



ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Dispersión de semillas por aves en un paisaje de bosque mesófilo en el centro de Veracruz, México: Su papel en la restauración pasiva

Seed dispersal by birds in a cloud forest landscape in central Veracruz, Mexico: Its role in passive restoration

IVETTE HERNÁNDEZ-LADRÓN DE GUEVARA¹, OCTAVIO R. ROJAS-SOTO^{1,*}, FABIOLA LÓPEZ-BARRERA²,
FERNANDO PUEBLA-OLIVARES³ & CECILIA DÍAZ-CASTELAZO⁴

¹Red de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz 91070, México

²Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz 91070, México

³Unidad Académica de Agricultura, Universidad Autónoma de Nayarit, Xalisco, Nayarit 63780, México

⁴Red de Interacciones Multitróficas, Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz 91070, México

*Autor correspondiente: octavio.rojas@inecol.edu.mx

RESUMEN

La dispersión de semillas por aves puede jugar un papel determinante en el éxito de la restauración pasiva de los bosques ya que las aves pueden depositar semillas de especies pioneras y primarias, definiendo con ello la recuperación de la composición de la comunidad vegetal en el tiempo. En este trabajo se analizó la ingesta y dispersión de semillas por aves frugívoras como coadyuvantes en la restauración del bosque mesófilo de montaña en el centro de Veracruz, México. Las aves fueron clasificadas de acuerdo a su afinidad por el bosque y al estrato arbóreo en que concentran su actividad, con el fin de determinar si estas características se relacionan con la abundancia, riqueza y diversidad de las semillas que ingieren y dispersan. Se analizaron 93 excretas de 23 especies de aves; en ellas se encontraron 2699 semillas de 17 especies vegetales, siendo las más abundantes las del arbusto *Conostegia xalapensis*. Analizamos la correlación entre tamaño de las semillas y tamaño del pico para las seis especies de aves más capturadas. Complementariamente, evaluamos el efecto de la ingesta de semillas por aves sobre la germinación, realizando dos experimentos, uno con el total de las semillas obtenidas en las excretas, y otro con semillas de *C. xalapensis* que fueron administradas a las aves artificialmente y su germinación comparada con semillas control. Se encontraron diferencias significativas entre los índices de diversidad de semillas ingeridas para las seis especies de aves con mayor número de registros, lo que sugiere un consumo diferencial. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la riqueza y abundancia de semillas consumidas entre aves con diferente afinidad al bosque y preferencia de estrato arbóreo. Tampoco se observó una asociación significativa entre el tamaño de semillas con el ancho y lo alto del pico, pero sí con la longitud tomada desde la base y desde los nostrilos del mismo. Del total de las especies de semillas encontradas, el 59 % germinó en las excretas del 78 % de las especies de aves. Este trabajo muestra que en los bosques mesófilos de montaña las aves son agentes dispersores importantes de especies de plantas pertenecientes a bosques secundarios y también dispersores de algunas plantas del bosque primario, por ello son agentes que facilitan el proceso de sucesión forestal.

Palabras clave: aves frugívoras, *Conostegia xalapensis*, germinación, restauración de bosques.

ABSTRACT

Seed dispersal by birds may play a major role in the successful natural forest restoration process as birds can deposit pioneer and primary seeds species, thereby defining the recovery of plant community composition over time. In this study, seed ingestion and dispersion by frugivorous birds were analyzed as processes facilitating the restoration of tropical cloud montane forests in central Veracruz, Mexico. Birds were classified according to their affinity to the forest and their preference to a particular forest stratum, in order to determine whether these factors were related to the richness, abundance and diversity of ingested and dispersed seeds. We analyzed 93 fecal samples from 23 bird species. A total of 2699 seeds from 17 plant species were found in the fecal samples, the most abundant seed was from the shrub *Conostegia xalapensis*. We analyzed the correlation between seed size and beak size for the six most frequently captured bird species. We also evaluated the effect of bird ingestion on seed germination by performing two experiments, the first one using the total number of seeds found in fecal samples, and the second one using *C. xalapensis* seeds that were administered artificially to the birds and their germination compared with control seeds. We found significant differences among the ingested seed diversity indexes for the most commonly captured birds, which supports a differential seed consumption and dispersion. However, there were no significant differences of the seed abundance and richness between birds with different forest affinity or forest stratum preference. Also, there was no significant association between seed size and the height and the width of the beak, but there was a difference

