

IMPORTANCIA DE UN ARBOL TROPICAL (*DENDROPANAX ARBOREUS*) PARA AVES MIGRATORIAS NEÁRTICAS EN MÉXICO

Elsa M. Figueroa-Esquivel¹ & Fernando Puebla-Olivares²

¹ Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, México, D.F. 04510, México. *E-mail:* buco_figues@yahoo.com.mx

² Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C. (IPICYT), Camino a la Presa San José 2055, Col. Lomas 4a Sección, C.P. 78216, San Luis Potosí, S.L.P. México. *E-mail:* fernandopuebla@hotmail.com

Abstract. – Importance of a tropical tree (*Dendropanax arboreus*) for Nearctic migrant birds in Mexico. – Many migratory birds feed insects in their reproductive range while they consume many kinds of fruits during their migration to the Neotropics. We evaluated the importance of fruits of a tropical tree *Dendropanax arboreus*, as a resource for many species of Nearctic migrant birds. We analyzed fecal samples collected from migratory birds and quantified foraging observations. Also, we compared gut-retention times and percentages of germination of seeds defecated by birds. The analyzed fecal samples showed that 81% of them contained seeds of this tree. These fecal samples correspond to migratory birds, mainly Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*), Gray Catbird (*Dumetella carolinensis*), and Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*). Observations showed that 72% and 75% of the visits to trees and of the fruits consumed respectively corresponded to Gray Catbird and Wood Thrush. Nevertheless, Swainson's Thrush was the species that spent more time feeding on fruits of *D. arboreus*. On the other hand, Wood Thrush had an average retention time of 56.9 ± 32 min, and seeds that passed through the gut had the highest percentage of germination, while those of Swainson's Thrush had the least gut-retention time and the smallest percentage of seed germination. In Los Tuxtlas, Mexico, *D. arboreus* is found in undisturbed and regenerating forests, and its fruits constitute a rich source in lipids for migratory birds. These birds that potentially disperse the seeds of *D. arboreus* at long distances throughout the landscape, may also maintain the population structure of this tree.

Resumen. – En sus sitios reproductivos diversas especies de aves migratorias se alimentan principalmente de insectos, sin embargo, durante su migración en los neotrópicos comen cantidades significantes de frutos. Este estudio a través del análisis y obtención de semillas de restos fecales, observaciones focales de forrajeo, tiempos de retención de semillas en el intestino y porcentajes de germinación de semillas después de pasar por el tracto digestivo, muestra la importancia como recurso alimenticio del árbol tropical *Dendropanax arboreus* para varias especies de aves migratorias neárticas. Los análisis de muestras fecales mostraron que el 81% de los individuos con excretas que contuvieron semillas de este árbol fueron especies migratorias, principalmente del Zorzal maculado (*Hylocichla mustelina*), el Maullador gris (*Dumetella carolinensis*) y el Zorzal de Swainson (*Catharus ustulatus*). Las observaciones focales, mostraron que el 72% y el 75% de las visitas y de los frutos consumidos respectivamente correspondieron al Maullador gris y al Zorzal maculado. No obstante, el Zorzal de Swainson resultó la especie que permanece más tiempo alimentándose de frutos de *D. arboreus*. Por otro lado, el Zorzal maculado presentó el mayor tiempo promedio de retención de semillas $56,9 \pm 32$ min, así como el mayor porcentaje de germinación, mientras que el Zorzal de Swainson presentó el menor tiempo de retención y el menor porcentaje de germinación. En Los Tuxtlas, México los árboles de

D. arboreus, se encuentran tanto en zonas conservadas como en perturbadas, y sus frutos constituyen una fuente rica en lípidos para las aves migratorias, mismas que podrían potencialmente dispersar sus semillas a largas distancias, manteniendo con ello la estructura poblacional de este árbol. *Aceptado el 6 de Julio de 2009.*

Key words: *Dendropanax arboreus*, frugivory, migratory birds, rain forest, seed dispersal.

INTRODUCCIÓN

Las aves consumen diferentes partes de las plantas (hojas, brotes, frutos, semillas, néctar y flores) actuando por consiguiente como polinizadoras, depredadoras o como principales dispersoras de semillas de una amplia variedad de ellas (Howe & Smallwood 1982). Muchas especies passerinas que migran entre las áreas templadas de Norteamérica y las regiones neotropicales, son principalmente insectívoras en sus sitios reproductivos, pero durante su migración o en sus áreas de invernación en los neotrópicos comen cantidades significantes de frutos (Morton 1980, Blake & Loiselle 1992, Rappole *et al.* 1993).

