banco de semillas del suelo se ha reducido considerablemente durante estos procesos de perturbación (Uhl 1987). En consecuencia, la dispersión de semillas post-remoción puede jugar un papel importante en el reclutamiento y por ende, en la composición y densidad de plantas leñosas en un BTS perturbado (Hammond 1995, Peña-Claros y De Boo 2002).

La cuenca del Balsas, en el suroeste de México, se ha reconocido como una región relativamente seca y se compone principalmente de BTS (Rzedowski 1978). En esta zona, los elementos arbóreos dominantes pertenecen al género *Bursera* (Rzedowski *et al.* 2005), cuyos frutos constituyen una fuente alimenticia de gran importancia para las aves frugívoras tanto residentes como migratorias durante la estación seca del año (Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011). Además, la distribución de las aves en los diferentes estados de sucesión de estos bosques está estrechamente relacionada con la presencia de estos árboles (Almazán-Núñez *et al.* sometido, Capítulo 2).

A pesar de que se conoce la importancia de este grupo de árboles en el consumo y dispersión de sus semillas por parte de las aves frugívoras (Greenberg *et al.* 1995, Hammond 1995, Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011), sólo existe un par de trabajos que describen la dispersión de semillas en *B. morelensis* (Ramos-Ordoñez 2009) y *B. fagaroides* (Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006). Aunado a esto, si bien los estudios que evalúan la tasa de remoción y dispersión de semillas en bosques tropicales húmedos secundarios con diferente estado sucesional son escasos, en los BTS lo son aún más (Hammond 1995). Por tal razón y ante la necesidad de implementar estrategias de manejo y conservación de los BTS, las evaluaciones acerca de la dispersión de semillas utilizando plantas nativas como las de Burseraceae, es de relevancia para ayudar en la regeneración de este bosque y detener su fragmentación

(Ramos-Ordoñez *et al.* 2012). En este capítulo se describe la dispersión primaria de semillas de *Bursera longipes* por aves frugívoras en la localidad de La Organera-Xochipala, localizada en la cuenca del Balsas del estado de Guerrero. Esta especie es endémica a la provincia biótica de la cuenca del Balsas (Rzedowski *et al.* 2005) y es dominante en la región de estudio (Almazán-Núñez *et al.* 2012). Asimismo, en este estudio se examina la cantidad de semillas removidas, la tasa de visitas de las aves frugívoras, el efecto sobre la semilla al pasar por el tracto digestivo medido como el porcentaje y velocidad de germinación y, la contribución que hacen los frugívoros a la ubicación de semillas debajo de plantas nodriza.

Métodos

Especie de estudio

Bursera longipes es un árbol endémico del BTS de la cuenca del Balsas, en los estados de México, Morelos, Puebla, Guerrero y Oaxaca (Rzedowski *et al.* 2005). Esta especie es caducifolia y su fruto es trivalvado y de color rojo cuando adquiere la madurez, además de que su semilla está cubierta con un pseudoarilo ligeramente naranja (Guízar y Sánchez 1991). Los frutos presentan una longitud de 1.3 ± 0.02 cm de largo y 0.87 ± 0.04 cm de ancho y un peso en fresco de 0.62 ± 0.01 gr ($n = 100$ frutos). La época de floración comienza con el inicio de la estación lluviosa (mayo o junio) y la fructificación se desarrolla entre julio y agosto alcanzando su madurez con la época de secas desde fines de noviembre y hasta mayo e incluso principios de junio (González-Nataren 2012, Almazán-Núñez *obs. pers.*). Si bien no existen estudios sobre dispersión con *B. longipes*, para otras especies de *Bursera* se ha señalado la importancia que representan las plantas nodriza de los géneros *Acacia* y *Mimosa* en el reclutamiento y posterior establecimiento de plántulas (Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006, Ramos-Ordoñez 2009).

Selección de sitios con diferente estado sucesional

Se eligieron tres sitios con diferente estado sucesional: (a) temprano (perturbado severamente hace ≈ 20 años) el cual está compuesto por una vegetación que surgió de manera espontánea en terrenos que estuvieron en uso agrícola o pecuario; (b) intermedio (perturbado hace unos 35 años) que representa una zona de transición entre un bosque

maduro y áreas fragmentadas. Aunque estos sitios han sufrido procesos de perturbación, se han regenerado y recuperado su cobertura; (c) maduro (sin perturbaciones mayores desde hace más de 50 años) que se caracteriza por presentar elementos arbóreos característicos de comunidades maduras (e.g., predominancia del género *Bursera*) (Almazán-Núñez *et al.* 2012; Capítulo 1), que aunque en algún momento fueron usados para las actividades agrícolas, en la actualidad mantiene áreas relativamente bien conservadas (Almazán-Núñez *et al.* 2012).

Eficiencia en la dispersión de semillas

Para conocer en detalle la eficiencia de la dispersión de semillas por parte de sus dispersores, es necesario cuantificar la producción de individuos que llegan a ser adultos reproductivos derivados de la dispersión (Schupp *et al.* 2010). Aunque este aspecto no fue evaluado, los resultados obtenidos representan una aproximación de la dispersión de semillas que están haciendo los dispersores. Así, la dispersión de semillas se estimó considerando los componentes de cantidad y calidad de semillas dispersadas propuestos por Schupp (1993) para cada una de las etapas sucesionales. La cantidad fue estimada con base en la abundancia de los frugívoros, frecuencia de visitas a los árboles de *B. longipes* y el promedio del número de frutos removidos por visita. La calidad se estimó con base en los datos del porcentaje de germinación de semillas después de pasar por el sistema digestivo, la probabilidad de depositar semillas de cada frugívoro en plantas nodriza (después de alimentarse y volar hacia otra planta) y la contribución que las aves hacen al sitio de establecimiento.

La eficiencia de dispersión de cada frugívoro se calculó como el producto de los componentes de cantidad y calidad, utilizando los siguientes subcomponentes (Schupp 1993): Eficiencia de dispersión = abundancia relativa * frecuencia de visitas * número promedio de frutos removidos * germinación de semillas * probabilidad de deposición de semillas * contribución de las aves al sitio de establecimiento.

Componente de cantidad

Abundancia relativa

La abundancia relativa de las aves se estimó utilizando nueve redes de niebla (12 m de largo x 2.5 m de ancho) colocadas entre árboles de *B. longipes* para cada una de las

etapas sucesionales. Las redes fueron colocadas en los meses de mayor disponibilidad de frutos maduros de *B. longipes* (mayo y diciembre 2010, enero-mayo y diciembre 2011 y marzo-mayo 2012). Las tres etapas de sucesión fueron muestreadas durante estos períodos de tiempo, invirtiendo un total de 15 días de muestreo en cada uno de los sitios. Las redes permanecieron abiertas de 0700 a 1800 horas para un total de 1485 horas-red por sitio y 4455 horas-red en total.

El uso de las redes para la captura de aves permite corroborar y complementar información sobre las especies que se alimentan de frutos, y los datos de las capturas son considerados como una medida que realmente refleja el uso de hábitat, la abundancia relativa y la actividad de las aves (Levey 1988, Loiselle y Blake 1999, Figueroa-Esquivel *et al.* 2009). Para cada especie, la abundancia relativa se calculó como el número de individuos por hora-red y los datos fueron analizados mediante una tabla de contingencia de χ^2 para determinar si existían diferencias en el número de individuos entre sitios. La hipótesis nula que se consideró en esta prueba fue la existencia de un igual número de individuos en cada sitio.

Frecuencia de visitas y promedio de frutos removidos

La frecuencia de visitas fue determinada a través de observaciones focales con ayuda de binoculares (8 x 40 mm) y guías de campo para la identificación de las aves (Howell y Webb 1995, Sibley 2003). Las observaciones fueron dirigidas a siete individuos de *B. longipes* que presentaron frutos maduros en cada uno de los sitios con distinto estado de sucesión. Estas observaciones fueron realizadas durante el período de enero-mayo 2011 y marzo-mayo de 2012 y se llevaron a cabo tanto en las mañanas (0700-1130 h) como en las tardes (1600-1830 h), cuando la actividad de las aves es mayor. En total se contabilizaron 70 horas de observación por cada sitio (10 horas/árbol) y 210 horas de observación por los tres sitios en conjunto. Cada árbol fue observado a una distancia de ~20-30 m y el período de observación en cada uno de éstos fue de 30 min, tiempo en el cual se registraron las especies visitantes, el número de individuos por visita, el tiempo total de visita (desde su llegada hasta su salida), el número de visitas y el número de frutos ingeridos y, cuando fue posible, la especie de planta a la que volaron después de ingerir frutos (para esto último ver apartado de métodos: *Deposición de semillas en sitios seguros* de este mismo capítulo); los datos que se presentan son la media y el error estándar. La frecuencia de visitas fue analizada mediante una tabla de contingencia de χ^2 para determinar si existían diferencias entre los sitios. La hipótesis nula para esta prueba

fue la existencia de un igual número de visitas entre los sitios. Por su parte, el número de frutos removidos fue comparado entre sitios mediante un ANOVA desbalanceado de una vía, previa transformación de los datos a logaritmo ($\text{Log } x+1$) para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad (SPSS 2008).

Componente de calidad

Germinación de semillas

Para determinar el efecto del sistema digestivo de las aves sobre la proporción y velocidad de germinación de las semillas, se utilizaron las semillas excretadas por las diferentes aves capturadas con las redes de niebla. Una vez que las aves fueron capturadas, las muestras fecales se obtuvieron de dos formas. La primera de ellas consistió en colocar a las aves dentro de bolsas de tela (no más de 45 min) para obtener semillas de las muestras fecales encontradas en las bolsas. Estas semillas fueron comparadas con una colección de referencia previamente formada de frutos y semillas de *Bursera* y de otras plantas zoócoras de la zona (ver Capítulo 3). Asimismo, las aves colectadas fueron colocadas en jaulas individuales (100 x 40 x 40 cm) de tela de gallinero, forrada al interior con tela de mosquitero para evitar que las aves se lastimaran. Las aves fueron alimentadas con frutos maduros de *B. longipes ad libitum* un día después de su captura, y se midió el tiempo de retención de las semillas desde el consumo hasta que era defecada o regurgitada. Esto, bajo la premisa de que a mayor tiempo de retención, mayor probabilidad de dispersar semillas lejos de la planta madre (Westcott y Graham 2000, Figueroa-Esquivel y Puebla-Olivares 2009). Después de la evacuación se colectaron las heces y las aves fueron liberadas. El máximo de tiempo que se mantuvieron los individuos en las jaulas fue de 3 horas y media, incluso aunque no defecaran ninguna semilla.

Se analizaron únicamente las semillas viables obtenidas de las heces fecales y directamente de los frutos de los árboles (lote control), cuya viabilidad se probó con una prueba de flotación, considerando como no viables a las semillas flotantes, debido probablemente a la falta de desarrollo del embrión (Thompson *et al.* 1997). Las semillas viables se lavaron con 10% de hipoclorito de sodio y se sembraron en cajas de petri a temperatura ambiente con algodón y humedecidas diariamente con agua destilada, según los siguientes tratamientos sugeridos por Ramos-Ordoñez (2009): a) Control 1: semillas con pseudorarillo obtenidas directamente de los árboles. b) Control 2: semillas sin

pseudoarilo obtenidas de los árboles. c) Semillas que pasaron por el sistema digestivo de las aves colectadas.

El experimento de germinación sólo se realizó con las especies de aves de donde se obtuvo la mayor cantidad de semillas viables: *Myiarchus nuttingi* ($n = 67$), *Myiodynastes luteiventris* ($n = 58$), *Myiarchus cinerascens* ($n = 33$), *Melanerpes chrysogenys* ($n = 29$) y *Myiarchus tyrannulus* ($n = 27$). El número de semillas por caja varió de acuerdo a la disponibilidad de semillas de cada especie. Para los dos lotes control se utilizó un total de 50 semillas por lote. Los experimentos de germinación fueron realizados directamente en campo, colocando las cajas debajo de plantas leguminosas como *Mimosa polyantha* y *Senna wislizenni*, las cuáles en general se han identificado como nodrizas de especies de *Bursera* (Ramos-Ordoñez 2009). Además, comúnmente son utilizadas como percha por las aves dispersoras. Las cajas fueron protegidas con malla de mosquitero y se colocó alrededor un veneno comercial contra las hormigas, para evitar la depredación (Ramos-Ordoñez 2009). Este experimento se montó el 5 de mayo de 2012 y a partir de esa fecha las cajas se revisaron diariamente durante 20 días para contar el número de semillas germinadas y estimar su proporción. El criterio usado para considerar una semilla germinada fue la emergencia de la radícula.

Además de estimar la proporción de semillas, se determinó el índice de germinación (IG), definido como la medida del tiempo de germinación en relación con la capacidad germinativa, y la velocidad de germinación (M), definida como la relación del número de semillas germinadas con el tiempo de germinación. Estos índices se calcularon de acuerdo a González-Zertuche y Orozgo-Segovia (1996) mediante las siguientes ecuaciones:

$$IG = \frac{\sum(n_i t_i)}{N} \quad M = \sum \frac{(n_i t_i)}{t}$$

Donde IG = índice de germinación; n_i = número de semillas germinadas en el día i ; t_i = número de días después de la siembra; N = total de semillas sembradas; M = velocidad de germinación; t = tiempo de germinación desde la siembra hasta la germinación de la última semilla.

Las diferencias en el tiempo del paso de las semillas a través del sistema digestivo de los diferentes frugívoros, la proporción de semillas germinadas, el índice y la velocidad de germinación fueron comparadas entre tratamientos y controles con un ANOVA de una vía. La hipótesis nula de esta prueba consistió en que los tratamientos tendrían la misma

proporción de semillas germinadas, así como el mismo índice y velocidad de germinación. Los datos de la proporción de germinación fueron transformados a la raíz cuadrada de arcoseno, debido a que ésta es apropiada para porcentajes y proporciones (Sokal y Rohlf 1987) y las comparaciones múltiples fueron analizadas con una prueba de Tukey HSD. Estos análisis fueron efectuados con ayuda del programa SPSS 17.0 (SPSS 2008).

Deposición de semillas en sitios seguros (plantas nodriza)

La probabilidad de depositar semillas bajo la cobertura de árboles o arbustos fue estimada mediante observaciones focales para determinar el número de visitas a diferentes plantas de percha (potencialmente nodrizas) utilizadas por las aves después del consumo de frutos. Para facilitar el seguimiento de los frugívoros una vez que comían y volaban en otra dirección para percharse en alguna planta, una persona se dedicó a realizar observaciones post-consumo. El número de visitas para cada planta de percha fue anotada y agrupada en alguna de las siguientes categorías: 1) visitas a otros individuos de *B. longipes* o bien permanencia en el mismo individuo donde consumieron frutos, pero con desplazamiento a las puntas de las ramas que es donde los individuos pasan la mayor parte del tiempo; 2) visitas a árboles o arbustos de los géneros *Mimosa* y *Acacia*, los cuales se han identificado como potenciales plantas nodriza en ambientes áridos (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998) y donde las aves pasan la mayor parte del tiempo entre las ramas; 3) visitas a otras plantas arbóreas o arbustivas, incluyendo algunos nopales y cactus, donde las aves pasan el mayor tiempo. Las observaciones focales finalizaron cuando se perdió el contacto visual con el individuo observado.

Se utilizó una tabla de contingencia de χ^2 para analizar si existían diferencias significativas en el número de visitas a cada categoría de plantas de percha entre las diferentes especies de aves registradas (considerando solo a los dispersores potenciales). A pesar de que algunos consumidores de pulpa o depredadores de semillas fueron observados consumiendo frutos de *B. longipes* y después volaron hacia otra planta, éstos no fueron considerados en el análisis, debido a que los primeros no tragan la semilla y los segundos aparentemente la dañan. La hipótesis nula de esta prueba consistió en un igual número de visitas por las aves entre categorías en cada etapa sucesional. Los residuales estandarizados fueron utilizados para evaluar el uso preferencial por las plantas de alguna categoría (Valiente-Banuet *et al.* 1991, Godínez-Álvarez *et al.* 2002). Estos residuales están normalmente distribuidos con media 0 y desviación típica de 1, de manera que

cualquier valor mayor que 2 (el aproximado al 5% de la distribución normal) fue considerado como una desviación significativa.

Por último, la probabilidad de que las semillas sean depositadas en sitios seguros (i.e., árboles de *Acacia* y *Mimosa* u otros árboles y arbustos excepto de *B. longipes* o cualquier otra *Bursera*), fue determinada por especie de ave estimando la proporción de visitas a una categoría de planta de percha con respecto al número total de visitas registrado en esa categoría.

Contribución de las aves al sitio de establecimiento de plántulas

En dos parcelas con un radio de 30 metros (2,828 m² por parcela) en cada una de las etapas sucesionales, se identificaron plantas nodriza para plántulas e individuos jóvenes no reproductivos de *B. longipes* (altura < 100 cm). Estos individuos jóvenes fueron buscados principalmente debajo de arbustos o árboles que eran utilizados por las aves para la percha después de ingerir frutos de *B. longipes* (ver sección de métodos de este mismo capítulo: *Deposición de semillas en sitios seguros*). El número de individuos jóvenes observados debajo de plantas nodriza fue comparado con el número esperado de individuos reclutados por azar, derivado del área proporcional cubierta por cada planta nodriza en cada una de las etapas sucesionales (Valiente-Banuet *et al.* 1991), esperando que el número de plántulas o individuos jóvenes fuera proporcional a la cobertura de cada microhábitat o planta nodriza. Se obtuvieron los residuales estandarizados para analizar la significancia.

Para cada ave se asignó un valor según su contribución en el establecimiento de *B. longipes*. Para esto, se estableció un valor de importancia el cual consistió en determinar que especies de aves frugívoras hicieron más vuelos a las plantas nodriza en las que se encontró un mayor número de individuos reclutados de *B. longipes* que los esperados al azar, de acuerdo con los residuales estandarizados para cada etapa sucesional. De esta manera, a las aves frugívoras que volaron con mayor frecuencia a estas plantas nodriza o de reclutamiento se les asignó un valor de 1, y a partir de este valor se asignaron sucesivamente al resto de las especies.

Resultados

Componente de cantidad

Abundancia relativa

Se registró un total de 20 especies de aves consumiendo frutos de *B. longipes* (Cuadro 1). La diferencia entre la abundancia encontrada en las tres etapas serales fue significativa ($\chi^2 = 48.26$, $gl = 30$, $P < 0.05$). Algunas especies como *Melanerpes chrysogenys*, *Myiarchus cinerascens*, *Myiodynastes luteiventris* e *Icterus pustulatus* fueron abundantes y estuvieron presentes en todos los sitios (Cuadro 1). Otras, como *Spinus psaltria*, tuvieron una mayor abundancia relativa en la etapa temprana o en la madura, como fue el caso de *Myiarchus tyrannulus* y *Tyrannus vociferans*.

Frecuencia de visitas y número de frutos removidos

La frecuencia de visitas para la remoción de frutos varió entre sitios ($\chi^2 = 54.78$, $gl = 38$, $P < 0.05$). *Myiarchus tyrannulus* y *Tyrannus verticalis* fueron los visitantes más frecuentes en la etapa temprana (Cuadro 1), *T. vociferans* y *T. verticalis* en el sitio intermedio, y *M. cinerascens* en la etapa madura.

Cuadro 1. Abundancia relativa (individuos hr/red) y frecuencia de visitas (visitas hr/observación) de las aves que consumen frutos de *B. longipes* en La Organera-Xochipala, Guerrero.