found in the length measured from the base and from the nostrils. From the total seed species, 59 % germinated from fecal samples belonging to 78 % of the bird species. As has been suggested for lowland tropical forests, this study also showed that in tropical cloud montane forests birds are good dispersal agents for a high diversity of plant species belonging to secondary forests, as well as dispersers of plant species from primary forest, acting therefore, as facilitators of forest succession process.

Key words: *Conostegia xalapensis*, germination, forest restoration, frugivorous birds.

INTRODUCCIÓN

La reducción, fragmentación y degradación de los ambientes naturales es un proceso que ha aumentado considerablemente durante las últimas décadas (Challenger 1998). Particularmente el bosque mesófilo de montaña (BMM) ha sido uno de los tipos de vegetación que más alteración y reducción ha sufrido, ocupando en la actualidad menos del 1 % de la superficie total de México (Challenger & Dirzo 2009), lo que amenaza su alta biodiversidad y los servicios ambientales que brinda (Bubb et al. 2004). La mayoría de los fragmentos de BMM que aún existen en México se encuentran inmersos en paisajes agrícolas, amenazados por el riesgo de ser convertidos a otros usos de suelo; y fuera de las áreas protegidas están sujetos a la extracción selectiva de especies arbóreas (Challenger 1998, Toledo et al. 2011).

Dada la importancia de los BMM es urgente revertir su degradación y aumentar su área, por lo que es esencial el diseño de experimentos que permitan incrementar el conocimiento básico de su ecología, mejorando estrategias de manejo que incrementen el éxito en la conservación de estos ecosistemas (Holl et al. 2000, Hobbs & Harris 2001). En términos generales, existen dos tipos de restauración: (a) la restauración ecológica pasiva o regeneración natural, que es un proceso en donde se detiene y evita el disturbio, para dejar que el ecosistema se recupere por sí solo, y (b) la restauración asistida o activa, que es un proceso inducido por el hombre para acelerar la recuperación del ecosistema (Jackson et al. 1995, SER 2004). Si bien la restauración ecológica pasiva es una alternativa económica para la recuperación de los ecosistemas, la regeneración del bosque puede estar limitada por diferentes factores como suelos infértiles o erosionados, presencia de especies invasoras, alta depredación de semillas y plántulas y la baja disponibilidad de propágulos por ausencia de dispersores (Holl et al. 2000, Slocum et al. 2006, Lozada 2007).

Existen diversos estudios que demuestran la importancia de los animales, en particular las aves, en la dispersión de semillas y en la recuperación de los bosques templados (Figueroa & Castro 2002, Amico & Aizen 2005, Salvande et al. 2011) y selvas tropicales (Holl 2002, Barrantes & Pereira. 2002). Las aves son los dispersores que más contribuyen en el proceso de sucesión del bosque (Gorchov et al. 1993, Wunderlee 1997) ya que ingieren frutos y defecan o regurgitan las semillas en áreas abiertas (Gorchov et al. 1995, Cardoso et al. 1996, Corlett 1998, Figueroa & Castro 2002, Holl 2002, Amico & Aizen 2005, Wilms & Kappelle 2006, Fink et al. 2008). Las especies vegetales dispersadas son, en general, especies pioneras que facilitan la llegada y el establecimiento de otras especies de etapas sucesionales tardías (Vandermeer 1990) contribuyendo a mantener el reclutamiento de plántulas y el flujo génico (Figueroa-Esquivel et al. 2009). Además en algunos casos, los agentes dispersores facilitan la germinación al depositar las semillas en microhábitats adecuados (Rodríguez-Pérez et al. 2005) y, en el caso de la endozoocoria, jugos y movimientos gástricos pueden remover la capa inhibidora de las semillas aumentando con ello la tasa de germinación (Galindo-González 1998, Yagihashi et al. 1999, Buckley et al. 2006).