En las regiones neotropicales, sin embargo, se considera que de los grandes conjuntos de especies de aves potencialmente dispersoras de plantas, sólo un grupo pequeño de especies migratorias son importantes (Greenberg 1981). No obstante se ha demostrado que algunas de las especies migratorias pueden rivalizar con aves residentes en cuanto a la diversidad de frutos que ellas consumen y dispersan (Blake & Loiselle 1992); además su importancia para la dispersión puede ser mayor, ya que se ha sugerido que estas aves raramente son territorialistas en un hábitat particular, lo cual podría influir aparentemente en la dispersión de semillas a mayores distancias y lejos de las plantas madre (Stutchbury & Morton 2001).

El Palo de Agua, *Dendropanax arboreus* (Araliaceae), es una especie perennifolia de amplia distribución en la zona tropical de México, pero en la región de Los Tuxtlas es un árbol relativamente común tanto en vege-

tación primaria como secundaria (Pennington & Sarukhán 1998). Sus frutos, drupas de color negro-púrpura, son abundantes en otoño e invierno (Ibarra-Manríquez 1985) y son consumidos por un amplio gremio de aves (52 especies) entre las que se encuentran 15 especies migratorias (E. Figueroa no publ.).

Aunque van Dorp (1985; pero ver Graham *et al.* 2002), sugiere, con base al número de aves que visitaron árboles fructificando, que para su dispersión *D. arboreus* depende fuertemente de aves migratorias neotropicales, principalmente de la familia Turdidae, a la fecha, ningún trabajo ha evaluado la importancia de este recurso para las aves migratorias. En este trabajo, de manera directa a través de la obtención de restos fecales de individuos capturados, observaciones en árboles fructificando, tiempo de retención de frutos y semillas en el tracto digestivo y germinación de semillas después de pasar por el tracto digestivo, nosotros evaluamos dicha importancia, así como la posible contribución de las aves migratorias en la dispersión de semillas de este árbol tropical en el sureste de México.

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (EBTTL) y en dos sitios cercanos a la misma (18°35'4"–18°37'13"N y 95°3'33"–95°4'58"W, 80–200 m.s.n.m.). La EBTTL se ubica dentro de la Reserva de la Biosfera "Los Tuxtlas", al sureste de la ciudad de Veracruz, México. La región representa el límite boreal de la selva

alta perennifolia (Rzedowsky 1963), pero en los últimos 40 años ha sido deforestada fuertemente debido a la ganadería y la agricultura, lo que ha originado un mosaico de parches de vegetación (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). El clima es cálido-húmedo, con una temperatura media anual de 26°C (Soto & Gama 1997). La época de lluvias es de Junio a Noviembre con una precipitación anual que varía entre 3000 y 4000 mm, aunque de Noviembre a Marzo la región es afectada por masas de aire frío húmedo provenientes del norte, que aportan cerca del 15% de la precipitación y producen descensos drásticos en la temperatura (para una descripción más detallada de la región ver González *et al.* 1997).

MÉTODOS

Durante Octubre–Noviembre de 2004 y Noviembre–Diciembre de 2005 determinamos cuales especies de aves hacen uso del recurso “frutos” de *D. arboreus*, para lo cual, dentro de cada uno de los sitios de estudio mencionados se estableció una parcela de muestreo de 1,5 ha que incluyó árboles fructificando de esta especie. La determinación del uso de frutos se realizó mediante observaciones focales sobre dichos árboles, así como a través del análisis de muestras fecales obtenidas de individuos capturados con redes ornitológicas. Además se realizó una estimación de tiempos de retención de semillas en el tracto digestivo y porcentaje de germinación de semillas después de pasar por el tracto digestivo.