Especies	Abundancia relativa			Frecuencia de visitas		
	Temprana	Intermedia	Madura	Temprana	Intermedia	Madura
<i>A. canicularis</i>	-	-	-	-	-	0.029
<i>M. chrysogenys</i>	0.0061	0.0074	0.0054	-	0.057	0.071
<i>M. tuberculifer</i>	-	-	-	-	0.043	0.086
<i>M. cinerascens</i>	0.0067	0.0061	0.0135	0.086	0.257	0.243
<i>M. nuttingi</i>	0.0013	0.0189	0.0135	-	0.143	0.100
<i>M. tyrannulus</i>	0.0027	0.0047	0.0128	0.129	0.143	0.114
<i>M. luteiventris</i>	0.0054	0.0108	0.0054	0.029	-	0.071
<i>T. melancholicus</i>	-	-	-	-	0.014	-
<i>T. vociferans</i>	0.0013	0.0020	0.0054	-	0.300	0.214
<i>T. verticalis</i>	0.0027	0.0020	0.0061	0.129	0.300	0.129
<i>C. formosa</i>	0.0007	-	0.0013	-	0.029	-
<i>V. gilvus</i>	-	0.0007	0.0013	-	-	0.029

<i>P. caerulea</i>	0.0040	0.0013	-	0.043	0.029	-
<i>P. versicolor</i>	0.0040	0.0088	0.0067	0.029	0.114	-
<i>P. lechlacherii</i>	0.0074	0.0141	0.0034	-	0.029	0.029
<i>P. melanocephalus</i>	-	0.0007	0.0007	-	-	0.043
<i>H. mexicanus</i>	0.0027	0.0040	0.0020	-	0.043	-
<i>I. wagleri</i>	-	-	-	0.029	0.029	0.029
<i>I. pustulatus</i>	0.0088	0.0189	0.0135	0.086	0.257	0.086
<i>S. psaltria</i>	0.0074	0.0007	0.0061	0.057	0.071	0.029

Las especies que presentan un guión (-) significa que no fueron colectadas (abundancia relativa) u observadas visitando los árboles (Frecuencia de visitas).

La especie que visitó en mayor número de individuos los frutos de *B. longipes* fue *S. psaltria* en la etapa temprana (4.00 ± 1.47) e intermedia (3.40 ± 0.81), especie que también removió el mayor número de frutos en estos sitios (Cuadro 2). En la etapa madura, *A. canicularis* tuvo el mayor número de individuos por visita (15.00 ± 5.00) y el promedio más alto de frutos removidos (11.00 ± 4.00).

Del total de frutos removidos ($n = 825$), 17.9% fueron obtenidos de la etapa temprana, 42.2% de la intermedia y 39.9% de la madura, aunque no se encontraron diferencias significativas entre sitios ($F_{2,275} = 1.57$, $P = 0.210$). Cuatro especies del género *Myiarchus* removieron el 29.3% del total de frutos en los tres sitios, con un promedio de 30.1% por cada sitio (Cuadro 2). Sin embargo, si se consideran las ocho especies de la familia Tyrannidae, que además de este género incluye a las tres especies del género *Tyrannus* y a la especie *Myiodynastes luteiventris*, la familia contribuyó con el 67% del total de frutos removidos. De acuerdo al tiempo promedio, *T. verticalis* permaneció mayor tiempo en la etapa temprana (6.78 ± 1.30), *T. vociferans* en la intermedia (6.33 ± 1.13) y *A. canicularis* en la madura (8.00 ± 4.00 ; Cuadro 2).

Cuadro 2. Datos de visita de las aves que consumieron frutos de *B. longipes* en tres estados sucesionales de La Organera-Xochipala, Guerrero. Los valores que se muestran son promedios \pm Error Estándar.

Especies	Temprana			Intermedia			Madura		
	Individuos/ visita	Frutos/ visita	Tiempo/ visita	Individuos/ Visita	Frutos/ visita	Tiempo/ visita	Individuos/ visita	Frutos/ visita	Tiempo/ visita
<i>A. canicularis</i> *	-	-	-	-	-	-	15.00 \pm 5.00	11.00 \pm 4.00	8.00 \pm 4.00
<i>M. chrysogenys</i> °	-	-	-	2.00 \pm 0.00	2.25 \pm 0.25	2.75 \pm 0.48	2.00 \pm 0.26	2.66 \pm 0.56	2.83 \pm 0.53
<i>M. tuberculifer</i> °	-	-	-	1.33 \pm 0.33	2.00 \pm 0.58	2.40 \pm 0.83	1.13 \pm 0.21	1.83 \pm 0.31	4.17 \pm 0.65
<i>M. cinerascens</i> °	1.50 \pm 0.22	2.50 \pm 0.43	3.33 \pm 0.99	1.22 \pm 0.13	2.11 \pm 0.42	2.56 \pm 0.37	1.43 \pm 0.15	2.52 \pm 0.37	4.07 \pm 0.34
<i>M. nuttingi</i> °	-	-	-	1.20 \pm 0.13	2.20 \pm 0.53	4.00 \pm 0.68	1.33 \pm 0.18	2.77 \pm 0.62	4.17 \pm 0.76
<i>M. tyrannulus</i> °	1.33 \pm 0.17	3.77 \pm 0.52	5.00 \pm 0.76	1.20 \pm 0.20	2.40 \pm 0.37	4.90 \pm 1.22	2.33 \pm 0.13	1.75 \pm 0.49	2.00 \pm 0.46
<i>M. luteiventris</i> °	2.00 \pm 0.00	3.50 \pm 1.50	2.75 \pm 0.25	-	-	-	1.44 \pm 0.33	4.33 \pm 0.56	5.50 \pm 0.99
<i>T. melancholichus</i> °	-	-	-	4	5	10	-	-	-
<i>T. vociferans</i> °	1.50 \pm 0.50	1.50 \pm 0.50	1.75 \pm 0.25	1.38 \pm 0.15	3.00 \pm 0.43	6.33 \pm 1.13	1.63 \pm 0.30	2.56 \pm 0.52	4.41 \pm 0.60
<i>T. verticalis</i> °	3.22 \pm 0.70	4.11 \pm 0.98	6.78 \pm 1.30	2.33 \pm 0.39	3.52 \pm 0.59	5.76 \pm 1.02	3.73 \pm 1.24	5.45 \pm 0.76	6.31 \pm 1.13
<i>C. formosa</i> °	-	-	-	2.50 \pm 1.50	3.00 \pm 1.00	2.50 \pm 0.50	-	-	-
<i>V. gilvus</i> °	-	-	-	-	-	-	1.00 \pm 0.00	1.00 \pm 0.00	1.50 \pm 0.50
<i>P. caerulea</i> *	1.00 \pm 0.00	1.00 \pm 0.00	1.83 \pm 1.09	1.50 \pm 0.50	1.50 \pm 0.50	5.00 \pm 2.00	-	-	-
<i>P. versicolor</i> ^	1.00 \pm 0.00	1.00 \pm 0.00	3.00 \pm 2.00	1.50 \pm 0.19	2.38 \pm 0.46	4.31 \pm 1.02	-	-	-
<i>P. lechlancherii</i> ^	-	-	-	1.00 \pm 0.00	2.00 \pm 0.00	3.50 \pm 0.50	1.00 \pm 0.00	1.50 \pm 0.50	5.00 \pm 1.00
<i>P. melanocephalus</i> *	-	-	-	-	-	-	1.33 \pm 0.33	3.33 \pm 1.86	6.83 \pm 4.28
<i>H. mexicanus</i> ^	-	-	-	3.00 \pm 1.00	3.00 \pm 0.00	3.67 \pm 0.88	-	-	-
<i>I. wagleri</i> °	1.50 \pm 0.50	2.00 \pm 0.00	2.00 \pm 0.00	2.00 \pm 0.00	2.50 \pm 1.50	5.00 \pm 2.00	1.50 \pm 0.50	5.00 \pm 1.00	3.25 \pm 1.75
<i>I. pustulatus</i> °	2.50 \pm 0.43	3.83 \pm 0.87	3.33 \pm 0.80	1.83 \pm 0.25	2.17 \pm 0.26	3.27 \pm 0.49	1.17 \pm 0.17	4.83 \pm 1.33	8.50 \pm 1.72
<i>S. psaltria</i> ^	4.00 \pm 1.47	5.00 \pm 1.58	4.25 \pm 1.16	3.40 \pm 0.81	4.40 \pm 0.51	5.00 \pm 0.89	2.67 \pm 1.66	2.00 \pm 0.58	2.83 \pm 0.17

°dispersor legítimo, * depredador de semillas, ^consumidor de pulpa

Germinación de semillas

El menor tiempo promedio de retención de semillas desde la ingesta de un fruto hasta la evacuación de una semilla fue para *M. nuttingi* y el mayor para *M. tyrannulus* (Cuadro 3). Esta última especie tuvo el rango más amplio en el tiempo de defecación de una semilla (mínimo = 10 y máximo = 230 min), y el menor rango fue para *M. luteiventris* (mínimo = 12 y máximo = 155 min; Cuadro 3). No obstante, las diferencias entre especies no fueron significativas ($F_{4,122} = 0.98$, $P = 0.420$).

Cuadro 3. Tiempo promedio de retención de semillas desde que los individuos ingirieron y defecaron una semilla. E.E. = error estándar.

Estadísticos	Myicín	Myinut	Myityr	Myilut	Melchr
Tiempo promedio (min)	104	60	129	69	80
E. E.	11.3	5.8	23.0	8.2	11.0
Mínimo	22	18	10	12	7
Máximo	225	179	230	155	155

Durante los 20 días de observación, el porcentaje de semillas germinadas para el lote control 1 (semillas con pseudoarilo) fue nulo (Figura 1). En cambio, el lote control 2 (semillas sin pseudoarilo) tuvo un porcentaje del 10%. Las semillas que pasaron por el tracto digestivo de *M. cinerascens* tuvieron el mayor porcentaje de germinación (27%, $n = 33$), seguido por las defecadas por *M. tyrannulus* (26%, $n = 27$), *Melanerpes chrysogenys* (24%, $n = 29$), *M. nuttingi* (15%, $n = 67$) y *M. luteiventris* (12%, $n = 58$) (Figura 1). Las diferencias entre tratamientos fueron significativas ($F_{5,114} = 9.11$, $P < 0.001$) (Figura 2), aunque cabe resaltar que de este análisis se excluyó a las semillas del control 1, debido a que ninguna germinó. Las pruebas *a posteriori* mostraron que las tres especies con los porcentajes más altos de germinación (*M. cinerascens*, *M. tyrannulus* y *M. chrysogenys*) difirieron de la proporción de semillas germinadas del control 2 (Figura 2). No se encontraron diferencias significativas entre el control y las semillas colectadas de *M. nuttingi* y *M. luteiventris*.

El índice de germinación (IG) fue mayor para las semillas que pasaron por el tracto digestivo de *M. cinerascens* y menor para el lote control 2 (Cuadro 4). Estas diferencias fueron significativas ($F_{5,114} = 5.19$, $P < 0.001$), principalmente entre el índice de germinación de los papamoscas *M. cinerascens* y *M. tyrannulus*, con respecto al índice

obtenido del lote control 2 y *M. luteiventris* (Cuadro 4). La velocidad de germinación (G) en cambio, no varió significativamente ($F_{5,72} = 0.374$, $P = 0.865$).

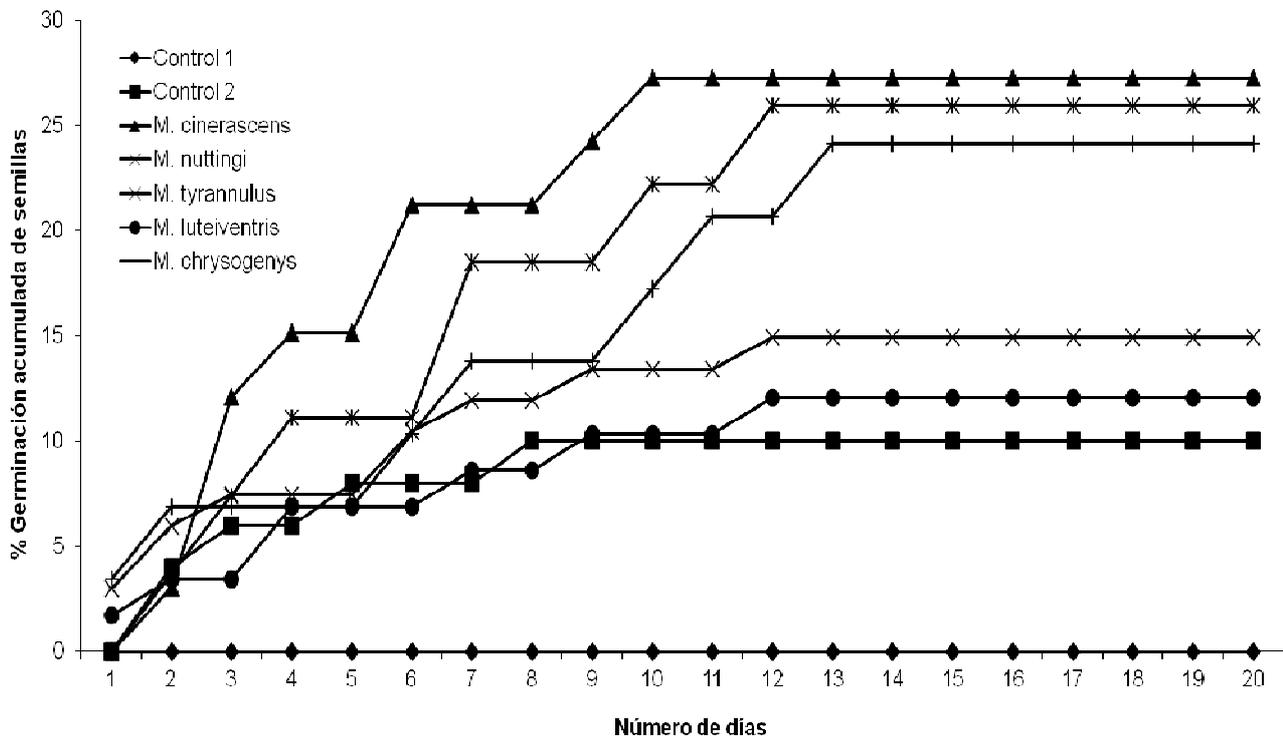


Figura 1. Germinación de semillas de *B. longipes* después de pasar por el sistema digestivo de las aves y los lotes control 1 (semillas con pseudoarilo) y control 2 (semillas sin pseudoarilo).

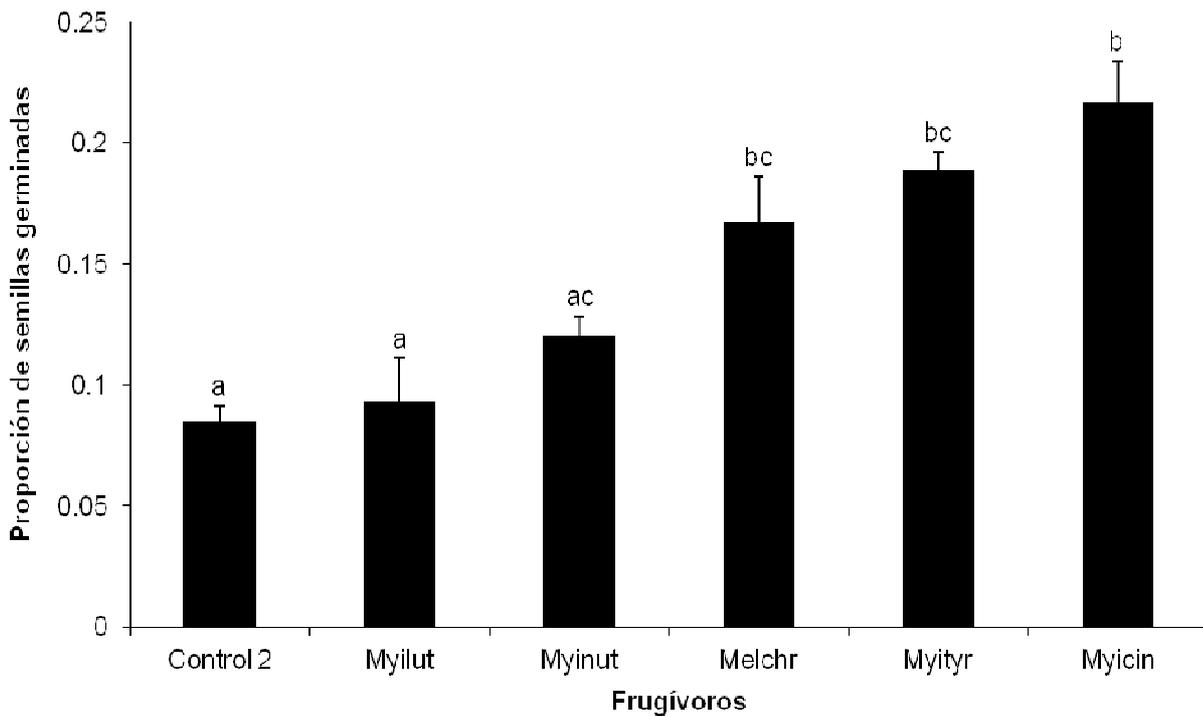


Figura 2. Proporción de semillas germinadas después de pasar por el sistema digestivo de las aves. Las letras diferentes entre los tratamientos denotan diferencias significativas (Tukey, $P < 0.05$). Myilut (*Myiodynastes luteiventris*), Myinut (*Myiarchus nuttingi*), Melchr (*Melanerpes chrysogenys*), Myityr (*Myiarchus tyrannulus*), Myicin (*Myiarchus cinerascens*).

Cuadro 4. Valores del índice y velocidad de germinación de semillas de *B. longipes* en diferentes tratamientos. Los valores son promedio \pm Error Estándar. Myilut (*Myiodynastes luteiventris*), Myinut (*Myiarchus nuttingi*), Melchr (*Melanerpes chrysogenys*), Myityr (*Myiarchus tyrannulus*), Myicin (*Myiarchus cinerascens*).

Tratamientos	Índice de germinación (IG)	Velocidad de germinación (M)
Control 2	1.00 \pm 0.14 a	4.80 \pm 2.25
Myilut	1.15 \pm 0.18 a	4.49 \pm 1.53
Myinut	1.45 \pm 0.22 ab	6.41 \pm 1.92
Melchr	2.16 \pm 0.38 ab	4.14 \pm 1.11
Myityr	2.42 \pm 0.40 b	4.49 \pm 1.53
Myicin	2.67 \pm 0.40 b	6.92 \pm 2.63

Letras diferentes en las misma columna denotan diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Tukey ($P < 0.05$).

Ubicación de deposición de semillas

Después de consumir los frutos, las aves percharon en diferentes especies de plantas (Figura 3). En la etapa temprana, las aves variaron ligeramente sus visitas a las plantas de las tres categorías ($\chi^2 = 22.98$, $gl = 12$, $P < 0.05$), prefiriendo a las plantas de los géneros *Mimosa* y *Acacia* (Figura 3a). En la etapa intermedia, después de ingerir los frutos, las aves también eligieron diferentes plantas para perchar ($\chi^2 = 55.33$, $gl = 20$, $P < 0.05$). En este sitio, fueron preferidas plantas de los géneros *Mimosa* y *Acacia* por los papamoscas *M. nuttingi* y *M. tuberculifer*, al igual que en la etapa madura ($\chi^2 = 54.98$, $gl = 20$, $P < 0.05$). *Tyrannus verticalis* pasó más tiempo en árboles de donde obtuvo las semillas y no seleccionó árboles o arbustos de *Mimosa* y *Acacia* en la etapa intermedia.

La probabilidad de deposición de las semillas por las aves dispersoras legítimas potenciales en sitios aptos para la germinación (i.e., géneros *Mimosa* y *Acacia* y otras plantas leñosas con excepción del género *Bursera*), indicó de manera general que los papamoscas del género *Myiarchus* son las especies con mayores probabilidades de depositar las semillas en estas plantas en las tres etapas de sucesión (Cuadro 5).