A pesar de la existencia de diversos estudios que han analizado la dispersión de las semillas por aves y su importancia en la restauración de bosques (e.g., Howe 1977, Wheelwright et al. 1984, Cardoso et al. 1996, Barrantes & Pereira 2002) dentro de los BMM de México los estudios aún son escasos. En este hábitat la composición de la avifauna y de la flora es biogeográficamente más compleja que la de otros bosques centroamericanos, debido a la mezcla de grupos tanto de origen neártico como neotropical, además de las formas endémicas (Navarro-Sigüenza & Benítez 1993, Hernández-Baños et al. 1995, Luna et al. 1999).

Estudios previos en el centro de Veracruz han mostrado que el BMM puede regenerarse

en pastizales abandonados y que un bosque secundario puede tener la diversidad de especies de un bosque maduro en 25 años, mientras que la estructura del bosque maduro se puede alcanzar hasta en 80 años de abandono (Muñiz-Castro et al. 2006, Muñiz-Castro et al. 2011). En este proceso se ha documentado que las especies de árboles pioneras con alta capacidad de colonización son progresivamente reemplazadas en tiempo y espacio por especies primarias, tolerantes a la sombra con baja capacidad de colonización (reemplazo florístico). Sin embargo, no se conoce hasta ahora el papel relativo de las aves como potenciales dispersores de árboles ornitócoros para acelerar el proceso de regeneración del bosque.

Considerando que el reemplazo florístico de especies pioneras por especies primarias ocurre entre los 15 y 25 años de abandono, en un pastizal recientemente abandonado (cuatro años de abandono) se espera encontrar que las aves frugívoras sean importantes dispersoras de semillas de especies pioneras de rápido crecimiento; a través de su impacto positivo en el establecimiento de plantas pioneras, se espera que las aves frugívoras sean facilitadoras del proceso de sucesión secundaria, y por lo tanto, que tengan un papel relevante en la restauración pasiva de este tipo de bosques. Para ello, en este trabajo se analizó la ingestión y dispersión de semillas de plantas del BMM por aves, así como su efecto en la germinación y su papel como coadyuvantes en la restauración pasiva del BMM en el centro del estado de Veracruz, México. Además se analizó el efecto del uso y preferencia de hábitat de las aves sobre el tipo y diversidad de semillas. Adicionalmente, se correlacionó el tamaño del pico con el tamaño de las semillas y se evaluó el efecto de la ingestión por aves sobre la germinación de las semillas.

MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo se realizó en la localidad de Las Cañadas, en el Rancho Las Bellotas, municipio de Huatusco, Veracruz, México (19°11'10" N y 96°59'30" W, 19°10'30" N y 96°58'30" W; 1400 msnm). El área de estudio es un potrero de 150 ha abandonado desde el año 2005 e inmerso en una matriz de fragmentos de bosque mesófilo, bosques secundarios, cafetales de sombra, bosques ribereños y pastizales activos. Presenta una precipitación y temperatura promedio anual de 1924 mm y 16.7 °C, respectivamente, con su temporada de lluvias