Redes ornitológicas. Se utilizaron 12 redes ornitológicas que se abrieron de las 07:00 a las 16:00 h durante cinco días consecutivos en cada sitio. Las redes se revisaron cada hora y se acumularon un total de 3206 h/red durante los dos años en que se realizaron los muestreos. Los individuos capturados se marcaron con anillos de aluminio y de plástico de diferen-

tes colores para determinar recapturas. Las muestras fecales se obtuvieron sin aplicar a las aves lavados intestinales o alguna sustancia o emético para provocar la defecación o regurgitación. Simplemente las muestras fecales se obtuvieron al momento de liberar de las redes a los individuos capturados, o manteniéndolos dentro de bolsas de tela hasta obtener la muestra (no más de una hora). Los frutos y semillas encontrados en las muestras fecales se determinaron comparándolos morfológicamente con la colección de semillas y frutos de la EBTLT.

Observaciones. Entre las 07:00 y las 11:00 h y sobre un total de 21 árboles fructificando distribuidos en los tres sitios de muestreo, se realizaron observaciones focales durante períodos de media hora, para obtener porcentajes de frecuencias de visitas al recurso *D. arboreus*, considerando para el análisis únicamente las visitas donde las aves consumieron frutos. Sin embargo, debido a la baja frecuencia de visitas, principalmente en árboles dentro de la EBTLT, se incluyeron para el análisis observaciones adicionales realizadas fuera de los tres sitios de muestreo (árboles en bordes, corredores y cercas vivas). Los datos obtenidos incluyeron el número de frutos consumidos y tiempo de permanencia de las aves en el árbol; además, de acuerdo a Jordano & Schupp (2000) sobre manipulación de frutos, las aves observadas se clasificaron dentro de cuatro tipos de frugívoros: dispersor de semillas (SD) el cual traga los frutos junto con la semilla y potencialmente “beneficia” a la planta al dispersar la semilla; el consumidor de pulpa (PC), que exprime o pica los frutos sin tragar las semillas; frugívoro con una manipulación combinada de los anteriores (PCSD) y que ocasionalmente dispersa semillas y depredador de semillas (SP) el cual daña las semillas sin contribuir a su dispersión.

Retención y germinación de semillas. Nosotros evaluamos el tiempo de retención de semillas en el tracto digestivo, bajo la premisa de que a mayor tiempo de retención mayor probabilidad de dispersar semillas lejos de la planta madre (Westcott & Graham 2000). De manera individual evaluamos el tiempo de retención de semillas en tres especies migratorias, para lo cual seis individuos del Zorzal maculado (*Hylocichla mustelina*), dos individuos del Maullador gris (*Dumetella carolinensis*) y un individuo del Zorzal de Swainson (*Catbarus ustulatus*) se mantuvieron en una jaula de 60 x 60 x 60 cm (largo, ancho, alto) construida con malla de plástico para que las aves no se lastimaran. La noche anterior a la evaluación, las aves fueron alimentadas con plátano para limpiar su tracto digestivo.

Un total de 45 frutos de *D. arboreus* maduros le fue ofrecido a cada individuo estimando el tiempo de retención de semillas en el intestino, como el lapso de tiempo en el que consumieron un fruto hasta el momento en que defecaron o regurgitaron semillas (un evento). Los individuos fueron observados durante un período de 2 horas y posteriormente se liberaron en el mismo lugar donde fueron capturados. El tiempo de retención de semillas fue comparado utilizando los eventos de consumo-defecación o regurgitación entre individuos de las diferentes especies mediante una prueba de Kruskal-Wallis.

El porcentaje de germinación de semillas defecadas (obtenidas en los muestreos por redes y durante la evaluación de tiempos de retención), se comparó con semillas obtenidas directamente de frutos, las cuales fueron usadas como control. Para esta evaluación, ambos tipos de semillas se lavaron y desinfectaron durante 5 minutos en una solución al 10% de hipoclorito, y para evitar la presencia de hongos se sumergieron en una solución al 10% de captan; posteriormente se secaron en papel absorbente y se pusieron a germinar en cajas de petri con agar al 1% en cámaras de

incubación (12/12 h, 30°C, y 70% humedad relativa).

Para obtener un porcentaje de germinación se realizaron tres réplicas de semillas sembradas, aunque el número de las mismas varió de acuerdo con la disponibilidad de semillas por especie de ave. Las cajas de petri fueron revisadas cada cuatro días, durante tres meses, registrando el número de semillas germinadas, es decir, cuando la radícula emergió. El número de semillas que germinó se comparó entre especies mediante una prueba de G con la corrección de Yates (Sokal & Rohlf 1995), y dentro de cada especie con las semillas control con una tabla de contingencia de χ^2 .