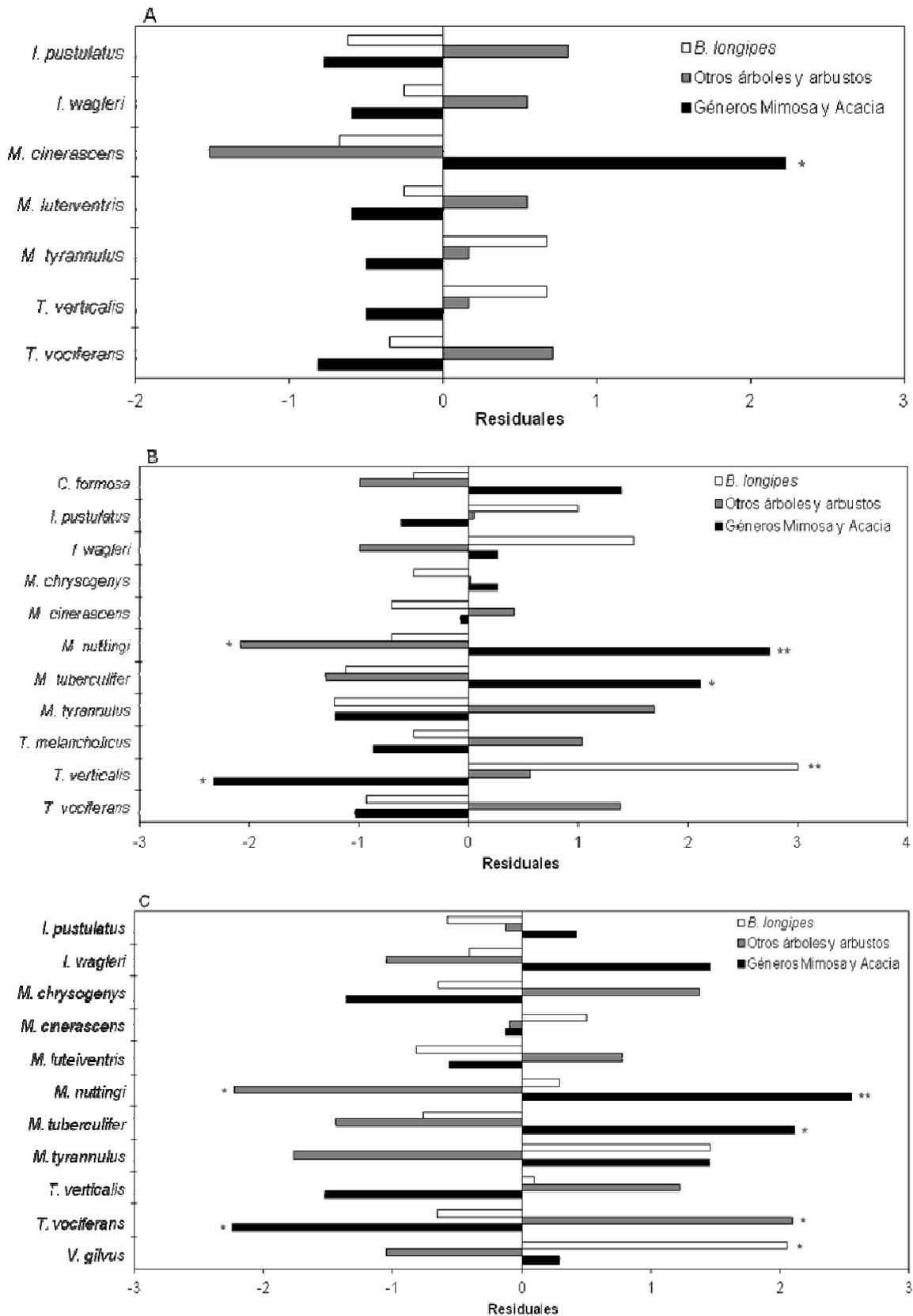


Figura 3. Residuales de una tabla de contingencia de los sitios de percha para las aves después de alimentarse de frutos de *B. longipes* en las tres etapas de sucesión: a) temprana, b) intermedia y c) madura. Las barras representan las frecuencias residuales y su significancia, indicando preferencia (residuales positivos) o rechazo (residuales negativos).

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

Cuadro 5. Probabilidad de depositar semillas de *B. longipes* en sitios seguros para la germinación en tres estados sucesionales en La Organera-Xochipala, Guerrero.

Especie	Estados sucesionales		
	Temprano	Intermedio	Maduro
<i>C. formosa</i>		0.021	
<i>I. pustulatus</i>	0.146	0.071	0.045
<i>I. wagleri</i>	0.049	0.012	0.022
<i>M. chrysogenys</i>		0.024	0.056
<i>M. cinerascens</i>	0.293	0.179	0.169
<i>M. luteiventris</i>	0.049		0.090
<i>M. nuttingi</i>		0.179	0.090
<i>M. tuberculifer</i>		0.119	0.079
<i>M. tyrannulus</i>	0.195	0.143	0.079
<i>T. melancholicus</i>		0.024	
<i>T. verticalis</i>	0.171	0.143	0.112
<i>T. vociferans</i>	0.098	0.083	0.247
<i>V. gilvus</i>			0.011

Contribución de las aves al sitio de establecimiento de plántulas

En los 5656 m² cubiertos en la etapa temprana se encontró la densidad más baja de plántulas e individuos jóvenes no reproductivos de *B. longipes* (0.002 ind/m²). La altura promedio fue de 54.07 ± 7.90 cm. En la etapa intermedia la densidad fue de 0.007 ind/m² y la altura promedio de 50.93 ± 3.90 cm. En la etapa madura la densidad fue de 0.008 ind/m² y la altura promedio de 53.19 ± 3.80 cm.

La comparación del número de individuos de *B. longipes* observados y esperados creciendo debajo de plantas nodriza muestran que en la etapa temprana las plántulas están más asociadas a *Tecoma stans*, *Plocosperma buxifolium* y *Mimosa polyantha* (Cuadro 6). En la intermedia, los individuos de *B. longipes* estuvieron significativamente asociados con *Mymosa polyantha* y *Calliandra eryophylla* y, en la etapa madura las especies *Eysenhardtia polystachya*, *Senna wislizeni*, *Sebastiania pavoniana* y *Acacia cochliacantha* tuvieron un mayor número de individuos asociados de *B. longipes* que los esperados por azar (Cuadro 6).

Cuadro 6. Residuales estandarizados (ResEst) para el número de individuos jóvenes de *B. longipes* (< 100 cm) observados (Obs) y esperados (Esp) debajo de la cobertura de plantas nodriza. Los valores de los residuales > 2 son significativos al 5% de la distribución normal.

Especie	Familia	Etapa Temprana			Etapa Intermedia			Etapa Madura		
		Obs	Esp	ResEst	Obs	Esp	ResEst	Obs	Esp	ResEst
<i>Tecoma stans</i>	Bignoniaceae	1.0	0.1	3.0	1.0	0.3	1.3	0.0	0.0	-0.2
<i>Cordia sp</i>	Boraginaceae	1.0	1.9	-0.7	0.0	1.2	-1.1	1.0	0.8	0.3
<i>Opuntia sp</i>	Cactaceae	0.0	0.2	-0.4	1.0	0.2	1.6	0.0	0.0	0.0
<i>Senna wislizeni</i>	Caesalpinaceae	2.0	0.7	1.5	3.0	1.1	1.8	8.0	2.9	3.0
<i>Senna skinneri</i>	Caesalpinaceae	0.0	0.0	0.0	2.0	1.2	0.8	0.0	0.3	-0.5
<i>Ipomoea pauciflora</i>	Convolvulaceae	0.0	0.5	-0.7	0.0	2.7	-1.6	1.0	1.2	-0.1
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Euphorbiaceae	0.0	0.1	-0.3	0.0	2.4	-1.6	1.0	0.7	0.4
<i>Sebastiania pavoniana</i>	Euphorbiaceae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.2	2.2
<i>Gliricidia sepium</i>	Fabaceae	3.0	3.5	-0.3	0.0	3.3	-1.8	0.0	0.8	-0.9
<i>Havardia acatlensis</i>	Fabaceae	2.0	1.5	0.4	3.0	4.3	-0.6	1.0	2.7	-1.0
<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	Fabaceae	0.0	0.3	-0.6	2.0	4.1	-1.0	3.0	8.5	-1.9
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Fabaceae	0.0	0.5	-0.7	0.0	3.5	-1.9	2.0	0.2	4.4
<i>Plocosperma buxifolium</i>	Loganiaceae	1.0	0.1	3.1	0.0	2.7	-1.6	1.0	0.6	0.5
<i>Mimosa polyantha</i>	Mimosaceae	2.0	0.4	2.3	10.0	1.9	5.9	8.0	4.6	1.6
<i>Acacia cochliacantha</i>	Mimosaceae	1.0	1.4	-0.3	2.0	0.7	1.5	9.0	3.1	3.3
<i>Calliandra eryophylla</i>	Mimosaceae	0.0	0.0	0.0	4.0	0.7	4.0	0.0	0.0	0.0
<i>Lysiloma tergemina</i>	Mimosaceae	0.0	0.5	-0.7	5.0	2.5	1.5	2.0	2.2	-0.2
<i>Desmanthus balsensis</i>	Mimosaceae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7	-0.9	3.0	3.5	-0.2
<i>Acacia subangulata</i>	Mimosaceae	0.0	0.9	-1.0	3.0	6.1	-1.3	5.0	13.6	-2.3
<i>Ziziphus amole</i>	Rhamnaceae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.8	0.2
<i>Randia sp</i>	Rubiaceae	0.0	0.0	0.0	1.0	0.3	1.2	0.0	0.0	0.0
<i>Cissus sp.</i>	Vitaceae	1.0	1.3	-0.2	6.0	3.0	1.8	0.0	0.5	-0.7

Los valores significativos de los residuales estandarizados (ResEst) para cada etapa sucesional se resaltan en negritas.

El valor de contribución al establecimiento de plántulas de *B. longipes* fue mayor para *M. cinerascens* en la etapa temprana y *M. nuttingi* tuvo el valor más alto tanto para la etapa intermedia como la madura (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores de importancia en la contribución al establecimiento de plántulas de *B. longipes* en sitios aptos (i.e., plantas de nodriza) en La Organera-Xochipala, Guerrero.

Especie	Estados sucesionales		
	Temprano	Intermedio	Maduro
<i>I. pustulatus</i>	0.16	0.60	
<i>I. wagleri</i>		0.20	
<i>M. chrysogenys</i>		0.20	0.25
<i>M. cinerascens</i>	1.00	0.20	0.50
<i>M. nuttingi</i>		1.00	1.00
<i>M. tuberculifer</i>			0.25
<i>M. tyrannulus</i>		0.40	0.25
<i>M. luteiventris</i>			0.25
<i>T. verticalis</i>		0.40	0.25
<i>T. vociferans</i>			0.50

Eficiencia en la dispersión de semillas

La eficiencia en la dispersión de semillas solo pudo ser obtenida para cinco especies y ésta varió dependiendo del sitio (Cuadro 8). Para el resto de las especies no se determinó la dispersión debido a que no se obtuvieron semillas defecadas u otro subcomponente que permitiera evaluar la dispersión. En la etapa temprana, solo *M. cinerascens* contribuyó a la dispersión (Cuadro 8). En la etapa intermedia *M. nuttingi* fue la que más contribuyó a la dispersión, mientras que *M. luteiventris* tuvo un valor de cero. En la etapa madura, las cinco especies dispersaron semillas siendo *M. cinerascens* la que presentó el valor más alto de eficiencia (Cuadro 8).

Cuadro 8. Eficiencia de dispersión para diferentes frugívoros que se alimentaron de frutos de *B. longipes* en La Organera-Xochipala, Guerrero. Los valores más altos representan mayor eficiencia.

Especies	Efectividad de dispersión		
	Temprana	Intermedia	Madura
<i>M. chrysogenys</i>	0	1.1×10^{-4}	4.2×10^{-4}
<i>M. cinerascens</i>	0.0114	0.0032	0.0232
<i>M. nuttingi</i>	0	0.0159	0.0065
<i>M. tyrannulus</i>	0	0.0024	0.0013
<i>M. luteiventris</i>	0	0	5.4×10^{-4}

Discusión

Las especies del género *Bursera* constituyen un recurso importante para las aves frugívoras durante la estación seca del año en los BTS del suroeste de México (Greenberg *et al.* 1995, Ramos-Ordoñez 2009, Almazán-Núñez *et al.* sometido, ver Capítulos 2 y 3), pero en particular para los papamoscas del género *Myiarchus*.

Los resultados de este estudio indican que los frutos de *B. longipes* son un recurso ampliamente consumido por los frugívoros en todas las etapas de sucesión y el número de visitas e interacciones con los frutos de este árbol varía según el estado sucesional. Los procesos de perturbación influyen en las interacciones mutualistas y en consecuencia en la dinámica poblacional y la restauración de los ecosistemas (Uhl 1987, Traveset 2002). Además, la presencia de los frugívoros está determinada en buena medida por el estado de sucesión de la vegetación, lo que a su vez influye en la tasa de visitas y remoción de frutos de *B. longipes*. Otro aspecto que pudo haber influido en las interacciones es la presencia de frutos partenocárpicos en esta especie de árbol (Ramos-Ordoñez *et al.* 2008, Ramos-Ordoñez 2009). Aunque no fue evaluado en este estudio, este fenómeno parece ser común en los árboles del género *Bursera* (Verdú y García-Fayos 1998, Ramos-Ordoñez *et al.* 2012) y se ha sugerido como estrategia para evitar la depredación por algunas aves granívoras, al mismo tiempo que aumenta la atracción de dispersores de semillas (Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011). Se ha demostrado que las aves granívoras son menos selectivas en la remoción de frutos, por lo que pueden consumir cantidades elevadas de frutos partenocárpicos (Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011), lo que sugiere que el desarrollo de estos frutos funciona como una estrategia de engaño (Fuentes y Schupp 1998, Verdú y García-Fayos 2001). Al mismo tiempo, la presencia de estos frutos aumenta la atracción de dispersores de semillas al exponer el pseudoarilo creando un efecto que incrementa la densidad en la coloración, además de que el tamaño de la cosecha también es mayor y en consecuencia la tasa de visita por las aves (Ramos-Ordoñez *et al.* 2010).

En un estudio previo para la misma zona, se identificó la importancia de *B. longipes* desde el punto de vista estructural (Almazán-Núñez *et al.* 2012). Se ha encontrado también que varios frugívoros la prefieren para el forrajeo (Capítulo 3). Las 20 especies que se observaron removiendo frutos de *B. longipes* corresponden al 64.5% de la riqueza de aves frugívoras registradas en la región de estudio (Almazán-Núñez *et al.* sometido) y esto representa el 53.8% más de las aves que se observaron para los frutos de *B. morelensis* en el valle de Tehuacán, Puebla (Ramos-Ordoñez 2009). Además, se ha

demostrado que el resto de los frugívoros que no se observaron removiendo frutos de *B. longipes* (e.g., *Melanerpes hypopolius*, *Momotus mexicanus*, *Picoides scalaris*) prefieren forrajear en otras plantas zoócoras, incluidas otras especies del género *Bursera* para la zona (Capítulo 3). Tanto la abundancia como la frecuencia de visitas de las aves frugívoras fue menor en el sitio de sucesión temprana. Este resultado concuerda con Cordeiro y Howe (2003) y Figueroa-Esquivel *et al.* (2009) que en sitios perturbados el número de especies y su abundancia relativa tiende a disminuir.

El 65% de las especies de aves fueron dispersoras legítimas, 20% consumidoras de pulpa y 15% depredadoras de semillas. En las etapas tempranas e intermedias, *S. psaltria* presentó los valores promedio más altos de remoción de frutos, lo cual puede estar relacionado con el número de individuos que visitaban los árboles de *B. longipes*. Esta especie es un consumidor de pulpa y solo pica el pseudoarilo de las semillas, por lo que su contribución como dispersor es nula. Además, las semillas de los frutos que consume son desechadas debajo de la planta parental, reduciendo las probabilidades de germinación y/o establecimiento por la competencia con otros miembros conespecíficos (Jordano y Schupp 2000, Bas *et al.* 2005). El mismo caso se presenta en *A. canicularis*, que fue la especie que más frutos removió por visitas en la etapa madura (6.7% del total de semillas; $n = 329$). Esta especie destruye o daña las semillas desde el manipuleo, por lo que su contribución a la dispersión es también negativa. De hecho, para algunas plantas de la familia de las Malvaceae de otros países neotropicales se ha logrado identificar la tasa de mortalidad de sus semillas, producto de la depredación de este psitácido (Francisco *et al.* 2008).

De manera general las especies de la familia Tyrannidae, pero en particular las del género *Myiarchus*, han sido consideradas como dispersores legítimos de los frutos de *Bursera* (Ramos-Ordoñez 2009). Cerca del 70% de las semillas fueron removidas por individuos de esta familia. No obstante, a pesar de que se observaron grupos numerosos de *Tyrannus* consumiendo frutos, fueron también los que más tiempo permanecieron en los árboles de *B. longipes* post-remoción en los sitios temprano e intermedio. Por esta razón, se podría pensar que su contribución en el reclutamiento es menor (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). Por otro lado, no se puede establecer la contribución de *Tyrannus* como dispersores debido a que no se obtuvieron semillas para evaluar el tiempo de retención en el tracto digestivo y el efecto de éste en la germinación. Así como para estas especies, para otras más tampoco se logró evaluar su contribución a la dispersión, debido a la falta de semillas colectadas que permitieran analizar experimentalmente el tiempo de retención de éstas en el tracto digestivo de las aves.

Por otra parte, los papamoscas del género *Myiarchus*, cuyo comportamiento es menos gregario que el de las especies de *Tyrannus*, visitaron los árboles de *B. longipes* con menos individuos. Sin embargo, en conjunto removieron alrededor del 30% de los frutos en cada uno de los sitios. De estas especies, dos son migratorias latitudinales (*M. cineascens* y *M. nuttingi*) y dos realizan migraciones locales (*M. tuberculifer* y *M. tyrannulus*). En el caso de los primeros dos papamoscas, la temporalidad de los frutos maduros de *B. longipes* coincide con la permanencia invernal de estas aves, tiempo en el que su demanda energética aumenta (Tellería *et al.* 2005) y los frutos de *Bursera* spp., representan una fuente de lípidos presentes en el pseudoarilo que recubre las semillas (Ramos-Ordoñez *et al.* 2012). El patrón de distribución de *M. tuberculifer* y *M. tyrannulus* al parecer está determinado por la oferta de propágulos de estos árboles (Almazán-Núñez *et al.* sometido), ya que las dos especies solo estuvieron presentes en los sitios de estudio durante la época de fructificación. Estos papamoscas, también solo se vieron durante la fructificación de *B. morelensis* en el valle de Tehuacán en Puebla (Ramos-Ordoñez 2009), al igual que *Vireo griseus*, cuya presencia y abundancia estuvo correlacionada con el tamaño de la cosecha de *B. simaruba* en bosques de crecimiento secundario en la Península de Yucatán (Greenberg *et al.* 1995).

El tiempo de retención de semillas para *M. nuttingi* fue de 60 ± 5.8 min, con un mínimo de 10 min antes de defecar la primera semilla consumida y de 129 ± 23.0 min para *M. tyrannulus*. Las visitas a los árboles por parte de estas especies no excedieron los 5 min en todas las etapas de sucesión, lo que permite inferir que durante el período de visita no defecan y las semillas son transportadas y depositadas lejos de la planta madre hacia otros sitios, tal vez aptos, como debajo de las llamadas plantas nodriza (Schupp 1995, Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998, Padilla y Pugnaire 2006). La distancia a la que es dispersada una semilla forma parte también de la eficiencia de dispersión y, aunque se ha estimado que ésta puede ser de hasta 3 km, se ha demostrado que la distancia a la que puede ser dispersada una semilla depende en gran medida del tamaño de las aves (Spiegel y Nathan 2007).