entre julio a septiembre (Álvarez-Aquino et al. 2004). El BMM está dominado por *Quercus sapotifolia* Liebm. 1854 y *Q. insignis* Martens & Galeotti, 1843. Existen otras especies de árboles de frutos carnosos como *Palicourea padifolia* (Willd. ex Roem. & Schult.) C.M. Taylor & Lorence, *Trema micrantha* (Linnaeus) Blume, 1856 y *Ocotea psychotrioides* Kunth, 1817, entre otras. En los bosques secundarios se encuentran especies ornitócoras como *Rubus pringlei* Rydb. 1913, *Piper auritum* Kunth ex Humb. et al. 1816, *Miconia mexicana* (Bonpl.) Naudin, *Conostegia xalapensis* (Bonpl.) D. Don, y algunas especies del género *Solanum*. Los pastizales están conformados por parches dominados ya sea por los pastos nativos *Panicum glutinosum* Sw. y *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv., o por el exótico *Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilg, este último se ha documentado que inhibe la regeneración natural (Ortega-Pieck et al. 2011). Algunos de los árboles aislados más comunes son *Psidium guajava* L. y *Acacia pennatula* Benth. Además, hay extensos parches en los cuales la pteridofita *Pteridium aquilinum* L. es monodominante, lo que puede retrasar el avance de la sucesión secundaria (Ortega-Pieck et al. 2011).

Recolección de semillas

El estudio se llevó a cabo en dos temporadas, de abril a agosto del año 2009 y de junio a agosto del año 2010. La primera temporada tuvo mayor duración ya que en los meses de abril y mayo se hizo una recolecta de las principales especies de plantas leñosas para posteriormente facilitar la identificación de las semillas encontradas en las excretas de aves. Durante el primer periodo se realizaron observaciones de aves mediante censos de búsqueda intensiva (Ralph et al. 1996), los que se llevaron a cabo desde las 6:00 AM hasta las 10:00 AM. Para la obtención de muestras fecales se usaron 12 redes ornitológicas de 9 x 2 m, con una apertura de malla de 19 mm, las que se abrieron durante 8 horas diarias y se distribuyeron a lo largo de un transecto de 200 m separadas entre ellas por una distancia de 5-10 m, dependiendo de la cobertura vegetal, que incluyó remanentes de bosque mesófilo y secundario en diferentes etapas sucesionales.

Para la colecta de las excretas, las aves capturadas se mantuvieron en sacos de tela hasta obtener la muestra, lo que usualmente sucedía en menos de 15 minutos. Sin embargo, debido a que muchas aves defecan al caer en las redes, se colocó una tela bajo cada red para asegurar la recolección (Galindo-González et al. 2009). Cuando caían varias aves durante el mismo intervalo de revisión de las redes, dependiendo de la posición de cada individuo a lo largo de la red, se garantizaba la procedencia de cada excreta, destacando que nunca hubo dos aves capturadas en la misma posición de la red al mismo tiempo. Las excretas se colocaron en tubos Eppendorf 1.5 ml para ser transportadas y analizadas en el laboratorio. A partir de las muestras fecales se identificaron las semillas hasta nivel de familia; en cinco casos las semillas se lograron determinar a nivel de especie y el resto se caracterizó a nivel de morfotipo. La observación de excretas se realizó usando un microscopio estereoscópico 4x.

Análisis de datos

Para estimar el esfuerzo de muestreo y la representatividad tanto de las aves frugívoras capturadas como de las semillas presentes en las muestras fecales, se estimó la riqueza total esperada con base en modelos

no paramétricos basados en incidencia (presencia-ausencia); específicamente se usaron los estadígrafos de Chao 2 y Bootstrap (Chao 1984, Chazdon et al. 1998) disponibles en el programa EstimateS v. 7.5 (Colwell 2005). Estos modelos fueron usados porque son dos de los estimadores menos sesgados para muestras pequeñas (Colwell & Coddington 1994). Para eliminar la influencia del orden en el cual los muestreos (días o excretas) fueron agregados al análisis, se aleatorizó el orden de las muestras con 100 repeticiones sin reemplazo (Colwell & Coddington 1994), lo que suaviza las curvas de acumulación mediante un reordenamiento aleatorio de las muestras (Longino & Colwell 1997). La diversidad de semillas ingeridas por especie de ave se determinó mediante el índice de Shannon-Weaver (Shannon & Weaver 1949). Sin embargo, debido a que el número de excretas por especie fue heterogéneo, se analizaron solo las seis especies de aves que contaron con más de cinco individuos capturados. Se probó si existía una diferencia entre los índices obtenidos mediante una prueba de aleatorización de Solow, que consiste en un remuestreo para medir el grado de significancia de los cambios observados en los índices de diversidad (Solow 1993). Estos análisis se realizaron con la ayuda de los software EstimateS 7.5 (Colwell 2005) y Species Diversity and Richness IV (Seaby & Henderson 2006).