Para determinar una posible relación entre el tiempo de retención en el tracto digestivo y la germinación, realizamos una regresión lineal usando todos los datos de eventos de consumo-defecación y la proporción de germinación.

RESULTADOS

Redes ornitológicas. De un total de 358 individuos capturados, únicamente 47 individuos de 11 especies contuvieron en sus excretas semillas de *D. arboreus*. De éstos 47 individuos, el 64% (30 individuos) correspondió al Zorzal maculado, 17% correspondió a otras especies migratorias como el Zorzal de Swainson (3 individuos), el Maullador gris (3 individuos), un individuo de Buscabreña (*Icteria virens*) e incluso uno del Chipe suelero (*Seiurus aurocapilla*), mientras que el 19% restante correspondió a especies residentes.

Observaciones. En un total de 51 horas de observación, se registraron 56 visitas de aves migratorias neotropicales de ocho especies que consumieron frutos de *D. arboreus*. Los visitantes más frecuentes resultaron el Maullador gris con el 45% de las visitas y el Zorzal maculado con el 27%; especies como la

Tángara roja (*Piranga rubra*), o el Vireo ojo blanco (*Vireo griseus*) presentaron el 9% y el 7% de visitas respectivamente. Otras especies migratorias como el Zorzal de Swainson, el Bolsero de Baltimore (*Icterus galbula*), o el Buscabreña presentaron el cinco o un porcentaje menor de visitas a los árboles fructificando (Tabla 1).

Por otra parte, durante las observaciones focales se observó que un total de 96 frutos fueron consumidos por especies migratorias, de las cuales el Maullador gris y el Zorzal maculado consumieron el mayor porcentaje (46% y 29% respectivamente; Tabla 1). En términos de tiempo de permanencia en los árboles las aves pasaron un promedio de $1,0 \pm 1,3$ min durante sus visitas; sin embargo el Zorzal de Swainson resultó la especie con el mayor tiempo de permanencia durante sus visitas ($2 \pm 2,6$ min), seguido del Maullador gris ($1,4 \pm 1,8$) (Tabla 1).

Retención y germinación de semillas. Las aves consumieron de uno a tres frutos durante cada evento de ingestión. Para el Zorzal maculado el tiempo mínimo desde que ingiere un fruto hasta que defeca las semillas fue de 15 min y el máximo de 120 min, presentando un tiempo de retención de semillas promedio de $56,9 \pm 32$ min (mediana = 55 min). Por el contrario, el Maullador gris tiene un mínimo de 29 min y un máximo de 49 min, con un tiempo promedio de $39,8 \pm 8,3$ min (mediana = 41,5 min) y finalmente el Zorzal de Swainson presentó un promedio de $39,5 \pm 7,8$ min (con un mínimo de 34 min y un máximo de 45 min; mediana = 39,5 min), no obstante las diferencias entre especies no fueron significativas (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 1,6$, gl = 2, $P = 0,4$).

Se sembraron un total de 109 semillas, junto con un número igual de semillas control, de las cuales 70 semillas correspondieron al Zorzal maculado, 24 semillas correspondieron al Zorzal de Swainson y las 15 restantes correspondieron al Maullador gris. El

porcentaje de semillas que germinaron varió significativamente entre especies (Zorzal maculado vs Zorzal de Swainson, $G = 1,8$, gl = 1, $P < 0,05$; Zorzal maculado vs Maullador gris, $G = 0,01$, gl = 1, $P < 0,05$; Maullador gris vs Zorzal Swainson, $G = 0,3$, gl = 1, $P < 0,05$), pero el Zorzal maculado y el Zorzal de Swainson mostraron el porcentaje más alto (26,4%) y más bajo (3,3%) de germinación de semillas respectivamente. Ninguna de las semillas control germinaron, por lo que se observaron diferencias significativas con respecto al porcentaje de germinación de semillas que pasaron por el tracto digestivo del Zorzal maculado, del Zorzal de Swainson y del Maullador gris (todas las pruebas $\chi^2 = P < 0,05$). Además, el tiempo de retención en el tracto digestivo y el proceso de germinación presentaron una relación positiva ($r = 0,4$) pero no significativa ($P = 0,2$).