Los resultados de la germinación coinciden parcialmente con lo observado por Ramos-Ordoñez (2009) en *B. morelensis*. En dicho estudio existió mayor similitud en la tasa de germinación de las semillas control (colectadas de los árboles, sin pseudoarilo), respecto a las obtenidas de las aves, sugiriendo que las semillas de *B. morelensis* no necesitan escarificación. Los resultados aquí obtenidos mostraron que al menos para dos especies (*M. nuttingi* y *M. luteiventris*), la proporción de semillas germinadas y el índice de germinación no varió significativamente con las semillas obtenidas de los árboles, aunque

para *M. cinerascens*, *M. tyrannulus* y *M. chrysogenys* sí existieron diferencias con las semillas control. Estos resultados pudieran explicarse por el hecho de que algunas semillas de la misma especie vegetal responden en muchas ocasiones de diferente forma a tratamientos fisiológicos similares durante la endozoocoria (Stevenson *et al.* 2002). Además, estas diferencias también pueden ser explicadas de acuerdo al tiempo que pasaron las semillas en el sistema digestivo de las aves (Dominguez-Dominguez *et al.* 2006). *Myiarchus nuttingi* y *M. luteiventris* retuvieron un menor tiempo las semillas, aunque las diferencias con respecto a la retención de las otras especies dispersoras no fueron amplias ni significativas (diferenciando entre 20 y 60 min; Cuadro 3). Aparentemente la evacuación más rápida de semillas por estas dos especies dispersoras no fue suficiente para que el proceso digestivo tuviera un efecto favorable sobre su germinación (Stevenson *et al.* 2002), sobre todo si se considera que las semillas de *B. longipes* son duras y probablemente requieran de un cierto tiempo para el reblandecimiento del endocarpo. Además, el hecho de que ninguna de las semillas que se sembraron con el pseudoarilo germinara, resalta la labor de las aves frugívoras en la eliminación de este tejido que al parecer presenta sustancias que inhiben la germinación de las semillas como se encontró en *B. morelensis* (Ramos-Ordoñez 2009).

La probabilidad de los sitios de deposición de semillas confirma que los papamoscas del género *Myiarchus* son los dispersores potencialmente más eficientes de las semillas de *B. longipes* en los distintos estados de sucesión. Generalmente, estos dispersores seleccionan plantas que han sido identificadas como nodriza en los ambientes áridos de México, como son los géneros *Acacia* y *Mimosa* (Valiente-Banuet *et al.* 1991, Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998, Ramos-Ordoñez 2009, Castillo 2011). En cambio, *T. verticalis* y *T. vociferans* considerados dispersores debido a que invariablemente ingieren íntegramente las semillas cubiertas con el pseudoarilo y en grandes cantidades, perchan en las ramas superiores de árboles conoespecíficos, sobre todo en etapas maduras. Esto sugiere que la calidad de la dispersión de estas especies fue baja, debido a que el reclutamiento en árboles conoespecíficos fue nulo (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Ramos-Ordoñez 2009), por lo que *T. verticalis* y *T. vociferans* probablemente no resultan dispersores muy eficientes al menos para *B. longipes*. En este contexto, el número observado de plántulas reclutadas fue menor en la etapa temprana, respecto a la intermedia y madura, aunque de acuerdo con la cobertura que presentan las plantas nodriza en cada etapa, en la intermedia fue donde se presentó el menor número de individuos jóvenes de *B. longipes* en plantas nodriza que los esperados por azar. *Mimosa polyantha* fue la especie nodriza que más seleccionaron los dispersores para el

reclutamiento de semillas y en consecuencia de plántulas en la etapa temprana e intermedia. Resultados similares han sido obtenidos para otras especies nodriza de este mismo género (Castillo 2011), lo que demuestra la importancia de las plantas leguminosas en el nodricismo las cuales pueden coexistir con otras plantas para formar islas de fertilidad (Franco y Nobel 1989), donde el reciclado de nutrientes y la acumulación de materia orgánica que allí se establece (Bonanomi *et al.* 2007), favorece el desarrollo de plantas nativas.

Por otro parte, en la etapa temprana la altura promedio de los individuos reclutados fue mayor. En los sitios maduros e intermedios la densidad de plántulas reclutadas se incrementó, debido a que su establecimiento proviene no sólo de la lluvia de semillas causada por los dispersores, sino muy probablemente también del banco de semillas del suelo como se ha sugerido en otros BTS (Uhl 1987, Hammond 1995) y el cual se ve afectado por la perturbación, por lo que en consecuencia en las etapas tempranas es más escaso (Uhl 1987). Como consecuencia, esto provoca que el proceso de germinación en las etapas avanzadas de sucesión ocurra en intervalos de tiempo más cortos, además de que la visita de dispersores es mayor en las etapas avanzadas, aunado a que las condiciones microambientales suelen favorecer la germinación y establecimiento de más plántulas (Valiente-Banuet *et al.* 1991, Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet 1998, Orozco-Almanza 2003, Padilla y Pugnaire 2006).

Si bien el estado sucesional de la vegetación influye en las interacciones entre las aves frugívoras y *B. longipes*, los resultados de este estudio demostraron que los papamoscas del género *Myiarchus* son los dispersores más eficientes de *B. longipes* en todas las etapas de sucesión, como se observó también para *B. morelensis* en el valle de Tehuacán en Puebla (Ramos-Ordoñez 2009). Existen evidencias ecológicas de estrechas interacciones mutualistas entre ambos grupos (Greenberg *et al.* 1995, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011, Este capítulo). No obstante, con miras a comprender y dilucidar aún mejor este mutualismo, es que se sugiere analizar también desde una perspectiva filogenética en la que se pueda aclarar la historia evolutiva de estas relaciones. Continuamente, trabajos ecológicos sobre mutualismos entre plantas y dispersores-polinizadores sugieren que la especialización de estas interacciones puede promover una diversificación relativamente rápida y simultánea en ambos grupos (Kato *et al.* 2003, Smith *et al.* 2008). Contar con un panorama más amplio sobre este tópico, podría repercutir en favor de la conservación de estos mutualismos.

Literatura citada

- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.
- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. Sometido. Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in dry tropical forest in southwestern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*
- Bas, J. M., P. Pons y C. Gómez. 2005. Exclusive frugivory and seed dispersal of *Rhamus alaternus* in the bird breeding season. *Plant Ecology* doi: 10.1007/s11258-005-9008-0.
- Bonanomi, G., M. Rietkerk, S. C. Dekker y S. Mazzoleni. 2007. Island of fertility induce co-occurring negative and positive plant-soil feedbacks promoting coexistence. *Plant Ecology* doi 10.1007/s11258-007-9371-0.
- Castillo, J. P. 2011. Dispersión biótica de semillas de la cactácea columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado, Instituto de Ecología, UNAM. México, D.F.
- Cordeiro, N. J. y H. F. Howe. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *PNAS* 100:14052-14056.
- Dominguez-Dominguez, L. E., J. E. Morales-Mávil y J. Alba-Landa. 2006. Germinación de semillas de *Ficus insipida* (Moraceae) defecadas por tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) y monos arañas (*Ateles geoffroyi*). *Revista de Biología Tropical* 54:387-394.
- Figueroa-Esquivel, E. y F. Puebla-Olivares. 2009. Importance of a tropical tree (*Dendropanax arboreus*) for Neartic migrant birds in Mexico. *Ornitología Neotropical* 20:391-399.
- Figueroa-Esquivel, E., F. Puebla-Olivares, H. Godínez-Álvarez y J. Núñez-Farfán. 2009. Seed dispersal effectiveness by understory birds on *Dendropanax arboreus* in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* 18:3357-3365.
- Forget, P. M., P. Jordano, J. E. Lambert, K. Böhning-Gaese, A. Traveset y S. J. Wright. 2011. Frugivores and seed dispersal (1985-2010); the “seeds” dispersed, established and matured. *Acta Oecologica* 37:517-520.
- Francisco, M. R., V. O. Lunardi, P. R. Guimaraes y M. Galetti. 2008. Factors affecting seed predation of *Eriotheca gracilipes* (Bombacaceae) by parakeets in a cerrado fragment. *Acta Oecologica* 33:240-245.

- Franco, A. C. y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870-886.
- Fuentes, M. y E. Schupp. 1998. Empty seeds reduce seed predation by birds in *Juniperus osteosperma*. *Evolutionary Ecology* 12:823-827.
- Godínez-Álvarez, H. O., A. Valiente-Banuet y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83:2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H. y A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39:21-31.
- González-Naraten, N. 2012. Frugivoría por aves y caracterización de frutos en tres especies de *Bursera* (Burseraceae) en La Organera-Xochipala, Guerrero. Tesis de Licenciatura, Unidad Académica de Ciencias Químico-Biológicas, Universidad Autónoma de Guerrero. Chilpancingo, Guerrero, México.
- González-Zertuche, L. y A. Orozco-Segovia. 1996. Métodos de análisis de datos en la germinación de semillas, un ejemplo: *Manfreda brachystachya*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58:15-30.
- Greenberg, R., M. S. Foster y L. Márquez-Valdelamar. 1995. The role of the white-eyed vireo in the dispersal of *Bursera* fruit on the Yucatan Peninsula. *Journal of Tropical Ecology* 11:619-639.
- Guízar, E. y A. Sánchez. 1991. Guía para el reconocimiento de los principales árboles del alto Balsas. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México.
- Hammond, D. S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 13:51-58.
- Herrera, C. M. y P. Jordano. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: The high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs* 51:203-218.
- Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, New York.
- Jordano, P. y E. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70:591-615.
- Jordano, P., F. Pulido, J. Arroyo, J. L. García-Castaño y P. García-Fayos. 2004. Procesos de limitación demográfica. Pp. 229-248. In F. Valladares (Ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A. Madrid.

- Jordano, P., P. M. Forget, J. E. Lambert, K. Böhning-Gaese, A. Traveset y S. J. Wright. Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biology Letters* 7:321-323.
- Kato, M., A. Takimura y A. Kawakita. 2003. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the three genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). Proceedings of the National Academy of Sciences USA 100:5264-5267.
- Levey, D., 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58:251-269.
- Loiselle, B. A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit eating birds: Importance of considering seed composition. *Oecologia* 159:389-400.
- Loiselle, B. A. y J. G. Blake. 1999. Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understorey. *Ecology* 80:330-336.
- Meyer, G. A. y M. G. Witmer. 1998. Influence of seed processing by frugivorous birds on germination success of three North American shrubs. *American Midland Naturalist* 140:129-139.
- Obeso, J. R., I. Martínez y D. García. 2011. Seed size is heterogeneously distributed among destination habitats in animal dispersed plants. *Basic and Applied Ecology* 12:134-140.
- Orozco-Almanza, M. S., L. P. de León-García, R. Grether y E. García-Moya. 2003. Germination of four species of the genus *Mimosa* (Leguminosae) in a semid-arid zona of Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 55:75-92.
- Ortiz-Pulido, R. y V. Rico-Gray. 2006. Seed dispersal of *Bursera fagaroides* (Burseraceae): the effect of linking environmental factors. *Southwestern Naturalist* 51:11-21.
- Padilla, F. M. y F. I. Pugnaire. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:196-202.
- Peña-Claros, M. y H. De Boo. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* 18:264-274.
- Pérez-Villafaña, M. G. y A. Valiente-Banuet. 2009. Effectiveness of dispersal of an ornithocorous cactus *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) in a patchy environment. *Open Biology Journal* 2:101-113.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeita, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, B. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession

- and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Ramos-Ordoñez, M. F. 2009. Dispersión biótica de semillas y caracterización de frutos de *Bursera morelensis* en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado, FES Iztacala, UNAM. México, D.F.
- Ramos-Ordoñez, M. F., J. Márquez-Guzmán y M. C. Arizmendi. 2008. Parthenocarpy and seed predation by insects in *Bursera morelensis*. *Annals of Botany* 102:713-722.
- Ramos-Ordoñez, M. F., J. Márquez-Guzmán y M. C. Arizmendi. 2010. Parthenocarpy and seed production in Burseraceae. Pp. 231-239. In K. G. Ramawat (Ed.). Desert Plants. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Ramos-Ordoñez, M. F. y M. C. Arizmendi. 2011. Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments* 75:757-762.
- Ramos-Ordoñez, M. F., M. C. Arizmendi y J. Márquez-Guzmán. 2012. The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB PLANTS* doi:10.1093/aobpla/pls027.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F.
- Rzedowski, J., R. Medina y G. Calderón de Rzedowski. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana* 70:85-111.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108:15-29.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82:399-409.
- Schupp, E. W., T. Milleron y S. Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. Pp. 19-33. In D. J. Levey, W. Silva y M. Galetti (Eds.). Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. CAB International, Wallingford, UK.
- Schupp, E. W., P. Jordano y J. M. Gómez. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333-353.
- Sibley, D. 2003. The Sibley field guide to birds of western North America. Knopf, New York.
- Smith, C. I., O. Pellmyr, D. M. Althoff, M. Bálcazar-Lara, J. Leebens-Mack y K. A. Segraves. 2008. Pattern and timing of diversification in *Yucca* (Agavaceae): specialized pollination does not escalate rates of diversification. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275:249-2580

- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1987. Introduction to biostatistics. Biology-Statistics Ser. Worth Publishers Inc.
- Spiegel, O. y R. Nathan. 2007. Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology Letters* 10:718-728.
- SPSS. 2008. SPSS for Windows. Release 17.0. Statistical Package for Social Sciences Inc, Chicago.
- Steenbergh, W. F. y C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50:825–834.
- Stevenson, P. R., M. C. Castellanos, J. C. Pizarro y M. Garavito. 2002. Effects of seed dispersal by three Ateline Monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology* 23:1187-1204.
- Tellería, J. L., A. Ramírez, and J. Pérez-Tris. 2005. Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: shedding light on patterns to preserve processes. *Biological Conservation* 124:493-502.
- Thompson, K., J. P. Grime, G. Mason. 1997. Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature* 267:147-149.
- Traveset, A. 2002. Consecuencias de la ruptura de mutualismos planta-animal para la distribución de especies vegetales en las Islas Baleares. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:117-126.
- Uhl, C. 1987. Factor controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407.
- Valiente-Banuet, A., O. Briones, A. Bolongaro-Crevenna, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Nlifiez, G. Barnard, y E. Vizquez. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2:15-20.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1998. Ecological causes, function, and evolution of abortion and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany* 76:134-141.
- Westcott, D. A. y D. L. Graham. 2000. Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. *Oecologia* 122:249-257.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

El bosque tropical seco (BTS) es uno de los ecosistemas más amenazados a nivel mundial (Janzen 1988, Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeita 2010). Tan sólo en Latinoamérica se estima que alrededor del 66% de estos bosques han sido destruidos (Quesada *et al.* 2009) y, específicamente en México, se ha perdido cerca del 70% de la superficie original (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeita 2010). Como consecuencia, las plantas que dependen de los animales frugívoros para su reproducción sexual (i.e., dispersión de semillas) ven afectada su dinámica espacial y poblacional (Quesada *et al.* 2011). Esto obedece en gran medida a que la perturbación produce cambios en la abundancia, composición y comportamiento de forrajeo de los frugívoros (Uhl *et al.* 1988, Figueroa-Esquivel *et al.* 2009) y, por ende, también en la cantidad y/o calidad de frutos ingeridos y semillas dispersadas entre sitios con diferente nivel de perturbación (Uhl 1987).

En el presente trabajo se analizaron los cambios en la comunidad de frugívoros y sus interacciones en sitios representados por distintas etapas serales. Para comprender este proceso fue necesario en primera instancia analizar los cambios en la composición, diversidad y estructura de las plantas leñosas en las distintas etapas serales de bosques secundarios (Capítulo 1 de este trabajo, Almazán-Núñez *et al.* 2012). Se encontró que la mayoría de las plantas en estados sucesionales maduros están presentes en toda la cronosecuencia. Además la similitud del número de especies encontradas entre las tres etapas estudiadas (temprana, intermedia y madura), no apoya la hipótesis de la perturbación intermedia propuesta por Connell (1978). Por el contrario, estos resultados pueden ser explicados por el modelo de la composición florística inicial (Egler 1954, Collins *et al.*, 1995), el cual predice que la composición de las etapas serales depende de la presencia de las especies en el banco de semillas que permanecen después de una perturbación. En otras palabras, la mayoría de las especies del bosque tropical seco se pueden encontrar en todas la etapas de sucesión, pero el reclutamiento de algunos árboles de bosque maduro puede ser menor en las etapas tempranas, debido a que éstos requieren de frugívoros para su dispersión.

En las etapas tempranas, el hecho que el dosel esté más abierto y la densidad de plantas sea menor, produce cambios microclimáticos pronunciados y una baja retención de agua (Ceccon *et al.* 2006, Walker *et al.* 2007), lo que dificulta la germinación y el establecimiento de especies típicas de bosques maduros (e.g., algunas especies de *Bursera*), y por eso sólo están presentes en bajas cantidades (Almazán-Núñez *et al.*

2012). En tales condiciones de perturbación, el banco de semillas se reduce considerablemente y la visita de los frugívoros legítimos a estos parches suele ser menor (Uhl *et al.* 1988), por lo que se ha sugerido que dentro de las primeras etapas sucesionales la anemocoria es más común que la zoocoria (Janzen 1988, Sabogal 1992). Sin embargo, aunque la ausencia de dispersores en estas etapas es más notable, algunas aves frugívoras pueden arribar y atravesar bosques perturbados dispersando semillas (Amico y Aizen 2005, Hartz *et al.* 2012). Estas especies vegetales dispersadas son, en general, especies pioneras que facilitan la llegada y el establecimiento de otras especies de etapas sucesionales tardías, las cuales sin un reemplazo total, van cambiando gradualmente (Collins *et al.* 1995, Norden *et al.* 2009).

En el Capítulo 2 (Almazán-Núñez *et al.* 2012) se analizó la distribución de los frugívoros en el gradiente sucesional y se encontró que tanto la abundancia como la diversidad de aves frugívoras es mayor en etapas intermedias y maduras en la estación seca del año. Durante las lluvias no se encontró un patrón bien definido relacionado con la estructura de la comunidad de aves, pero sí con la distribución en los distintos estados sucesionales. En secas, los dispersores legítimos potenciales y los depredadores de semillas fueron más comunes en los sitios con mayor complejidad estructural y cobertura de árboles de *Bursera*. Aunque los resultados no fueron significativos, el patrón fue similar en la época de lluvias. Los ecosistemas secos de la cuenca del Balsas y, específicamente los del área de estudio, están dominados por especies de *Bursera* (Almazán-Núñez *et al.* 2012). Este tipo de árboles generalmente han sido considerados como indicadores de comunidades maduras (Rzedowski *et al.* 2005) y durante esta estación del año, sus frutos maduran y son removidos por diferentes grupos de aves frugívoras (Greenberg *et al.* 1995, Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011), lo cual podría explicar la distribución de las especies.

Además, tanto la riqueza pero particularmente la abundancia de aves migratorias latitudinales fue mayor en los estados maduros y con la presencia de árboles de *Bursera* spp. A pesar de que la gran mayoría de este tipo de aves a nivel de paisaje no son especialistas por algún tipo de hábitat (Hutto 1998), éstos consumen grandes cantidades de frutos de *Bursera*, cuya fructificación coincide con su permanencia invernal. Los frutos de *Bursera* proveen de lípidos que las especies migratorias utilizan como reservas energéticas para continuar con sus rutas de desplazamiento (Tellería *et al.* 2005, Ramos-Ordoñez *et al.* 2012). La presencia de estas aves en etapas tempranas es importante debido a que pueden promover la presencia de los pocos árboles zoócoros establecidos en estas etapas mediante la dispersión de sus semillas y, de esta manera, pueden

incrementar la conectividad entre fragmentos aislados de distintas etapas serales (Tellería *et al.* 2005, Bascompte y Jordano 2007). Como consecuencia, las aves migratorias contribuyen a recobrar la vegetación leñosa (Guevara y Laborde 1993, Galindo-González *et al.* 2000).

Cómo se demostró en el Capítulo 2, la distribución de las aves en la temporada seca del año estuvo estrechamente relacionada con los árboles de *Bursera*. Sin embargo, existen especies que fueron preferidas para el forrajeo, aunque estas preferencias varían a lo largo del gradiente sucesional (Capítulo 3 de este trabajo). Esto sugiere que la sucesión de la vegetación juega un papel fundamental en la interacción planta-ave (Quesada *et al.* 2009). En la etapa intermedia fue donde existió un mayor número de plantas preferidas, seguido de la madura y temprana. Esto fue resultado de la mayor presencia de frugívoros en estos sitios, debido a que es posible encontrar una mezcla de especies tanto de bosques maduros como de sucesión temprana (Almazán-Núñez *et al.* sometido). Además, en las etapas intermedias se ha sugerido la coexistencia de un mayor número de árboles jóvenes que son desplazados por árboles de mayor tamaño, conforme avanza la edad del bosque (etapas maduras), reduciendo de esta manera la densidad de plantas zoócoras en bosques maduros (Madeira *et al.* 2009, Almazán-Núñez *et al.* 2012).