Se analizó la abundancia y riqueza de semillas ingeridas con relación a dos factores: la preferencia del estrato y el grado de afinidad al bosque mostrado por las aves (Barrantes & Pereira 2002). Los niveles del factor estrato fueron dosel, sotobosque y mixto; mientras que los niveles del factor afinidad fueron alta, media y baja (Tabla 1). Esta clasificación se basó en información proveniente de la literatura (Howell & Webb 1995, Stotz 1996), en observaciones directas en el área de estudio y en la experiencia del segundo autor de más de una década de trabajo con aves de bosque mesófilo en la Sierra Madre Oriental (SMO). Los efectos sobre la abundancia y riqueza de las semillas consumidas que tuvieron los niveles de cada factor fueron determinados mediante pruebas de Kruskal-Wallis (Kruskal & Wallis 1952) utilizando el software SPSS (SPSS 2005).

Se evaluó la relación entre el tamaño de las semillas consumidas y cuatro medidas de la ranfoteca de las aves: (i) ancho, (ii) alto (tomadas a la altura de los nostrilos), (iii) longitud desde la base de la ranfoteca y (iv) longitud desde los nostrilos hasta la punta. Estas variables fueron relacionadas a través de la correlación de Pearson (Gotelli & Ellison, 2004). Las medidas de las aves fueron obtenidas desde ejemplares de aves de la colección ornitológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) correspondientes a 23 especies capturadas. Para evitar sesgos en la edad y el sexo de los ejemplares, solo se midieron los picos de los machos adultos.

Germinación de semillas

Para evaluar el efecto de la ingesta por aves sobre la germinación de las semillas se realizaron dos tipos de experimentos. El primero consistió en un análisis de la germinación en el total de las especies de semillas encontradas en las excretas durante la primera etapa del estudio. El segundo experimento se llevó a cabo durante la segunda etapa del estudio, evaluando únicamente la proporción de germinación de semillas de *Conostegia xalapensis*, un arbusto pionero cuyas semillas resultaron ser las más abundantes en las excretas de las aves. En este experimento se utilizaron dos tratamientos: semillas

ingeridas por aves (artificialmente administradas) y semillas control extraídas directamente del fruto (Barnea et al. 1990). Se seleccionó a esta especie vegetal ya que además de ser importante durante la sucesión (Gómez-Pompa 1971) es abundante en el área de estudio. Para los experimentos de germinación las aves fueron capturadas con 12 redes ornitológicas y fueron colocadas en jaulas cilíndricas hechas con aros de madera y tela de tul durante un promedio de tres horas. En cada caso se les ofrecieron 15 frutos previamente colectados y posteriormente se recolectaron las semillas de las excretas. Las semillas de frutos no ingeridos se extrajeron para ser usados como control. Para evaluar si el paso por el tracto digestivo genera diferencias en la germinación de semillas, se realizaron pruebas de Chi-cuadrado (Gotelli & Ellison 2004) utilizando el software BioEstat 5.0 (Ayres et al. 2007). Ambos experimentos de germinación se realizaron en el laboratorio, donde las semillas se colocaron en algodón plisado, por ser un medio más homogéneo que el suelo y para evitar la contaminación por hongos (Figueroa & Castro 2002) dentro de cajas Petri, las que se incubaron en una cámara de germinación iluminadas por 12 horas a una temperatura de 30° C durante el día y 25° C durante la noche y aplicando agua cada 2 ó 3 días para mantener la humedad (Galindo-González et al. 2000).