DISCUSIÓN

En Los Tuxtlas, el uso y consumo de frutos de *Dendropanax arboreus* por aves ha sido ampliamente documentado a través de observaciones focales (Trejo 1976, Aguirre 1976, van Dorp 1985, Guevara *et al.* 1997, Graham *et al.* 2002, E. Figueroa no publ.) y rara vez a través de observación directa y cuantitativa mediante el análisis de muestras fecales (e.g., Puebla-Olivares 1997). Sin embargo, con base en nuestras observaciones sobre la gran proporción de individuos migrantes capturados que defecaron semillas, este trabajo confirma a *D. arboreus* como un recurso alimenticio importante para aves migratorias (van Dorp 1985), pero particularmente para túrdidos migratorios como el Zorzal maculado, el Zorzal de Swainson, e incluso para el tímido Maullador gris.

Las observaciones de este trabajo son concordantes con los resultados del análisis de restos fecales realizados en La Selva por Blake & Loiselle (1992), ya que encontraron

TABLA 1. Porcentaje de visitas y consumo de frutos a árboles de *Dendropanax arboreus* por aves migratorias en Los Tuxtlas, México. ^an = 56 individuos; ^bn = 96 frutos; SD= dispersor de semillas; PC= consumidor de pulpa; PCSD= consumidor de pulpa que ocasionalmente dispersa semillas (de acuerdo con Jordano & Schupp 2000)

Especie	Visitas ^a (%)	Frutos consumidos ^b (%)	Tiempo de visita (min ± DS)	Tipo de frugívoro
Maullador gris	45	46	1.4 ± 1.8	SD
Zorzal maculado	27	29	0.7 ± 0.2	SD
Tángara roja	9	7	0.6 ± 0.3	SD
Vireo ojo blanco	7	6	0.7 ± 0.4	SD
Zorzal de Swainson	5	4	2 ± 2.6	SD
Bolsero de Baltimore	4	4	0.8 ± 0.4	PC
Buscabreña	2	1	0.5	PCSD

que el Zorzal maculado, el Zorzal de Swainson y en menor grado el Maullador gris, tienen en el neotrópico un fuerte hábito frugívoro al consumir una amplia variedad de frutos, aunque sólo registran al Zorzal de Swainson como consumidor de *D. arboreus*. Sin embargo, el análisis de Puebla-Olivares (1997) sobre muestras fecales y algunos contenidos estomacales, mostró que en Los Tuxtlas el Zorzal maculado, refleja cierto grado de preferencia por frutos de *D. arboreus*, ya que el 47% de la dieta de este túrdido se constituye de estos frutos y el resto incluye una variedad de presas animales.

Diversos trabajos han documentado la frugivoría de aves migratorias en los neotrópicos (e.g., Leck 1972, Blake & Loiselle 1992, Foster 2007), y su preferencia por ciertos frutos con un alto contenido de lípidos, como es el caso de *D. arboreus* (E. Figueroa no publ.). Lo anterior no parece ser un hecho aislado, ya que también se ha observado esta preferencia en parúlidos migratorios en Panamá (Greenberg 1981), así como en la asociación del Vireo ojo blanco y *Bursera simaruba* (Greenberg *et al.* 1995).

No obstante, la dispersión de semillas por las aves migratorias con respecto a las especies de aves residentes ha sido considerada poco importante (Greenberg *et al.* 1995) y poco

documentada. Varios autores han sugerido que en los neotrópicos el tiempo de fructificación de algunas especies de plantas coincide con periodos de migración de aves, lo que las convierte en recursos alimenticios importantes para dichas aves (Leck 1972, Greenberg 1981, Greenberg *et al.* 1995). Nuestras observaciones son concordantes con esta idea, ya que *D. arboreus* fructifica durante la ocurrencia de aves migratorias en Los Tuxtlas, y estas aves hacen uso del recurso, pero nuestros datos no son suficientes para mostrar si existe una relación especializada entre estas aves migratorias y *D. arboreus*.

Es un hecho, sin embargo, que aves migratorias, principalmente el Zorzal maculado, el Zorzal de Swainson y el Maullador gris dispersan semillas de *D. arboreus*. Nuestro estudio no provee información acerca del destino de estas semillas (calidad de efectividad según Schupp 1993), pero diversos comportamientos y características de estas aves permiten considerarlas como dispersores de largas distancias.