En las tres etapas de sucesión, *Bursera longipes* fue la especie más usada para el forrajeo, además de que tuvo el valor de importancia más alto en todos los sitios. Este resultado confirma el hecho de que el uso y la selección de algunas plantas zoócoras está en función de su proporción en los hábitat (Spurr y Warburton 1991). Esto no parece coincidir con lo observado en algunos estudios sobre aves insectívoras, en donde muchas veces especies arbóreas poco abundantes son preferidas (Gabbe *et al.* 2002), mostrando un patrón más anidado (*sensu* Bascompte *et al.* 2003). Los dispersores legítimos potenciales seleccionaron y prefirieron a esta especie de *Bursera* en todos los sitios, lo que aumenta potencialmente las probabilidades de germinación y el establecimiento de plántulas, debido a que se ha demostrado la eficiencia de estas aves en la dispersión de semillas de varias especies de *Bursera* (Greenberg *et al.* 1995, Ortiz-Pulido y Rico-Gray 2006, Ramos-Ordoñez 2009). Este grupo de aves dispersoras incluyen tanto especies residentes como migratorias. En su gran mayoría son papamoscas de la familia Tyrannidae y, además de *B. longipes*, estas aves forrajearon de manera significativa en al menos otras seis especies de *Bursera* en las tres etapas de sucesión. Aunque todavía no existen evidencias coevolutivas entre los miembros de las familias Tyrannidae (papamoscas) y Burseraceae (*Bursera* spp.) mediante hipótesis filogenéticas, sí existen

evaluaciones ecológicas que sugieren una estrecha relación mutualista entre ambos grupos (Greenberg *et al.* 1995, Ramos-Ordoñez y Arizmendi 2011).

Además de las *Bursera*, otras especies de plantas resultaron preferidas para el forrajeo, como es el caso de *Opuntia* spp. (preferida por *Haemorhous mexicanus*) y *Sideroxylon capiri* en etapas tempranas y *Capparis* spp. en intermedias. Las dos últimas tuvieron valores de importancia bajos. Sin embargo, contrario a la gran mayoría de árboles y arbustos en los bosques secos, estas especies mantienen todo su follaje durante la mayor parte de la época seca y la fructificación ocurre también durante esta temporada (García y Di Stefano 2005). Esta condición fenológica permite a las aves frugívoras maximizar la tasa de ingesta de energía por unidad de tiempo (Jordano 1995), como predice la Teoría del Forrajeo Óptimo (MacArthur y Pianka 1966). Algunos modelos desarrollados a partir de esta misma teoría, indican que las aves buscarán alimento en árboles cuyos frutos sean proporcionales a su tamaño del pico, con el fin de reducir los tiempos de manipuleo y procesamiento de los frutos (van der Meij y Bout 2008). Esto se cumplió sobre todo con los frutos de semilla dura (todas *Bursera* spp), que fueron seleccionadas por aves de tamaño mediano y picos grandes como los dispersores legítimos (*Melanerpes hypopolius*, *M. chrysogenys*, *Momotus mexicanus*, *Myiarchus nuttingi*) y depredadores de semilla (*Aratinga canicularis*, *Pheucticus melanocephalus*).

En el Capítulo 4 se analizaron en detalle las interacciones entre las aves frugívoras y *B. longipes*. En total, 20 especies de frugívoros se observaron removiendo frutos de *B. longipes* en todas las etapas de sucesión, siendo el sitio temprano en el que la abundancia y la frecuencia de visitas fue menor (Capítulo 4 de este trabajo). Esto refuerza el hecho de que en sitios con mayor perturbación, el número de especies y su abundancia relativa tiende a disminuir (Cordeiro y Howe 2003, Figueroa-Esquivel *et al.* 2009). La mayoría de las aves que remueven frutos de *B. longipes* son dispersoras legítimas. Sin embargo, el consumidor de pulpa *Spinus psaltria* presentó los valores promedio más altos de remoción de frutos en las etapas tempranas e intermedias, lo cual puede estar relacionado con el número de individuos que visitaron árboles de *B. longipes*. La contribución de esta especie como dispersor es nula, ya que sólo consume el pseudoarilo y desecha la semilla debajo de la planta madre (Jordano y Schupp 2000, Bas *et al.* 2005). Además, el hecho de que en la semilla desechada vayan restos de pseudoarilo, inhibe la germinación como se demostró en este estudio con las semillas sembradas con este tejido y de acuerdo con lo obtenido por Ramos-Ordoñez (2009) para *B. morelensis*.

Las especies del género *Myiarchus* removieron en promedio el 30% de los frutos en cada uno de los sitios. Además, las semillas que pasaron por el sistema digestivo de

M. cinerascens y *M. tyrannulus* tuvieron un porcentaje de 27% y 26% respectivamente. Estos porcentajes son relativamente altos, sobre todo si se considera que en *Bursera* la proporción de germinación suele ser menor del 50% (Andrés-Hernández y Espinosa-Organista 2002). Además, estas especies por lo regular retienen mayor tiempo las semillas, lo que aumenta por un lado las probabilidades de ser depositadas lejos de la planta madre, colonizando nuevos hábitats y evadiendo la competencia, patógenos y herbívoros (Jordano *et al.* 2011). Esta misma capacidad de retención de la semilla también propicia que el proceso de escarificación en el sistema digestivo favorezca la germinación (Stevenson *et al.* 2002), ya que las semillas de *Bursera* son duras y probablemente el tiempo de retención contribuye al reblandecimiento de la testa. La dispersión a larga distancia que presumiblemente hacen los papamoscas, ha sido también relacionada con la deposición de las semillas en plantas nodriza lo que favorece el establecimiento (Schupp 1995). Los resultados de este trabajo indican que este fue el caso en el área de estudio, sin embargo, es necesario evaluar todavía la probabilidad de sobrevivencia de *B. longipes* en las plantas nodriza a largo plazo.

A lo largo de este estudio se demostró que existe una estrecha relación mutualista de las aves frugívoras con especies del género *Bursera*. Estudios ecológicos sobre este mutualismo seguirán siendo necesarios. Al mismo tiempo, análisis morfológicos y filogenéticos con las aves frugívoras que se alimentan de los frutos de estos árboles en la región de estudio, deben ser considerados con cierta proximidad con miras a evaluar dentro de la filogenia de todas las aves de la región, cuales son las especies que se están alimentando de los frutos de *Bursera*, pero más específicamente, cuales resultan dispersores eficientes de alguna especie en particular. En consecuencia, esto debería tener repercusiones importantes en la toma de decisiones referente a la conservación de las interacciones mutualistas entre ambos grupos, toda vez que la fragmentación y la perturbación de los ecosistemas ocasiona pérdida de la diversidad filogenética y por ende de las relaciones mutualistas.

LITERATURA CITADA

Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.

- Almazán-Núñez, R. C., M. C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. sometido. Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in a dry tropical forest in southwestern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*
- Amico, G. y M. A. Aizen. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿Quién dispersa a quién? *Ecología Austral* 15:89-100.
- Ándres-Hernández, A. R. y D. Espinosa-Organista. 2002. Morfología de plántulas de *Bursera Jacq. ex L.* (Burseraceae) y sus implicaciones filogenéticas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 70:5-12.
- Bas, J. M., P. Pons y C. Gómez. 2005. Exclusive frugivory and seed dispersal of *Rhamus alaternus* in the bird breeding season. *Plant Ecology* doi: 10.1007/s11258-005-9008-0.
- Bascompte, J. y P. Jordano. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38:567-593.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián y J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic network. *PNAS* 100:9383-9387.
- Ceccon, E., P. Huante, E. Rincón. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Collins, S. L., S. M. Glenn y D. J. Gibson. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76:486-492.
- Connell, J.H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Cordeiro, N. J. y H. F. Howe. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *PNAS* 100:14052-14056.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-417.
- Figueroa-Esquivel, E., F. Puebla-Olivares, H. Godínez-Álvarez y J. Núñez-Farfán. 2009. Seed dispersal effectiveness by understory birds on *Dendropanax arboreus* in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* doi: 10.1007/s10531-009-9645-z.
- Gabbe, A. P., S. K. Robinson y J. D. Brawn. 2002. Tree species preferences of foraging insectivorous birds: implications for floodplain forest restoration. *Conservation Biology* 16:462-470.

- Galindo-González, J., S. Guevara y V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14:1693-1703.
- García, E. G. y J. F. Di Stefano. 2005. Fenología de árbol *Sedroxylon capiri* (Sapotaceae) en el bosque tropical seco de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 53:5-14.
- Greenberg, R., M. S. Foster y L. Márquez-Valdelamar. 1995. The role of the white-eyed vireo in the dispersal of *Bursera* fruit on the Yucatan Peninsula. *Journal of Tropical Ecology* 11:619-639.
- Guevara, S. y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108:319-338.
- Hartz, S. M., G. Carvalho, A. Mendonca-Lima y L. Silva. The potential role of migratory birds in the expansion of *Araucaria* forest. *Natureza y Conservacao* 10:52-56.
- Hutto, R. L. 1998. On the importance of stopover sites to migrating birds. *Auk* 115:823-825.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forests: the most endangered major ecosystem. Pp. 130-137. In E. O. Wilson (Ed.). *Biodiversity*. National Academic Press. Washington.
- Jordano, P. 1995. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* 71:479-491.
- Jordano, P. y E. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70:591-615.
- Jordano, P., P. M. Forget, J. E. Lambert, K. Böhning-Gaese, A. Traveset y S. J. Wright. 2011. Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biology Letters* 7:321-323.
- MacArthur, R. H. y E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100:603-609.
- Madeira, B. G., M. M. Espírito-Santo, S. D. Neto, Y. R. F. Nunes, G. A. Sánchez-Azofeita, G. Wilson y M. Quesada. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201:291-304.
- Norden, N., R. L. Chazdon, A. Chao, J. Yi-Huei y B. Vélchez-Alvarado. 2009. Resilience of tropical rain forest: tree community reassembly in secondary forest. *Ecology Letters* 12:385-394.

- Ortiz-Pulido, R. y V. Rico-Gray. 2006. Seed dispersal of *Bursera fagaroides* (Burseraceae): the effect of linking environmental factors: *Southwestern Naturalist* 51: 11-21.
- Portillo-Quintero, C. A. y G. A. Sánchez-Azofeita. 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143:144-155.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeita, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, B. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Quesada, M., F. Rosas, R. Aguilar, L. Ashworth, V. M. Rosas-Guerrero, R. Sayago, J. A. Lobo, Y. Herrerías-Diego y G. Sánchez-Montoya. 2011. Human impacts on pollination, reproduction, and breeding systems in tropical forest plants. Pp. 173-194. In R. Dirzo, H. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (Eds.). Seasonally dry tropical forests. Ecology and conservation. Island Press, USA.
- Ramos-Ordoñez, M. F. 2009. Dispersión biótica de semillas y caracterización de frutos de *Bursera morelensis* en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de Doctorado, FES Iztacala, UNAM. México, D.F.
- Ramos-Ordoñez, M. F. y M. C. Arizmendi. 2011. Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments* 75:757-762.
- Ramos-Ordoñez, M. F., M. C. Arizmendi y J. Márquez-Guzmán. 2012. The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB PLANTS* doi:10.1093/aobpla/pls027.
- Rzedowski, J., R. Medina y G. Calderón de Rzedowski. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botánica Mexicana* 70:85-111.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* 3:407-416.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82:399-409.
- Spurr, E. B. y B. Warburton. 1991. Methods of measuring the proportions of plant species present in forest and their effect on estimates of bird preferences for plant species. *New Zealand Journal of Ecology* 15:171-175.

- Stevenson, P. R., M. C. Castellanos, J. C. Pizarro y M. Garavito. 2002. Effects of seed dispersal by three Ateline Monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology* 23:1187-1204.
- Tellería, J. L., A. Ramírez y J. Pérez-Tris. 2005. Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: shedding light on patterns to preserve processes. *Biological Conservation* 124:493-502.
- Uhl, C. 1987. Factor controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407.
- Uhl, C., K. Clark, N. Dezzio y P. Maquirrino. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology* 69:751-763.
- van der Meij, M. A. A. y R. G. Bout. 2008. The relationship between of the skull and bite force in finches. *Journal of Experimental Biology* 211:1668-1680.
- Walker, L. R., J. Walker y R. J. Hobbs. 2007. Linking restoration and ecological succession. Springer Science, New York, USA.

ANEXO 1

Anexo 1. Valor de importancia relativa (VIR) de las diez principales plantas leñosas en cada uno de los sitios de tres estados sucesionales en un bosque tropical seco de Guerrero, Mexico. DR (densidad relativa), FR (frecuencia relativa), CR (cobertura relativa).

Especies	DR	FR	CR	VIR (%)	Especies	DR	FR	CR	VIR (%)
ET1					ET3				
<i>Gliricidia sepium</i>	0.27	0.08	0.27	21.10	<i>Gliricidia sepium</i>	0.24	0.07	0.24	18.58
<i>Cordia</i> sp	0.07	0.07	0.11	8.64	<i>Cordia</i> sp	0.08	0.06	0.15	9.90
<i>Havardia acatlensis</i>	0.08	0.07	0.09	8.05	<i>Cissus</i> sp	0.12	0.06	0.11	9.83
<i>Cissus</i> sp	0.09	0.08	0.06	8.04	<i>Senna wislizeni</i>	0.06	0.05	0.06	6.14
<i>Ipomoea pauciflora</i>	0.04	0.07	0.08	6.72	<i>Bursera longipes</i>	0.03	0.06	0.03	4.21
<i>Mimosa goldmanii</i>	0.08	0.07	0.04	6.52	<i>Acacia cochliacantha</i>	0.04	0.05	0.03	4.04
<i>Senna wislizeni</i>	0.08	0.05	0.03	5.62	<i>Opuntia</i> sp	0.05	0.04	0.01	3.75
<i>Ceiba parvifolia</i>	0.02	0.04	0.09	5.19	<i>Ruprechtia fusca</i>	0.03	0.03	0.03	3.52
<i>Acacia cochliacantha</i>	0.03	0.05	0.04	4.30	<i>Ceiba parvifolia</i>	0.01	0.04	0.03	3.22
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	0.02	0.05	0.02	3.58	<i>Mimosa goldmanii</i>	0.03	0.03	0.02	2.99
ET2					EI1				
<i>Cordia</i> sp	0.15	0.07	0.26	16.33	<i>Lysiloma tergemina</i>	0.16	0.07	0.10	11.10
<i>Cissus</i> sp	0.12	0.07	0.11	10.31	<i>Bursera longipes</i>	0.08	0.05	0.11	8.44
<i>Gliricidia sepium</i>	0.10	0.05	0.10	8.84	<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	0.06	0.05	0.11	7.98
<i>Havardia acatlensis</i>	0.05	0.04	0.06	5.49	<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.05	0.05	0.08	6.50
<i>Mimosa goldmanii</i>	0.07	0.03	0.04	5.03	<i>Bursera aptera</i>	0.03	0.02	0.06	4.29
<i>Ipomoea pauciflora</i>	0.03	0.04	0.05	4.46	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.04	0.05	0.03	4.21
<i>Opuntia</i> sp	0.06	0.06	0.01	4.43	<i>Mimosa polyantha</i>	0.04	0.05	0.02	3.98
<i>Mimosa polyantha</i>	0.03	0.04	0.03	3.92	<i>Cissus</i> sp	0.05	0.04	0.02	3.84
<i>Senna wislizeni</i>	0.04	0.03	0.03	3.76	<i>Bursera morelensis</i>	0.02	0.04	0.03	3.67
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	0.04	0.04	0.02	3.50	<i>Cordia</i> sp	0.02	0.03	0.04	3.61

Anexo 1 continúa

Especies	DR	FR	CR	VIR (%)	Especies	DR	FR	CR	VIR (%)
EI2					EM1				
<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	0.09	0.05	0.13	9.44	<i>Desmanthus balsensis</i>	0.13	0.05	0.12	10.17
<i>Bursera longipes</i>	0.06	0.04	0.09	6.63	<i>Mimosa polyantha</i>	0.12	0.05	0.07	8.16
<i>Cordia</i> sp	0.07	0.03	0.08	6.31	<i>Bursera longipes</i>	0.06	0.05	0.07	6.80
<i>Lysiloma tergemina</i>	0.07	0.04	0.06	6.29	<i>Bursera aptera</i>	0.07	0.04	0.06	6.01
<i>Bursera morelensis</i>	0.04	0.04	0.07	5.72	<i>Mimosa goldmanii</i>	0.06	0.03	0.04	4.63
<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.04	0.04	0.05	4.93	<i>Cordia</i> sp	0.04	0.04	0.05	4.57
<i>Acacia cochliacantha</i>	0.07	0.03	0.01	4.20	<i>Bursera morelensis</i>	0.04	0.04	0.03	4.09
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	0.04	0.03	0.04	4.17	<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.03	0.04	0.03	3.77
<i>Bursera aptera</i>	0.03	0.04	0.03	4.10	<i>Bursera submoniliformis</i>	0.03	0.03	0.04	3.58
<i>Ziziphus mexicana</i>	0.04	0.04	0.03	3.99	<i>Bursera fagaroides</i>	0.02	0.03	0.03	3.27
EI3					EM2				
<i>Bursera longipes</i>	0.11	0.06	0.11	9.52	<i>Bursera longipes</i>	0.09	0.06	0.12	9.40
<i>Exostema caribaeum</i>	0.11	0.06	0.10	9.24	<i>Lysiloma tergemina</i>	0.12	0.05	0.09	9.10
<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	0.09	0.05	0.09	7.97	<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.06	0.05	0.12	8.30
<i>Bursera morelensis</i>	0.07	0.06	0.08	7.21	<i>Exostema caribaeum</i>	0.06	0.04	0.08	6.41
<i>Lysiloma tergemina</i>	0.07	0.05	0.05	5.99	<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	0.05	0.04	0.06	5.33
<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.04	0.05	0.07	5.83	<i>Bursera aptera</i>	0.05	0.04	0.05	4.97
<i>Bursera submoniliformis</i>	0.04	0.04	0.08	5.78	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.05	0.04	0.04	4.81
<i>Tecoma stans</i>	0.06	0.04	0.02	4.66	<i>Ceiba parvifolia</i>	0.04	0.04	0.05	4.38
<i>Bursera aptera</i>	0.04	0.04	0.03	4.32	<i>Tecoma stans</i>	0.06	0.03	0.02	4.30
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	0.01	0.03	0.07	3.94	<i>Bursera morelensis</i>	0.03	0.05	0.04	4.29

Anexo 1 continúa

Especies	DR	FR	CR	VIR (%)
EM3				
<i>Pseudosmodium perniciosum</i>	0.11	0.04	0.15	10.56
<i>Acacia cochliacantha</i>	0.11	0.05	0.07	8.16
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.11	0.06	0.05	7.87
<i>Bursera morelensis</i>	0.04	0.05	0.10	6.57
<i>Lysiloma tergemina</i>	0.08	0.05	0.05	6.47
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	0.07	0.05	0.05	5.95
<i>Bursera submoniliformis</i>	0.02	0.03	0.08	5.00
<i>Bursera aptera</i>	0.03	0.04	0.04	4.13
<i>Bursera longipes</i>	0.03	0.04	0.03	3.95
<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.02	0.05	0.02	3.63

ANEXO 2



Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico

Cambios en la composición, diversidad y estructura de plantas leñosas en estados sucesionales de bosque tropical seco en el suroeste de México

R. Carlos Almazán-Núñez¹, María del Coro Arizmendi², Luis E. Eguiarte³ and Pablo Corcuera^{4✉}

¹Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186. Col. Vicentina Iztapalapa, 09340 México, D. F., México.

²Laboratorio de Ecología, Unidad de Biotecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. De los Barrios 1, Los Reyes de Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México.

³Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399. Circuito exterior, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F. México.

⁴Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186. Col. Vicentina Iztapalapa, 09340 México, D. F., México.