RESULTADOS

Se acumuló un total de 2400 horas/red y se capturaron 93 individuos de 23 especies de aves frugívoras (véase autorías en AOU 1998) pertenecientes a 10 familias, siendo *Chlorospingus ophthalmicus* (Emberizidae) la especie más capturada (n = 28 individuos). Otras especies frugívoras también fueron observadas, pero por su tamaño y hábitos asociados al dosel no fueron capturados: por ejemplo *Ortalis vetula* (Cracidae), *Trogon collaris* (Trogonidae), *Aulacorhynchus prasinus* (Ramphastidae), *Tityra semifasciata* (Tityridae), *Psilorhinus morio* (Corvidae), *Ptilogonys cinereus* (Ptilogonotidae), *Bombicilla cedrorum* (Bombicillidae) y *Psarocolius montezuma* (Icteridae). Sin embargo, la curva de acumulación (Fig. 1) demostró que se realizó un esfuerzo de muestreo adecuado, ya que las especies de aves capturadas durante el trabajo de campo representaron 80 % y 85 % de las especies esperadas en el área de estudio de acuerdo a los estimadores Chao2 y Bootstrap, respectivamente.

En las excretas se encontró un total de 2699 semillas pertenecientes a 17 especies de las familias de plantas Poaceae, Moraceae, Melastomataceae, Solanaceae, Araceae, Verbenaceae, Ulmaceae y Boraginaceae. La curva de acumulación de las semillas (Fig. 1) mostró que la riqueza observada representó 89

TABLA 1

Especies de aves frugívoras capturadas, número de individuos capturados, afinidad al bosque, estrato en el que centran su actividad, número de semillas ingeridas y número de especies ingeridas.

Frugivorous birds captured, number of individuals captured, forest affinity, forest stratum, number of seeds ingested and number of species ingested.

Especie	Individuos	Afinidad al bosque	Estrato	Total de semillas ingeridas	No. de especies ingeridas
<i>Leptotila verreauxi</i>	1	Baja	Mixto	3	1
<i>Thamnophilus doliatus</i>	2	Media	Sotobosque	15	2
<i>Myiodinastes maculatus</i>	1	Media	Dosel	43	2
<i>Vireo brevipennis</i>	2	Alta	Sotobosque	2	2
<i>Myadestes occidentalis</i>	5	Media	Dosel	111	9
<i>Catharus aurantiirostris</i>	8	Media	Sotobosque	91	3
<i>Catharus occidentalis</i>	6	Media	Sotobosque	86	4
<i>Turdus assimilis</i>	3	Media	Mixto	242	6
<i>Toxostoma longirostre</i>	1	Alta	Sotobosque	57	2
<i>Melanotis caerulescens</i>	2	Alta	Sotobosque	74	5
<i>Coereba flaveola</i>	1	Media	Sotobosque	1	1
<i>Thraupis abbas</i>	1	Media	Mixto	11	3
<i>Cyanerpes cyaneus</i>	3	Media	Mixto	24	3
<i>Saltator maximus</i>	5	Alta	Mixto	316	5
<i>Sporophila torqueola</i>	3	Baja	Sotobosque	28	2
<i>Arremon brunneinucha</i>	2	Alta	Sotobosque	18	2
<i>Atlapetes albinucha</i>	1	Alta	Sotobosque	10	1
<i>Aimophila rufescens</i>	2	Baja	Sotobosque	57	1
<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	26	Media	Mixto	1135	2
<i>Piranga leucoptera</i>	2	Media	Mixto	16	2
<i>Cyanocompsa parellina</i>	1	Media	Sotobosque	3	1
<i>Aimophila rufescens</i>	2	Baja	Sotobosque	57	1
<i>Euphonia hirundinacea</i>	10	Media	Dosel	334	5
<i>Euphonia elegantissima</i>	1	Media	Dosel	21	1