Entre estas características se encuentra el hecho de que el Zorzal maculado, el Zorzal de Swainson y el Maullador gris invariablemente tragan los frutos; esta estrategia de forrajeo les permite consumir enteros entre uno y seis frutos durante una misma visita a un árbol

fructificando, para después desplazarse a otro sitio (Puebla-Olivares 1997, E. Figueroa observ. pers.). Graham *et al.* (2002) sugieren que la perturbación del hábitat influye en los patrones de visita a árboles de *D. arboreus*, sin embargo éstas aves son tolerantes a la fragmentación (Graham & Blake 2001), por lo que es posible que la perturbación no restrinja su capacidad de desplazamiento a través de los diferentes elementos del paisaje fragmentado de Los Tuxtlas.

Por otra parte, los frugívoros se caracterizan por tiempos de retención de semillas relativamente cortos (45 min; Karasov 1990, Karasov & Levey 1990), y nuestros resultados, consistentes con esta idea, mostraron que muchas de las visitas a los árboles fructificando son cortas, mientras que el tiempo de retención de semillas de la especie evaluadas nunca fue menor a 15 minutos. Lo anterior, y el hecho de que al menos el Zorzal maculado es una especie tanto con individuos sedentarios así como errantes, los cuales no establecen territorios y se desplazan en todo el paisaje a distancias mayores a dos km (Winker *et al.* 1990), les permitiría tragar frutos enteros, así como procesarlos por un tiempo suficiente en su intestino para dispersar las semillas lejos de la planta madre, como sugieren Westcott & Graham (2000).

Nuestro estudio, de manera preliminar, muestra también que el paso por el tracto de las aves analizadas no daña las semillas ni decrece la germinación, aunque lo anterior no siempre beneficia a las plantas, como lo sugieren algunos estudios (ver Murray *et al.* 1994, Foster 2008). Así pues, nuestros datos por ahora sólo indican que estas especies migratorias están funcionando como vectores para transportar las semillas (Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 1998), así como favoreciendo la germinación al pasar las semillas por su tracto digestivo (Traveset 1998). Sin embargo, para dar una mayor solidez a estas ideas, es necesario realizar más estudios exper-

imentales sobre semillas defecadas por diferentes especies de aves y su germinación bajo diferentes condiciones, así como sobre el establecimiento y sobrevivencia de plántulas.

Finalmente, nuestro estudio muestra que para parúlidos, entre ellos el Chipe suelero, así como para vireos migratorios, al parecer *D. arboreus* no es tan importante como recurso alimenticio, pues constituye sólo un elemento menor en su dieta. Sin embargo, y no obstante que se alimentan principalmente de insectos, estas especies también han sido consideradas como frugívoros oportunistas en otros sitios (e.g., La Selva, Blake & Loiselle 1992), por lo que ocasionalmente podrían estar dispersando semillas de éste árbol.

En resumen *Dendropanax arboreus* representa entre otros, un recurso rico en lípidos muy importante que permitiría a las aves migratorias abastecerse de energía en su estancia o durante su ruta de migración a través de Los Tuxtlas, de tal manera que como ha señalado Foster (2007), la conservación de árboles clave como es el caso de éste árbol tropical, es fundamental para la conservación de las aves migratorias y con ello para la misma diversidad de plantas en los neotrópicos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Rosamond Coates y tres revisores anónimos por sus sugerencias y comentarios que enriquecieron la versión final de este artículo. A Idea Wild por el equipo de campo facilitado. E. Figueroa agradece el financiamiento otorgado por SEMARNAT-CONACyT (0355) para la realización de este proyecto; así como el apoyo del Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM y a CONACyT por la beca de Posgrado (124859). F. Puebla-Olivares agradece la beca posdoctoral otorgada por CONACyT (Exp. 36487) dentro del Programa "Apoyos Vinculados al Fortale-

cimiento de la Calidad del Posgrado Nacional y a la Consolidación de Grupos de Investigación y de la Capacidad Tecnológica de las Empresas”, con la cual fue posible la participación en la escritura de este trabajo.