✉ pcmr@xanum.uam.mx

Abstract. We analyzed the changes in composition, diversity and structure of trees and shrubs along a successional gradient in southwest Mexico. Early stages were dominated by typical pioneer species but species of mature forests were present throughout the chronosequence, and therefore the species plant distribution between stages may be explained by the initial floristic composition model. Because sites from all stages had similar number of species, our study does not support the intermediate levels of disturbance hypothesis. Contrary to the patterns observed in other dry forests, the mature stages presented a relatively simple structure complexity compared to that of intermediate forests. This resulted from a few dominant species which are usually present in mature forests with some degree of perturbation. According to the polyclimax hypothesis, diversity of the mature forests appears to be influenced by local soil conditions, microclimates and biotic factors. Our study supports this idea because local conditions vary between sites and the dominant species of the late stages were different between stands. The conservation and management plans should be directed to different successional stages and not only to single patches in order to ensure the conservation of regional biodiversity.

Key words: *Bursera*, conservation, dominance, abiotic factors, secondary succession.

Resumen. Se analizó la composición, diversidad y estructura de los árboles y arbustos en un un gradiente sucesional en el suroeste de México. Las etapas tempranas presentaron mayor dominancia de especies típicas pioneras, pero especies de bosques maduros se encontraron en todos los sitios, tal como predice el modelo de la composición florística inicial. Debido a que todos los sitios tuvieron una riqueza similar, nuestro estudio no apoya la hipótesis de la perturbación intermedia. Contrario a los patrones observados en otros bosques secos, la estructura de la vegetación resultó menos compleja en las etapas maduras en comparación con las intermedias. Esto es resultado de especies dominantes que se encuentran en bosques maduros con algún grado de perturbación. De acuerdo con la teoría del policlímax, la diversidad en bosques maduros es resultado del microclima, condiciones edáficas y factores bióticos. Nuestros resultados apoyan esta idea ya que las condiciones locales varían entre sitios y las especies dominantes de las etapas tardías fueron diferentes entre los sitios. Los esfuerzos para la conservación de áreas, así como los planes de manejo deben contemplar diferentes etapas sucesionales y no sólo parches aislados, con el fin de asegurar la conservación de la biodiversidad regional.

Palabras clave: *Bursera*, conservación, dominancia, factores abióticos, sucesión secundaria.

Introduction

Ecological succession refers to the chronological changes in the structure, taxonomic composition and

function of an ecosystem after a disturbance (Kayes et al., 2010; Prach and Walker, 2011). This phenomenon was initially conceived as a natural process of ecological communities (Connell and Slatyer, 1977). However, anthropogenic disturbances which induce changes in nutrient composition and plant communities are now the

leading causes, which shape the vegetation development (Walker et al., 2010).

The secondary succession dynamics depends largely on the nature of the disturbance (extent, intensity, frequency), abiotic conditions prevailing in the disturbed site, such as local climate and soil conditions (*sensu* Tansley, 1935), the availability of regenerative propagules (seeds, local native seedlings) and biotic factors (e.g., predators, granivores, frugivores, parasites) (Álvarez-Yépez et al., 2006; Davies and Semui, 2006; Chazdon, 2008). In this sense, communities with different plant composition can represent distinct mature stages in the same geographical area. In addition, the non-equilibrium hypothesis first proposed by Grime (1973) and formalized by Connell (1978), suggests that species richness should be higher at intermediate levels of disturbance (ILD hypothesis). Under these circumstances conditions are not so adverse as to eliminate species but are unfavorable enough to check population densities and thus avoid the displacement of species by competition.

However, this hypothesis has been challenged as too simplistic because it only makes qualitative predictions about changes in species diversity in response to disturbance frequency, but does not consider local physical factors such as soil and land relief and other variations associated with the species microhabitats (Collins and Glenn, 1997; McCabe and Gotelli, 2000; Roxburgh et al., 2004). On the other hand, according to the initial floristic composition model (Egler, 1954), species from late stages may also be present in the stands initial successional process (Collins et al., 2005). Accordingly, the composition of mature forest is likely the result of various factors such as the initial suite of species present, seed dispersal, facilitation and competition, longevity, plant-animal interactions and stochastic extinction/colonization processes (*sensu* Walker and Chapin, 1987; Pickett and McDonnell, 1989), which result in different compositions in forest stands of the same general vegetation type but located in different locations.

Almost all tropical dry forests (TDF) of Mesoamerica, are currently represented by secondary succession fragments (Stoner and Sánchez-Azofeifa, 2009; DeClerck et al., 2010; Griscom and Ashton, 2011) due to plant extraction, livestock and agricultural pressures (Quesada and Stoner, 2004). As in other ecosystems, human disturbance has transformed the structural heterogeneity and composition of TDF (Aide et al., 2000; Onaindia et al., 2004; Kayes et al., 2010). When dry forests are not completely transformed to pastures or fields, intermediate level anthropogenic disturbances can result in a higher floristic diversity, biomass and density of woody vegetation than the original mature stages (Chapman and Chapman, 1990; Kalacska et al., 2004; Leirana et al., 2009; Madeira

et al., 2009; Powers et al., 2009), as predicted by the ILD hypothesis.

Although some efforts have been made to analyze the successional patterns in TDF, there is very little information in comparison to the number of studies completed in tropical rain forests (Vieira and Scariot, 2006; Quesada et al., 2009). It is known that TDF hosts a high floristic richness in addition to high species endemism levels (Rzedowski, 1978; Gillespie et al., 2000; Trejo and Dirzo, 2002; De-Nova et al., 2012). At present, sensible management and conservation strategies have been less successful in the TDF than in other tropical forests (Sánchez-Azofeifa et al., 2005; Vieira and Scariot, 2006). However, their recovery will depend largely on the knowledge of successional chronosequence, which includes composition, diversity and structural changes (Janzen, 1988a).

In this study we compared fragments representing different successional stages to describe changes in species composition and diversity, as well as cover, density and foliage layer complexity of the trees and shrubs with diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm within the Balsas basin, in Guerrero, Mexico. Although land use, topography and availability of propagules may differ between fragments and between sites within similar successional stages, we expect to find (i) that differences in environmental and structural attributes of vegetation are determined by the successional stage, and (ii) that plant species richness will be greater in sites represented by intermediate successional stages, as suggested by the ILD hypothesis (Connell, 1978).

Materials and methods

Study area and sampling sites. The study site, known as La Organera-Xochipala, is located in the Balsas basin biotic province, between 17°47'46.65"-17°49'11.14" N, 99°35'36.50"-99°38'30.46" W (Fig. 1). The prevailing climate (according to the Köppen classification) is semiarid (Meza and López, 1997), with an average temperature of 23.9° C and 684 mm of annual precipitation. The rainy season is between June and October (Peralta, 1995).

The study was conducted in 9 fragments represented by different successional stages: *a*), 3 disturbed sites (early stage of succession ≈ 20 years, ES), which consisted of secondary vegetation in places formerly used for ranching and farming; *b*), 3 sites representing a transition between early and mature forests (intermediate stage ≈ 35 years, IS). Although these sites have suffered from different types of disturbance, they still maintain some of the floristic and structural elements of the original vegetation and *c*), 3 relatively well preserved sites (mature stage ≥ 50 years, MS) characterized by the typical structure and cover of

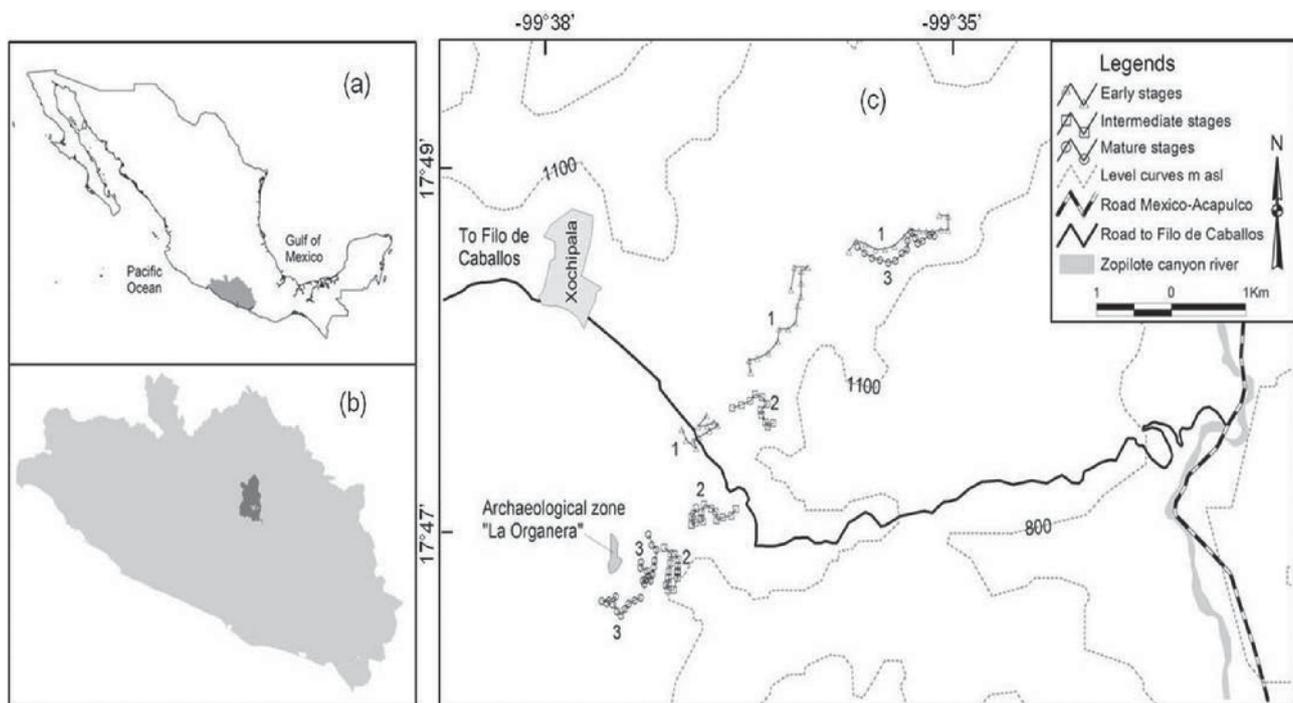


Figure 1. Location of the Mexican state of Guerrero (a), Zopilote Canyon (b) and sampling plots in Organera-Xochipala tropical dry forest. 1= early stages, 2= intermediate stages, 3= mature stages.

mature TDF (e.g., dominance of *Bursera* sp.). Historically, the sites have been clear cut and burned to open land for cattle ranching and agricultural activities. The secondary vegetation sites in this study were selected based on information about time since last major disturbance (i.e., cutting, clearing and fire) obtained from interviews with farmers.

Sampling of vegetation. For each successional stage, we selected 2 sites with 15 sample plots and 1 with 11 (41 plots per stage). The difference in the number of plots was due to the topography, which made some areas inaccessible. The average distance between plots was 200 m and the radius was 30 m (2 827.44 m² or 0.28 ha; Fig. 1). In each of the 123 sample 2 perpendicular lines, directed to the four cardinal points, were marked with a rope. All individuals (trees and shrubs ≥ 10 cm DBH) whose branches intersected the rope were identified. The cover for each of these plants was estimated with the ellipse formula using the maximum and minimum diameter lengths (Muller-Dombois and Ellenberg, 1974). Stratification was determined with an optical square marked with 2 perpendicular axes (Montaña and Ezcurra, 1980). The square has 3 mirrors arranged so that a person looking horizontally can see the objects found above the apparatus. In each plot we recorded the height and counted the foliage contacts with the point of intersection 60 times every 50 cm in 4 transects oriented to the cardinal points. The heights were grouped in one-

meter intervals and the foliage height diversity (FHD) was assessed with the Shannon-Wiener index.

The specimens collected were deposited in the Faculty of Science herbarium of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). The list of species present in the study area follows the family classification of Stevens (2001) and the genera and species nomenclature according to the database of the Missouri Botanical Garden (W3Tropicos, 2010).

Data analysis. We used the Chao2 estimator to compare richness (S) between sites and successional stages and to assess the comprehensiveness of the composition survey (Colwell and Coddington, 1994). To compare species richness among sites and successional stages, we performed rarefaction analysis for unequal number of individuals in sites. Both analysis were done with EstimateS v. 8.0 (Colwell, 2006). We also counted the number of individuals and used the Shannon-Wiener (H') and the Pielou indices (E) to assess the species diversity and evenness. The Simpson index (D) was used as a measure of dominance (Brower et al., 1998). The relative importance value (RIV) was based on the frequency, density and dominance of each species (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974).

Non-parametric Kruskal-Wallis tests were used to compare the diversity indices between sites and successional stages because data did not meet the assumptions of

normality and homogeneity of variances according to the Kolmogorov-Smirnov and Levenne tests. The contrasts were appraised with the Mann-Whitney U test. Plant cover, density and FHD were compared between sites and successional stages with unbalanced two-way ANOVA (factor 1: successional stage, factor 2: sites). *A posteriori* comparisons were analyzed with the Tukey HSD test using SPSS 17.0 (SPSS, 2008).

The plant community similarities were analyzed with an unweighted pair group average method (UPGMA) with the chord dissimilarity coefficient (Orlóci, 1978). We used this distance because it achieves a better representation of the relationships between objects in comparison with other measures (Legendre and Gallagher, 2001). We also performed a correspondence analysis (CA) in order to inspect the distribution of the plant species between sites and successional stages. The classification was executed with the

MVSP 3.13r multivariate statistical package (Kovach, 2009) and CANOCO (version 4.5) was used for the CA ordination (Ter Braak and Smilauer, 2002). The significance of the difference between the classification groups was assessed by means of a discriminant analysis using the Wilks' lambda (λ) criterion, which takes values from 0 (when all groups are different) to 1 (when groups do not differ; SPSS, 2008).

Results

Floristic composition. We found 4 620 individuals corresponding to 55 tree and 28 shrub species, 57 genera and 30 families (Table 1). Fabaceae, with 22 species, followed by Burseraceae (13), Euphorbiaceae (5), Rubiaceae (5) and Anacardiaceae (4) represented 59% of total species recorded. The remaining families had 3 or fewer species (Table 1).

Table 1. Plant species composition (DBH \geq 10 cm) identified in nine sites of 3 successional stages in a tropical dry forest in La Organera-Xochipala, Guerrero, Mexico. ES: early stage, IS: intermediate stage, MS: mature stage

Family	Species	Life form	ES			IS			MS		
			1	2	3	1	2	3	1	2	3
Anacardiaceae	<i>Amphipterygium adstringens</i>	Tree			x						
	<i>Cyrtocarpa procera</i>	Tree				x	x	x		x	x
	<i>Pseudosmodingium andrieuxii</i>	Tree		x	x	x	x	x			x
	<i>Pseudosmodingium perniciosum</i>	Tree		x			x	x			x
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i>	Tree					x	x		x	x
	<i>Rauvolfia tetraphylla</i>	Tree									x
	<i>Thevetia</i> sp.	Shrub	x	x	x		x				x
Bignoniaceae	<i>Crescentia alata</i>	Tree	x						x		
	<i>Tecoma stans</i>	Shrub				x	x	x	x	x	x
Bombacaceae	<i>Ceiba parvifolia</i>	Tree	x	x	x	x	x	x	x		x
	<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Tree							x		x
Boraginaceae	<i>Cordia elaeagnoides</i>	Tree	x	x						x	
	<i>Cordia</i> sp.	Tree	x			x	x	x	x	x	x
Burseraceae	<i>Bursera aptera</i>	Tree	x			x	x	x	x		x
	<i>Bursera chemapodicta</i>	Tree							x		x
	<i>Bursera fagaroides</i>	Tree	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Bursera grandifolia</i>	Tree	x	x	x	x	x				
	<i>Bursera lancifolia</i>	Tree								x	
	<i>Bursera longipes</i>	Tree	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Bursera mirandae</i>	Tree			x	x	x	x	x	x	
	<i>Bursera morelensis</i>	Tree	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Bursera schlechtendalii</i>	Tree				x	x	x	x	x	x

Table 1. Continues

Family	Species	Life form	ES			IS			MS		
			1	2	3	1	2	3	1	2	3
	<i>Busera submoniliformis</i>	Tree		x		x	x	x	x	x	x
	<i>Busera suntui</i>	Tree			x	x	x	x	x	x	x
	<i>Busera vejarvazquezii</i>	Tree	x			x	x	x	x	x	x
	<i>Busera xochipalensis</i>	Tree		x		x	x	x	x		x
Cactaceae	<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	Shrub	x		x	x	x	x	x	x	
	<i>Opuntia</i> sp.	Shrub	x	x	x	x	x				x
	<i>Pachycereus weberi</i>	Shrub	x								
Capparaceae	<i>Capparis</i> sp.	Tree						x			
Celastraceae	<i>Wimmeria pubescens</i>	Shrub			x					x	
Convolvulaceae	<i>Ipomoea pauciflora</i>	Tree	x	x	x	x	x		x	x	x
Euphorbiaceae	<i>Croton flavescens</i>	Shrub	x								
	<i>Dalembertia populifolia</i>	Tree				x					
	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	Tree		x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Euphorbia</i> sp.	Shrub	x								
	<i>Sebastiania pavoniana</i>	Tree					x		x		x
Fabaceae	<i>Acacia angustissima</i>	Shrub							x		
	<i>Acacia cochliacantha</i>	Tree	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Acacia subangulata</i>	Tree			x				x		
	<i>Calliandra eryophylla</i>	Shrub						x			
	<i>Desmanthus balsensis</i>	Shrub	x	x	x	x	x		x	x	
	<i>Lysiloma acapulcensis</i>	Tree	x	x	x		x	x	x	x	
	<i>Lysiloma divaricata</i>	Tree			x						x
	<i>Lysiloma tergemina</i>	Tree	x	x		x	x	x	x	x	x
	<i>Mimosa cf. goldmanii</i>	Shrub	x	x	x	x			x		
	<i>Mimosa polyantha</i>	Shrub	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Pithecellobium dulce</i>	Tree									x
	<i>Zapoteca</i> sp.	Shrub					x		x	x	x
	<i>Brongniartia montalvoana</i>	Tree	x		x	x		x	x	x	x
	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	Tree		x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Gliricidia sepium</i>	Shrub	x	x	x	x	x	x	x	x	
	<i>Havardia acatlensis</i>	Tree	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Lonchocarpus</i> sp.	Tree					x				x
	<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	Tree	x	x	x	x	x	x	x	x	x
	<i>Pterocarpus orbiculatus</i>	Tree				x					x
	<i>Conzattia multiflora</i>	Tree									x
	<i>Senna skineri</i>	Shrub			x						
	<i>Senna wislizeni</i>	Shrub	x	x	x	x	x	x	x		x
Krameriaceae	<i>Krameria</i> sp.	Shrub						x			

Table 1. Continues

Family	Species	Life form	ES			IS			MS		
			1	2	3	1	2	3	1	2	3
Loganiaceae	<i>Plocosperma buxifolium</i>	Shrub	x	x	x		x	x		x	x
Malpighiaceae	<i>Galphimia montana</i>	Tree	x								
Malvaceae	<i>Abutilon abutiloides</i>	Shrub						x			x
Moraceae	<i>Ficus cotinifolia</i>	Tree		x		x					
	<i>Ficus</i> sp.	Tree								x	
Olacaceae	<i>Schoepfia schreberi</i>	Shrub					x				
Opiliaceae	<i>Agonandra racemosa</i>	Shrub								x	
Polygonaceae	<i>Ruprechtia fusca</i>	Tree		x	x	x		x			x
Rhamnaceae	<i>Ziziphus amole</i>	Tree						x	x		x
	<i>Ziziphus mexicana</i>	Tree		x		x	x	x	x	x	x
Rubiaceae	<i>Exostema caribaeum</i>	Shrub		x	x	x	x	x		x	x
	<i>Hintonia latiflora</i>	Tree	x		x					x	
	<i>Hintonia standleyana</i>	Tree	x		x					x	
	<i>Randia obcordata</i>	Tree	x	x	x		x			x	x
	<i>Randia</i> sp.	Shrub				x					
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	Tree	x								
Sapotaceae	<i>Sideroxylon capiri</i>	Tree	x								
Theophrastaceae	<i>Jacquinia pungens</i>	Shrub		x	x						
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	Shrub				x			x		
Vitaceae	<i>Cissus</i> sp.	Shrub	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Simaroubaceae	<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Tree	x	x							x
Solanaceae	<i>Datura candida</i>	Shrub									x
Sterculiaceae	<i>Physodium dubium</i>	Shrub					x		x	x	

Gliricidia sepium, *Cordia* sp., *Cissus* sp., *Havardia acatensis*, *Mimosa goldmanii*, *Senna wislizeni*, *Acacia cochliacantha*, *Ipomoea pauciflora*, *Ceiba parvifolia*, *Bursera longipes* and *Alvaradoa amorphoides* had the highest RIV the ES sites (Appendix 1). In IS, the species with higher RIV were *Lysiloma tergemina*, *Exostema caribaeum*, *B. longipes*, *B. morelensis*, *B. vejarvazquezii*, *B. aptera*, *Pterocarpus acapulcensis*, *Cordia* sp. and *Euphorbia schlechtendalii* (Appendix 1). *Desmanthus balsensis*, *Mimosa polyantha*, *M. goldmanii*, *L. tergemina*, *Pseudosmodingium perniciosum*, *A. cochliacantha*, *E. schlechtendalii* and species of the genus *Bursera*, *B. longipes*, *B. aptera*, *B. morelensis*, *B. vejarvazquezii* and *B. submoniliformis* had the highest values in MS (Appendix 1). *Species richness, abundance and diversity.* The species richness was similar between the intermediate and mature stages, with MS2 having the highest number of species (44, Table 2). The number of trees was lower than the

number of shrubs in the ES while the reverse was true for the IS and MS (Table 2). On average we found 83% of the expected species according to the Chao2 estimator (ranging from 67.2% to 92.6% in ES1 and MS3; Table 2). There were less tree species in the ES sites than in both MS and IS. For each successional stage, we obtained on average 90.4% of the total expected. The mature stage had the highest species richness (Table 2). The higher rarefied species richness was found in mature forest. Contrary to what was expected, the early stages had more species in comparison to intermediate stages (Table 2).

The Shannon-Wiener index was higher in the IS sites (Fig. 2a), particularly in IS2 (2.6 ± 0.05), and lower in the ES, with the least diverse site being ES1 (1.9 ± 0.10) ($\chi^2=38.39$, $df=8$, $p<0.001$). The Simpson's dominance index was higher for the ES because the high importance values of a few species (e.g., *G. sepium*, *L. tergemina*, *Cissus* sp., *Cordia* sp.) made these sites less homogeneous ($\chi^2=$

Table 2. Species richness (observed, expected and rarefied) and abundance of woody plants for nine sites in 3 tropical dry forest successional stages in Guerrero

Sites	Shrub species	Tree species	Total species observed	Total species expected	Total species rarefied	Individuals Shrub	Individuals Tree	Total individuals observed
ES1	13	24	37	55	35	245	146	391
ES2	11	24	35	40	35	179	176	355
ES3	15	26	41	45	38	278	202	480
ES1-3	18	39	57	65	57	702	524	1226
IS1	12	29	41	51	39	104	319	423
IS2	14	29	43	51	38	111	595	706
IS3	11	31	42	60	35	157	516	673
IS1-3	20	39	59	65	55	372	1430	1802
MS1	13	30	43	47	39	233	348	581
MS2	14	30	44	64	39	124	464	588
MS3	8	30	38	41	37	45	378	423
MS1-3	20	45	65	71	60	402	1190	1592

38.63, $df=8$, $p<0.001$). The opposite was true in the IS and MS sites (Fig. 2b). Evenness, therefore, was lower in ES ($\chi^2=26.29$, $df=8$, $p<0.001$; Fig. 2c). In general, Mann-Whitney multiple comparisons revealed that the early sites and stages were statistically different from the intermediate and mature stages ($p<0.05$, Figs. 2a-c).

Vegetation structure. Plant density (ind/ha) was higher in IS2 (157.5 ± 6.63) and IS3 (158.7 ± 13.73), and lower in the 3 ES sites (Fig. 3a). Total plant cover was higher in the intermediate stages (Fig. 3b), particularly in IS3 (711.7 ± 58.22) and lower in ES with ES1 having the lowest values (326.2 ± 31.23). FHD was more intricate in 2 intermediate sites (IS3 = 1.7 ± 0.06 and IS1 = 1.6 ± 0.04) and MS2 (1.5 ± 0.07), reflecting the mixture of trees and shrubs of different sizes in these successional stages (Fig. 3c). Plant density and cover were significantly different between successional stages ($F_{8,114} = 17.50$, $p<0.001$ and $F_{8,114} = 28.18$, $p<0.001$), while FHD was different between sites ($F_{8,114} = 13.63$, $p<0.001$) and successional stages ($F_{8,114} = 19.16$, $p<0.001$). The interaction between sites and seral stages was not significant. The results of *post hoc* Tukey HSD tests indicated that the density of the ES was lower compared with the IS and MS (Fig. 3a). Cover and FHD were significantly different between the 3 stages ($p<0.05$, Figs. 3b-c).

Species distribution. At a distance of 66.7%, the critical level of flora separation according to Sánchez and López (1988), the dendrogram classified sites into 3 groups (Fig. 4). The first consists of the 3 ES, the second includes the 3 IS and MS2 and MS3, and the third is represented by the MS1. A multiple discriminant showed that the 3 groups were significantly different (function 1: $\lambda=0.000$, $\chi^2=73.31$, $df=12$, $p<0.001$; function 2: $\lambda=0.000$, $\chi^2=32.98$, $df=5$, $p<0.001$).

The CA coincides with the classification. The first axis (eigenvalue=0.446, 46.1% cumulative variance) separated the ES from MS and IS and the second axis (eigenvalue=0.159, cumulative variance 62.5%), separated MS1 from all the others (Fig. 5). *Pseudosmodium perniciosum*, *P. andrieuxii*, *Eysenhardtia polystachya* and *E. schlechtendalii* were associated with MS3. *Desmanthus balsensis*, *Acacia subangulata* and *Zapoteca* sp. with MS1. *Gliricidia sepium*, *A. amorphoides*, *S. wislizenni*, *Cissus* sp., *H. acatlensis*, *M. goldmanii*, which are typical of open areas were found in ES, together with *Bursera grandifolia* and *I. pauciflora*. Finally, most of *Bursera* species (*B. longipes*, *B. morelensis*, *B. aptera*, *B. fagaroides*, *B. chemapodicta*, *B. suntui*, *B. lancifolia*, *B. mirandae*, *B. xochipalensis*, *B. vejarvarezquezii* and *B. submoniliformis*) were associated with MS2 and the 3 intermediate stages.

Discussion

Floristic composition. The species richness was low (83 species) compared to the numbers reported for other dry forest within the Balsas basin (e.g., Trejo and Dirzo, 2002; Carreto and Almazán, 2004), other regions of Mexico (e.g., Lott and Atkinson, 2002; Gallardo-Cruz et al., 2005), and Central and South America (Killeen et al., 1998; Gillespie et al., 2000; Kalacksa et al., 2004; Powers et al., 2009). However, in this study we only included plants with DBH ≥ 10 cm. Furthermore, the observed number of species was close to the expected richness according to the estimator Chao2.

At the family level, Fabaceae was the best represented, both in the number of species and individuals. This is

consistent with what has been reported in other TDF of the Neotropics (Gentry, 1995; Gillespie et al., 2000). The second family with high species richness was Burseraceae. The Balsas basin is considered to be the center of the diversity and endemism of the genus *Bursera* (Rzedowski et al., 2005; De-Nova et al., 2012).

Richness, abundance and diversity. The differences in species richness, abundance and diversity of woody plants was mainly between the ES and the IS and MS sites. Interestingly, in ES, where the intensity of the disturbance

was similar, the dominant pioneer species were the same in the 3 sites: *Gliricidia sepium*, *Cissus* sp. and *Cordia* sp. These species are indicative of secondary succession and have a high capacity to colonize degraded areas (Leirana et al., 2009; Griscom and Ashton, 2011).

In the study area, the ES sites had open canopies. This results in pronounced microclimatic changes and low water retention, which hampers the germination and establishment of typical of mature forests species (e.g., plants of the genus *Bursera*) (Walker et al., 1996, 2007; Balvanera and Aguirre,

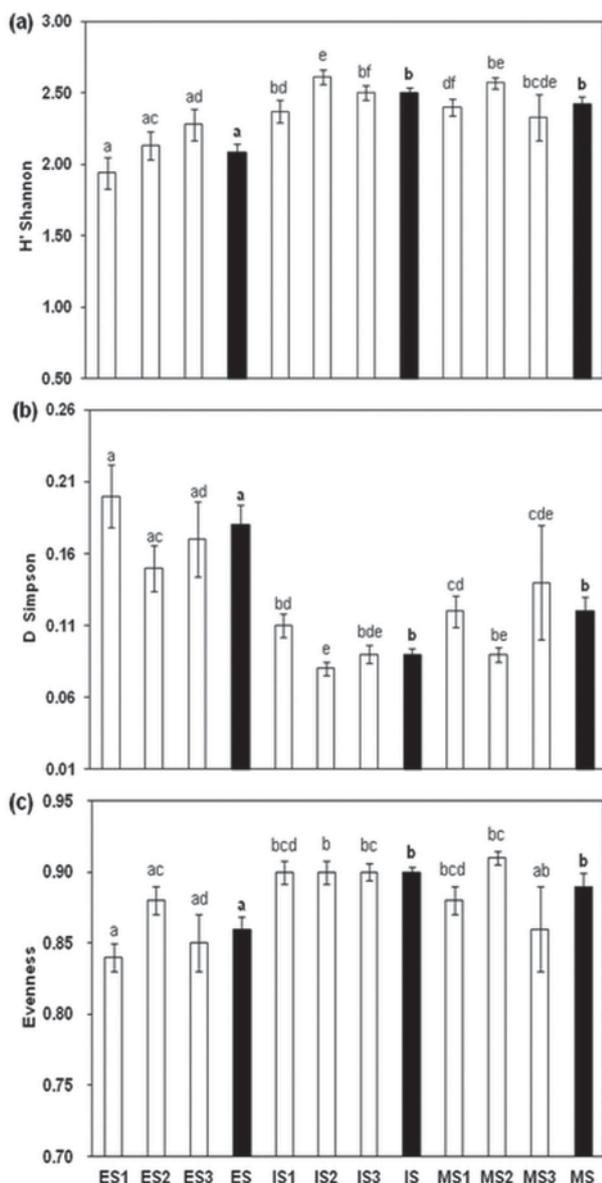


Figure 2. Diversity indices mean values (\pm SE) from nine sites (open bars) and 3 successional stages (shaded bars) of a tropical dry forest in Guerrero, Mexico. Different letters denote significant differences ($p < 0.05$) according to Mann-Whitney U test.

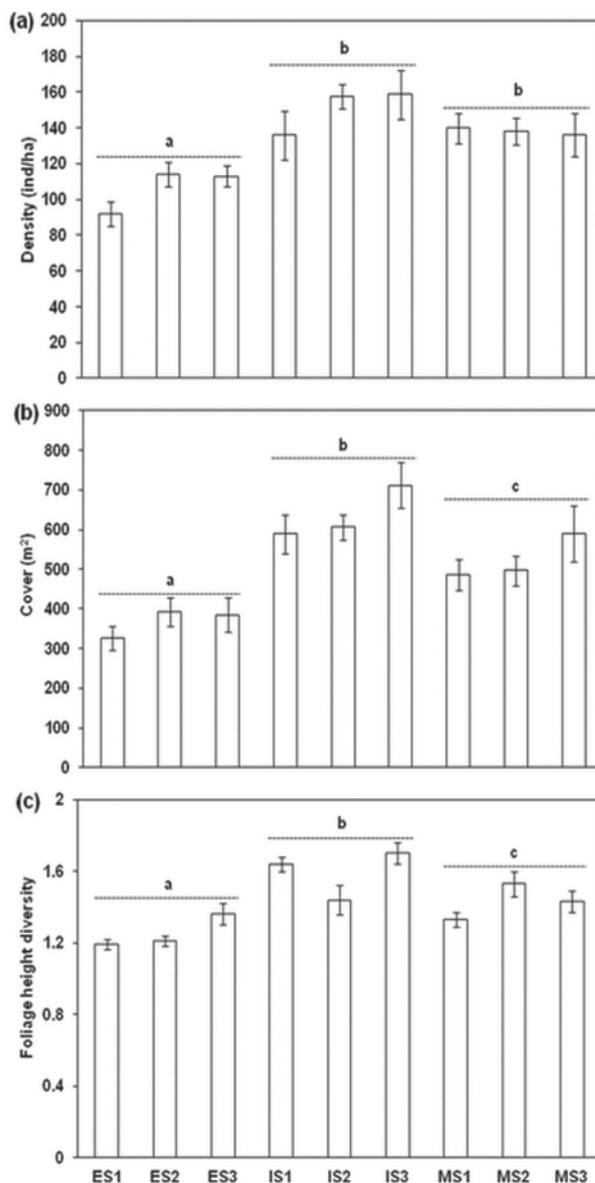


Figure 3. Mean values (\pm SE) of the vegetation structural characteristics for nine sites in 3 tropical dry forest successional stages in Guerrero, Mexico. Different letters denote significant differences ($p < 0.05$) according to Tukey HSD test.

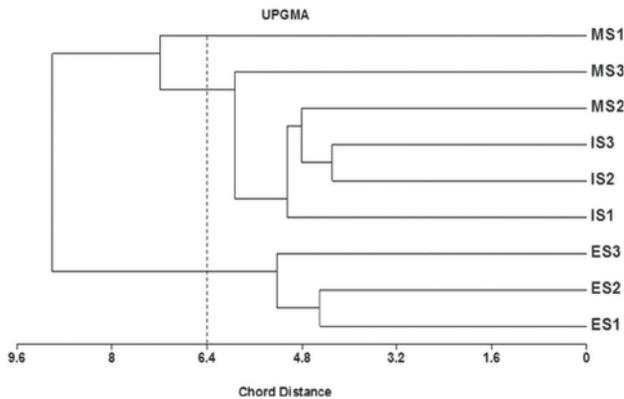


Figure 4. Classification of nine tropical dry forest sites using RIV values and the Chord distance as a measure of dissimilarity. The dotted line represents the 66.7% cutoff level suggested by Sánchez and López (1988).

2006; Ceccon et al., 2006), which were present but rare. Under these conditions the germination of these plants may take very long time periods (Vázquez-Yanez and Orozco-Segovia, 1993), especially when phenology, as is the case of TDF, is strongly influenced by climatic seasonality. Seed dispersal may also explain the low numbers of mature forest species in the early stages (Kennard et al., 2002; Ceccon et al., 2006). It is possible that secondary forests are undergoing a reassembly of canopy trees by means of the successful recruitment of seedlings and young trees of mature forest species (Norden et al., 2009). According to the initial floristic composition hypothesis (Egler, 1954), most TDF species may be found in all successional stages, but recruitment from MS could be lower in ES because many require frugivores for their dispersal. Studies in tropical dry forests of Central America have shown that in early successional stages where the seed bank is severely depleted or absent, anemochory is more common than zoochory (Janzen, 1988b; Sabogal, 1992). This is because many frugivores avoid visiting small remnants of early stages (Uhl et al., 1988). Different studies in Mexico and other regions also support the initial floristic composition hypothesis (Finegan, 1996; van Bruegel et al., 2006; Chazdon, 2008).

On the other hand, the ILD hypothesis (Connell, 1978; Collins and Glenn, 1997; Bongers et al., 2009) was not supported by our results, since species richness of early and mature stages was higher or equal to intermediate successional sites and stages. Furthermore, species typical of TDF (e. g., *C. parvifolia*, *Cordia* sp., *B. longipes*, *L. tergemina*, *M. polyantha*, *H. acatlensis*, *E. caribaeum*) were constant across the chronosequence (Aravena et al., 2002). The species similarity can be best explained by the initial floristic composition model (Egler, 1954; Collins et al., 1995), which predicts that the composition and community structure of plants change

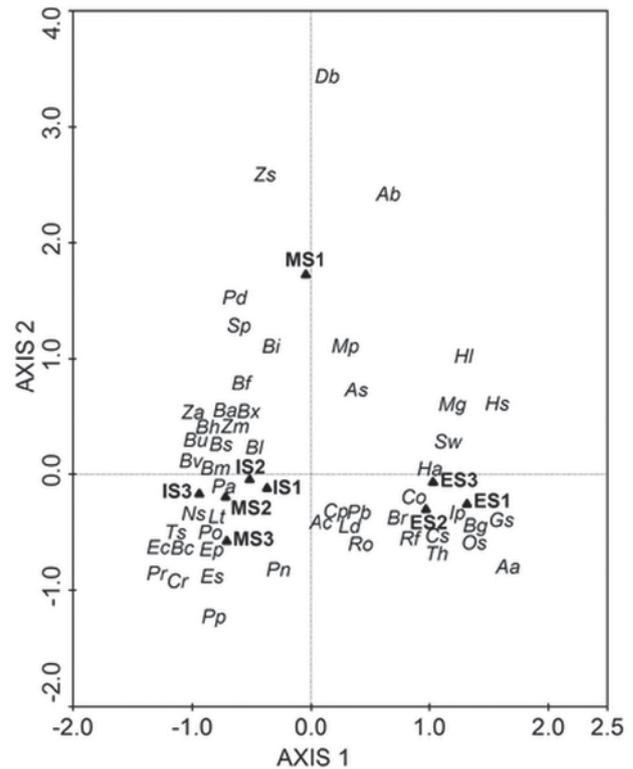


Figure 5. Correspondence analysis using RIV values of the plant species found in nine sites corresponding to 3 successional stages in Organera-Xochipala, Guerrero. Sw: *Senna wislizenii*, Mg: *Mimosa goldmanii*, Mp: *M. polyantha*, Ha: *Havardia acatlensis*, Os: *Opuntia* sp., Cs: *Cissus* sp., Ac: *Acacia cochliacantha*, Ab: *A. subangulata*, Gs: *Gliricidia sepium*, Ro: *Randia obcordata*, Br: *Brongniartia montalvoana*, Th: *Thevetia* sp., Bg: *Bursera grandifolia*, Bl: *B. longipes*, Bf: *B. fagaroides*, Bm: *B. morelensis*, Ba: *B. aptera*, Bv: *B. vejarvazquezii*, Bi: *B. mirandae*, Bx: *B. xochipalensis*, Bu: *B. submoniliformis*, Bh: *B. schlehtendalii*, Bs: *B. suntui*, Bc: *B. chemapodicta*, Ns: *N. mezcalaensis*, Lt: *Lysiloma tergemina*, Ld: *L. divaricata*, As: *L. acapulcensis*, Db: *Desmanthus balsensis*, Pb: *Plocosperma buxifolium*, Cp: *Ceiba parvifolia*, Aa: *Alvaradoa amorphoides*, Csp: *Cordia* sp., Ip: *Ipomoea pauciflora*, Hl: *Hintonia latiflora*, Hs: *Hintonia standleyana*, Pa: *Pterocarpus acapulcensis*, Po: *P. orbiculatus*, Rf: *Rupretchia fusca*, Ec: *Exostema caribaeum*, Zm: *Ziziphus mexicana*, Za: *Z. amole*, Es: *Euphorbia schlehtendalii*, Pp: *Pseudosmodigium perniciosum*, Pn: *P. andrieuxii*, Ep: *Eysenhardtia polystachia*, Ts: *Tecoma stans*, Cpr: *Cytocarpa procera*, Pd: *Physodium dubium*, Zs: *Zapoteca* sp., Pr: *Plumeria rubra*, Sp: *Sebastiania pavoniana*.

gradually, without a total replacement of one community for another.

Dominance was higher and evenness was lower in the ES stands. This is a typical pattern of disturbed communities in which pioneer species achieve high relative importance values in relation to other species (Onaindia et al., 2004; Bongers et al., 2009; Sapkota et al.,

2010). In contrast, both indices were similar between the IS sites and MS2. This would be if the late stages in the study site had been subject to some degree of perturbation (and may be best described as secondary forests in an advanced stage of regeneration), as has been described for other dry forests of Mexico (Kalacska et al., 2005) and the Neotropics (Madeira et al., 2009). If this is true, the species richness similarity between IS and MS could change in the next decades.