REFERENCIAS

- Aguirre, L. G. 1976. El papel de algunas aves en la dinámica que se establece entre las zonas abiertas al cultivo y a la ganadería y la selva alta perennifolia en Balzapote, Veracruz. Tesis de licenciatura. Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Blake, J., & B. Loiselle. 1992. Fruits in the diets of Neotropical migrant birds in Costa Rica. *Biotropica* 24: 200–210.
- Foster, M. S. 2007. The potential of fruit trees to enhance converted habitats for migrating birds in southern Mexico. *Bird Conserv. Int.* 17: 45–61.
- Foster, M. S. 2008. Potential effects of arboreal and terrestrial avian dispersers on seed dormancy, seed germination and seedling establishment in *Ormosia* (Papilionoideae) species in Peru. *J. Trop. Ecol.* 24: 619–627.
- Godínez-Álvarez, H., & 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. *J. Arid Environ.* 39: 21–31.
- González E., R. Dirzo, & R. Vogt. (eds.). 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, México. Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Graham, C., E. Martínez-Leyva, & L. Cruz-Paredes. 2002. Use of fruiting trees by birds in continuous forest and riparian forest remnants in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biotropica* 34: 589–597.
- Graham, C., & J. Blake. 2001. Influence of patch- and landscape-level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecol. Appl.* 11: 1709–1721.
- Greenberg, R. 1981. Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica* 13: 215–223.
- Greenberg, R., M. Foster, & L. Márquez-Valdelamar. 1995. The role of the white-eyed-vireo in the dispersal of *Bursera* fruit on the Yucatan Peninsula. *J. Trop. Ecol.* 11: 619–639.
- Guevara S., J. Laborde, D. Liesenfeld, & O. Barrera. 1997. Potrereros y Ganadería. Pp. 43–57 *en* González, E., R. Dirzo, & R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Howe, H., & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201–228.
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Tesis de licenciatura, Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo, & J. Núñez-Farfán. 1997. La Vegetación. Pp. 61–85 *en* González, E., R. Dirzo, & R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*, Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Jordano P., & E. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecol. Monogr.* 70: 591–615.
- Karasov, W. 1990. Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. Pp. 391–415 *en* Morrison, M. L., C. J. Ralph, J. Verner, & R. Jehl Jr. (eds.). *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Stud. Avian Biol.* 13.
- Karasov, W., & D. Levey. 1990. Digestive system trade-offs and adaptations of frugivorous passerine birds. *Physiol. Zool.* 63: 1248–1270.
- Leck, C. 1972. The impact of some North American migrants at fruiting trees in Panama. *Auk* 89: 842–850.
- Morton, E. 1980. Adaptations to seasonal changes by migrant land birds in the Panama Canal Zone. Pp. 437–453 *in* Keast, A., & E. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behaviour, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Murray, K. G., S. Russell, C. M. Picone, K. Winnett-Murray, W. Sherwood, & M. L. Kuhlmann. 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* 75: 989–994.
- Pennington, T. D., & J. Sarukhán. 1998. *Árboles tropicales de México. Manual para la identi-*

- cación de las principales especies. Univ. Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Puebla-Olivares, F. 1997. Algunos aspectos de la dieta de tres especies de aves en Los Tuxtlas Veracruz (*Habia fuscicauda*, *H. rubica* e *Hylocichla mustelina*). Tesis de licenciatura, Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rappole, J. H., E. S. Morton, T. E. Lovejoy III, & J. L. Rous. 1993. Aves migratorias Neárticas en los Neotrópicos. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Rzedowski, J. 1963. El extremo boreal del bosque tropical siempreverde en Norteamérica continental. *Vegetatio* 11: 173–198.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15–29.
- Sokal, R. R., & F. Rohlf. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman, New York, New York.
- Soto, M., & L. Gama. 1997. Climas. Pp. 7–18 en González, E., R. Dirzo, & R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Stutchbury, B., & E. Morton. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press, New York, New York.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 1/2: 151–190.
- Trejo, P. J. L. 1976. Estudio sobre diseminación de semillas por aves en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de licenciatura, Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. Pp. 333–364 en Gómez-Pompa, A., & del Amo R.S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. Volume 2. CECOSA, México, D.F.
- Westcott, D. A., & D. L. Graham. 2000. Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. *Oecologia* 122: 249–257.
- Winker, K., J. Rappole, & M. Ramos. 1990. Population dynamics of the Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*) on its wintering grounds in southern Veracruz, Mexico. *Condor* 92: 444–460.