In addition to the dispersal strategies, the species composition and succession dynamics are also affected by soil conditions, topography and microclimate (Tansley, 1935; Jha and Singh, 1990; Kalacska et al., 2004; Ceccon et al., 2006; Davies and Semui, 2006; Griscom and Ashton, 2011). The fact that different species were dominant in density in the MS sites (e.g., *D. balsensis* in MS1, *L. tergemina* in MS2 and *P. perniciosum* in MS3) suggests that each had particular specific local conditions that determined the final composition. *Desmanthus balsensis*, for example, is endemic to the Balsas Guerrero portion and relatively common on slopes with calcareous soils (Contreras et al., 1986). *Lysiloma tergemina* is particularly abundant in areas dominated by shales and sandstones with Kastanozems type soils, while *P. perniciosum* develops in areas of igneous rocks and soil type Feozem (Boyás, 1992). These edaphic conditions are present along the Balsas basin and correspond to each of the 3 study sites (Peralta, 1995).

Microclimatic variation also influences the variability of species composition in mature stages of succession primarily. Murphy and Lugo (1986) analyzed 18 tropical dry forests of different regions of the planet and found a high beta diversity among study sites attributed to climatic factors. Soil and microclimatic changes probably explained the differences in species composition between the mature sites shown in the multivariate analyses results.

Vegetation structure. The highest average density (ind/ha) was in the IS and lowest in the ES. The number of large sized individuals (DBH > 30 cm) increases asymptotically with forest age (Peet and Christensen, 1980; Madeira et al., 2009). In the early stages, recruitment depends on a few seedlings that manage to colonize the unfavorable conditions. As succession proceeds, a high number of young trees coexisted in the intermediate stages which are later displaced in the mature stages of succession by larger tree classes which overall reduce the plant densities.

Both, cover and FHD were also higher in IS. These results do not correspond to the general patterns observed in other wet and dry forests, since these are characterized by tall mature trees with large foliage coverage (Chapman and Chapman, 1990; Kalacska et al., 2004; Sánchez-

Gallen et al., 2010). In comparison to IS, the lower tree cover in MS may be explained by a higher stratification complexity and the presence of some shrubs and trees (i.e., *P. acapulcensis* and *E. caribaeum*) with well structured canopies.

Conclusions and implications for conservation. In addition to the floristic and structural data, studies focused on the analysis of successional processes and the effects they have on tropical dry forests, should be considered in the design of management and conservation programs (Sánchez-Azofeifa et al., 2005; Wright, 2005). The description of the composition and structure of the different successional stages is the preliminary stage to understand and assess successional dynamics of the vegetation communities. In addition, the study of early and intermediate stages is particularly important because historical records show that mature stages over time will eventually disappear leaving a matrix of agricultural fields and forest patches at different stages of succession (Quesada et al., 2009).

The results of this study show that mature and intermediate forests had similar alpha diversity values as the early stages. In addition, by having several replicas, we were able to identify structural and floristic changes within and between successional stages. The seed bank, potential propagules from adjoining areas and dispersal agents may all explain the species turnover throughout the chronosequence described in this study and our approach allowed us to show that beta diversity is particularly relevant in mature forests. Because of this, conservation efforts and management plans should not be directed to only single mature forests stands, but should include areas exposed to different microclimate and soil conditions, as well as sites represented by earlier seral stages in order to ensure the conservation of biodiversity at a regional level.

Acknowledgements

R. C. Almazán-Núñez would like to thank R. Bahena, M. T. Cruz and numerous undergraduate students from the Universidad Autónoma de Guerrero for their help in the field. N. Diego, R. M. Fonseca and the staff of the Laboratorio de Plantas Vasculares de la Facultad de Ciencias, UNAM that determined the botanical specimens collected. The authors thank two anonymous reviewers for their comments on an earlier version of the manuscript. Financial support was provided by DGAPA-PAPIIT No. IN217511, IN210908 and CONABIO HQ00 projects. R. C. Almazán-Núñez was supported by a Ph.D. CONACYT (165552; Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología) grant and the Universidad Autónoma Metropolitana.

Literature cited

- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera and H. Marciano-Vega. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8:328-338.
- Álvarez-Yépez, J. C., A. Martínez-Yrizar, A. Burquez and C. Lindquist. 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:355-366.
- Aravena, J. C., M. R. Carmona, C. A. Pérez and J. J. Armesto. 2002. Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence in northern Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:339-360.
- Balvanera, P. and E. Aguirre. 2006. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* 38:479-491.
- Bongers, F., L. Poorter, W. D. Hawthorne and D. Sheil. 2009. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters* 12:1-8.
- Boyás, J. 1992. Determinación de la productividad, composición y estructura de las comunidades arbóreas del Estado de Morelos en base a unidades ecológicas. Ph. D. thesis, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 285 p.
- Brower, J. E., J. H. Zar and C. N. von Ende. 1998. Field and laboratory methods for general ecology. Fourth ed. WCB-McGraw-Hill, Boston. 273 p.
- Carreto, B. E and A. Almazán. 2004. Vegetación en la laguna de Tuxpan y alrededores. In *Estudios florísticos en Guerrero*, N. Diego-Pérez and R. M. Fonseca (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 1-30.
- Ceccon, E., P. Huante and E. Rincón. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Chazdon, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In *Tropical forest community ecology*, W. Carson and S. A. Schnitzer (eds.). Wiley-Blackwell Publishing, Oxford, p. 384-408
- Collins, S. L. and S. M. Glenn. 1997. Intermediate disturbance and its relationship to within- and between-patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology* 21:103-110.
- Collins, S. L., S. M. Glenn and D. J. Gibson. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76:486-492.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. URL: <http://viceroy.ceb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R. K. and J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345:101-118
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Connell, J. H and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Contreras, J. L. 1986. *Desmanthus balsensis* (Leguminosae: Mimosoideae). Una especie nueva de la depresión del río Balsas en Guerrero, México. *Phytologia* 60:89-92.
- Chapman, C. A. and L. J. Chapman. 1990. Density and growth rate of some tropical dry forest trees: Comparisons between successional forest types. *Bulletin of the Torrey Botanical Society* 117:226-231.
- Davies, J. S. and H. Semui. 2006. Competitive dominance in a secondary successional rain-forest community in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 22:53-64.
- DeClerck, F. A. J., R. Chazdon, K. D. Holl, J. C. Milder, B. Finegan, A. Martínez-Salinas, P. Imbach, L. Canet and Z. Ramos. 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological Conservation* 143:2301-2313.
- De-Nova, A., R. Medina, J. C. Montero, A. Weeks, J. A. Rosell, M. E. Olson, L. E. Eguiarte and S. Magallón. 2012. Evolutionary diversification in species-rich mesoamerican seasonally dry tropical forests: *Bursera* (Burseraceae, Sapindales) as a case study. *New Phytologist* 193:276-287.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-417.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11:119-124.
- Gallardo-Cruz, J. A., J. A. Meave and E. A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19-35.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In *Seasonally dry tropical forests*, S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 146-194.
- Gillespie, T. W., A. Grijalva and C. N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147:37-47.
- Grime, J. P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1:151-167.
- Griscom, H. P. and M. S. Ashton. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* 161:1564-1579.
- Janzen, D. H. 1988a. Management of habitat fragments in

- a tropical dry forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:105-116.
- Janzen, D. H. 1988b. Tropical dry forests: the most endangered major ecosystem. *In* Biodiversity, E. O. Wilson (ed.). National Academic Press. Washington. p. 130-137.
- Jha, C. S. and S. J. Singh. 1990. Composition and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *Journal of Vegetation Science* 1:609-614.
- Kalacska, M., G. A. Sánchez-Azofeita, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard and D. H. Janzen. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200:227-247.
- Kalacska, M., G. A. Sánchez-Azofeita, J. C. Calvo-Alvarado, B. Rivard and M. Quesada. 2005. Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forest. *Biotropica* 37:486-496.
- Kayes, L. J., P. D. Anderson and K. J. Puettmann. 2010. Vegetation succession among and within structural layers following wildfire in managed forests. *Journal of Vegetation Science* 21:233-247.
- Kennard, D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18:53-66.
- Killeen, T. J., A. Jardim, F. Mamani and N. Rojas. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14:803-827.
- Kovach, W. L. 2009. MVSP: a multivariate statistical package for Windows. Version 3.13r. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales. 133 p.
- Legendre, P. and E. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
- Leirana, J. L., S. Hernández-Betancourt, L. Salinas-Peba and L. Guerrero-González. 2009. Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la selva baja caducifolia espinosa de la reserva de Dzilam, Yucatán. *Polibotánica* 27:53-70.
- Lott, E. J. and T. H. Atkinson. 2002. Diversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. *In* Historia Natural de Chamela, F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García-Aldrete and M. Quesada (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. p. 83-97.
- Madeira, B. G., M. M. Espírito-Santo, S. D. Neto, Y. R. F. Nunes, G. A. Sánchez-Azofeita, G. Wilson and M. Quesada. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201:291-304.
- McCabe, D. J. and N. J. Gotelli. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 124:270-279.
- Meza, L. and J. L. López. 1997. Vegetación y mesoclima de Guerrero. *In* Estudios florísticos en Guerrero, N. Diego-Pérez and R. M. Fonseca (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 1-53.
- Montaña, C. and E. Ezcurra. 1980. Simple instrument for quick measurement of crown projections. *Journal of Forestry* 78:699.
- Muller-Dombois, D. and H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, New York. 547 p.
- Murphy, P. G. and A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- Onaindia, M., I. Dominguez, I. Albizu, C. Garbisu and I. Amezaga. 2004. Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 195:341-354.
- Orlói, L. 1978. Multivariate analysis in vegetation research. Second Ed. Junk, The Hague. 541 p.
- Peet, R. K. and N. L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43:131-140.
- Peralta, S. 1995. Cañón del Zopilote (área Papalotepec). *In* Estudios florísticos en Guerrero, N. Diego-Pérez and R. M. Fonseca (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 1-37.
- Powers, J. S., J. M. Becknell, J. Irving and D. Pérez-Aviles. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management* 258:959-970.
- Prach, K. and L. R. Walker. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution* 26:119-123.
- Quesada, M. and K. E. Stoner. 2004. Threats to the conservation of the tropical dry forest in Costa Rica. *In* Biodiversity conservation in Costa Rica: learning the lessons in a seasonal dry forest, G. W. Frankie, A. Mata and S. B. Vinson (eds.). University of California Press, Berkeley. p. 266-280.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeita, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, B. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago and G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Pickett, S. T. A. and M. J. McDonnell. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends in Ecology and Evolution* 4:241-245.

- Roxburgh, S. H., K. Shea and J. Bastow. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85:359-371.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J., R. Medina and G. Calderón. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botanica Mexicana* 70:85-111.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* 3:407-416.
- Sánchez, O. and G. López. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana* 75:119-145.
- Sánchez-Azofeita, G. A., M. Kalacska, M. Quesada, J. C. Calvo-Alvarado, J. M. Nassar and J. P. Rodríguez. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19:285-286.
- Sánchez-Gallen, I., F. J. Álvarez-Sánchez and J. Benítez-Malvido. 2010. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 143:2111-2118.
- Sapkota I. P., M. Tigabu and P. C. Oden. 2010. Changes in tree species diversity and dominance across a disturbance gradient in Nepalese Sal (*Shorea robusta* Gaertn. f.) forests. *Journal of Forestry Research* 21:25-32
- SPSS. 2008. SPSS for Windows. Release 17.0. Statistical Package for Social Sciences Inc, Chicago. 616 p.
- Stevens, P. F. 2001. Angiosperm phylogeny website. Version 9, June 2008. <http://mobot.org/MOBOT/research/APweb/>; last access: 25.V.2010.
- Stoner, K. E. and G. A. Sánchez-Azofeita. 2009. Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management* 258:903-906.
- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16:284-307.
- Ter Braak, C. J. J. and P. Smilauer. 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Ithaca. 500 p.
- Trejo, I. and R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11:2063-2084.
- Uhl, C., R. Buschbacher and E. A. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 73:663-681.
- van Breugel, M., M. Martínez-Ramos and F. Bongers. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22:663-674.
- Vázquez-Yanes, C. and A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and seed germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69-87.
- Vieira, D. L. M. and A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14:11-20.
- Walker, L. R. and E. S. Chapin. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50:131-135.
- Walker, L. R., D. J. Zarin, N. Fetcher, R. W. Myster and A. H. Johnson. 1996. Ecosystem development and plant succession on landslides in the Caribbean. *Biotropica* 28:566-576.
- Walker, L. R., J. Walker and R. J. Hobbs. 2007. *Linking restoration and ecological succession*. Springer Science, New York. 190 p.
- Walker, L. R., D. A. Wardle, R. D. Bardgett and B. C. Clarkson. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98:725-736.
- Wright, S. J. 2005. Tropical forest in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20:553-560.
- W3Tropicos. 2010. Missouri Botanical Garden's VAST nomenclatural database and associated authority files. <http://tropicos.org>; last access: 5.V.2010.

Appendix 1. Relative importance value (RIV) of the top ten plant species in each site 3 successional stages in a dry forest in Guerrero, Mexico. RD (relative density), RF (relative frequency), RC (relative cover).

Species	RD	RF	RC	RIV (%)	Species	RD	RF	RC	RIV (%)
ES1					ES3				
<i>Gliricidia sepium</i>	0.27	0.08	0.27	21.10	<i>Gliricidia sepium</i>	0.24	0.07	0.24	18.58
<i>Cordia</i> sp.	0.07	0.07	0.11	8.64	<i>Cordia</i> sp.	0.08	0.06	0.15	9.90
<i>Havardia acatlensis</i>	0.08	0.07	0.09	8.05	<i>Cissus</i> sp.	0.12	0.06	0.11	9.83
<i>Cissus</i> sp.	0.09	0.08	0.06	8.04	<i>Senna wislizeni</i>	0.06	0.05	0.06	6.14
<i>Ipomoea pauciflora</i>	0.04	0.07	0.08	6.72	<i>Bursera longipes</i>	0.03	0.06	0.03	4.21

Appendix 1. Continues.

<i>Species</i>	<i>RD</i>	<i>RF</i>	<i>RC</i>	<i>RIV</i> (%)	<i>Species</i>	<i>RD</i>	<i>RF</i>	<i>RC</i>	<i>RIV</i> (%)
<i>Mimosa goldmanii</i>	0.08	0.07	0.04	6.52	<i>Acacia cochliacantha</i>	0.04	0.05	0.03	4.04
<i>Senna wislizeni</i>	0.08	0.05	0.03	5.62	<i>Opuntia</i> sp.	0.05	0.04	0.01	3.75
<i>Ceiba parvifolia</i>	0.02	0.04	0.09	5.19	<i>Ruprechtia fusca</i>	0.03	0.03	0.03	3.52
<i>Acacia cochliacantha</i>	0.03	0.05	0.04	4.30	<i>Ceiba parvifolia</i>	0.01	0.04	0.03	3.22
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	0.02	0.05	0.02	3.58	<i>Mimosa goldmanii</i>	0.03	0.03	0.02	2.99
ES2					IS1				
<i>Cordia</i> sp.	0.15	0.07	0.26	16.33	<i>Lysiloma tergemina</i>	0.16	0.07	0.10	11.10
<i>Cissus</i> sp.	0.12	0.07	0.11	10.31	<i>Bursera longipes</i>	0.08	0.05	0.11	8.44
<i>Gliricidia sepium</i>	0.10	0.05	0.10	8.84	<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	0.06	0.05	0.11	7.98
<i>Havardia acatlensis</i>	0.05	0.04	0.06	5.49	<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.05	0.05	0.08	6.50
<i>Mimosa goldmanii</i>	0.07	0.03	0.04	5.03	<i>Bursera aptera</i>	0.03	0.02	0.06	4.29
<i>Ipomoea pauciflora</i>	0.03	0.04	0.05	4.46	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.04	0.05	0.03	4.21
<i>Opuntia</i> sp.	0.06	0.06	0.01	4.43	<i>Mimosa polyantha</i>	0.04	0.05	0.02	3.98
<i>Mimosa polyantha</i>	0.03	0.04	0.03	3.92	<i>Cissus</i> sp.	0.05	0.04	0.02	3.84
<i>Senna wislizeni</i>	0.04	0.03	0.03	3.76	<i>Bursera morelensis</i>	0.02	0.04	0.03	3.67
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	0.04	0.04	0.02	3.50	<i>Cordia</i> sp.	0.02	0.03	0.04	3.61
IS2					MS1				
<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	0.09	0.05	0.13	9.44	<i>Desmanthus balsensis</i>	0.13	0.05	0.12	10.17
<i>Bursera longipes</i>	0.06	0.04	0.09	6.63	<i>Mimosa polyantha</i>	0.12	0.05	0.07	8.16
<i>Cordia</i> sp.	0.07	0.03	0.08	6.31	<i>Bursera longipes</i>	0.06	0.05	0.07	6.80
<i>Lysiloma tergemina</i>	0.07	0.04	0.06	6.29	<i>Bursera aptera</i>	0.07	0.04	0.06	6.01
<i>Bursera morelensis</i>	0.04	0.04	0.07	5.72	<i>Mimosa goldmanii</i>	0.06	0.03	0.04	4.63
<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.04	0.04	0.05	4.93	<i>Cordia</i> sp.	0.04	0.04	0.05	4.57
<i>Acacia cochliacantha</i>	0.07	0.03	0.01	4.20	<i>Bursera morelensis</i>	0.04	0.04	0.03	4.09
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	0.04	0.03	0.04	4.17	<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.03	0.04	0.03	3.77
<i>Bursera aptera</i>	0.03	0.04	0.03	4.10	<i>Bursera submoniliformis</i>	0.03	0.03	0.04	3.58
<i>Ziziphus mexicana</i>	0.04	0.04	0.03	3.99	<i>Bursera fagaroides</i>	0.02	0.03	0.03	3.27
IS3					MS2				
<i>Bursera longipes</i>	0.11	0.06	0.11	9.52	<i>Bursera longipes</i>	0.09	0.06	0.12	9.40
<i>Exostema caribaeum</i>	0.11	0.06	0.10	9.24	<i>Lysiloma tergemina</i>	0.12	0.05	0.09	9.10
<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	0.09	0.05	0.09	7.97	<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.06	0.05	0.12	8.30
<i>Bursera morelensis</i>	0.07	0.06	0.08	7.21	<i>Exostema caribaeum</i>	0.06	0.04	0.08	6.41
<i>Lysiloma tergemina</i>	0.07	0.05	0.05	5.99	<i>Pterocarpus acapulcensis</i>	0.05	0.04	0.06	5.33
<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.04	0.05	0.07	5.83	<i>Bursera aptera</i>	0.05	0.04	0.05	4.97
<i>Bursera submoniliformis</i>	0.04	0.04	0.08	5.78	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.05	0.04	0.04	4.81
<i>Tecoma stans</i>	0.06	0.04	0.02	4.66	<i>Ceiba parvifolia</i>	0.04	0.04	0.05	4.38
<i>Bursera aptera</i>	0.04	0.04	0.03	4.32	<i>Tecoma stans</i>	0.06	0.03	0.02	4.30
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	0.01	0.03	0.07	3.94	<i>Bursera morelensis</i>	0.03	0.05	0.04	4.29
MS3									
<i>Pseudosmodium perniciosum</i>	0.11	0.04	0.15	10.56					
<i>Acacia cochliacantha</i>	0.11	0.05	0.07	8.16					
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.11	0.06	0.05	7.87					
<i>Bursera morelensis</i>	0.04	0.05	0.10	6.57					
<i>Lysiloma tergemina</i>	0.08	0.05	0.05	6.47					
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	0.07	0.05	0.05	5.95					
<i>Bursera submoniliformis</i>	0.02	0.03	0.08	5.00					
<i>Bursera aptera</i>	0.03	0.04	0.04	4.13					
<i>Bursera longipes</i>	0.03	0.04	0.03	3.95					
<i>Bursera vejarvazquezii</i>	0.02	0.05	0.02	3.63					