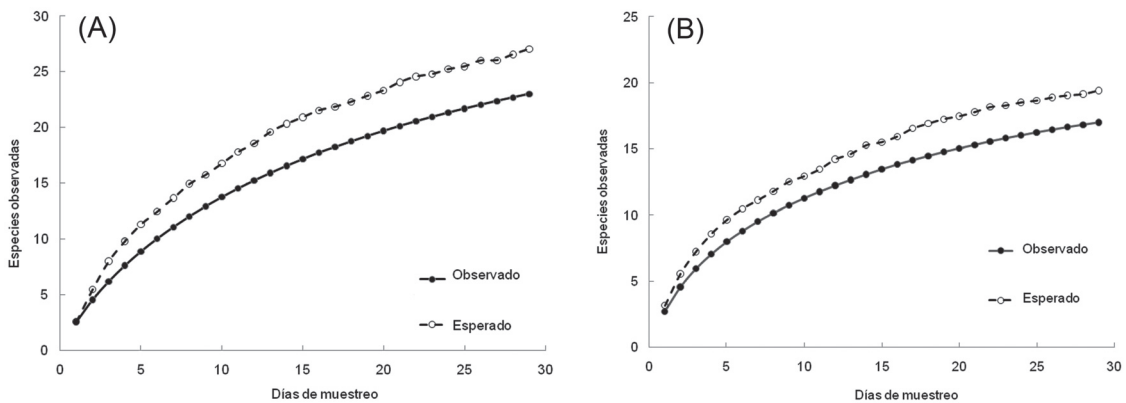


Fig. 1: (A) Curvas de acumulación de especies bajo el estimador de Bootstrap para aves frugívoras capturadas, y (B) riqueza de plantas observadas a través de las semillas obtenidas en las excretas de las aves.

(A) Species accumulation curves under the bootstrap estimator for captured frugivorous birds, and (B) number of plants species observed from seeds in fecal samples.

% y 87 % de las especies esperadas en el área de estudio de acuerdo a los estimadores Chao2 y Bootstrap, respectivamente (solo se muestra el último), por lo que consideramos que durante el tiempo que se realizó el estudio, las excretas recolectadas representaron adecuadamente las especies de semillas que pueden ser dispersadas por las diferentes especies de aves analizadas.

No se encontraron diferencias significativas en la abundancia y la riqueza de semillas encontradas en las excretas con relación al factor estrato del bosque (abundancia $H_{11} = 0.732$, $P = 0.392$; riqueza $H_{11} = 2.23$, $P = 0.32$), ni con relación al factor afinidad al bosque (abundancia $H_{11} = 0.762$, $P = 0.683$; riqueza $H_{11} = 3.07$, $P = 0.21$). Asimismo, no se observó una correlación significativa entre el tamaño de las semillas ingeridas con respecto a la altura ($r = 0.417$, $P = 0.392$, $gl = 2$) y el ancho ($r = 0.088$, $P = 0.854$, $gl = 2$) del pico de las aves. Sin embargo, es de interés mencionar que sí se observó una correlación significativa para el caso del tamaño de las semillas con relación a la longitud del pico medido desde la base ($r = 0.281$, $P = 0.001$, $gl = 2$) y desde el nostrilo ($r = 0.222$, $P = 0.011$, $gl = 2$).

En cuanto a la ingesta de las semillas, 17 especies de aves consumieron más de una especie de semilla, pero *Myadestes occidentalis* resultó la especie de ave que mostró el mayor número (9), seguida de *Turdus assimilis* (6) y *Euphonia hirundinacea* (5). En contraste, *Leptotila verreauxi*, *Buarremon albinucha*, *Aimophila rufescens* y *Euphonia elegantissima*

presentaron semillas de solo una especie de planta. Por otra parte, dependiendo de la especie de ave y de semilla, se observó una variación en la abundancia de semillas por excreta, aunque en promedio se encontraron 117 semillas por especie de ave. *Myadestes occidentalis* fue la especie de ave con el mayor índice de diversidad de semillas ($H' = 1.78$) seguido en orden descendente de *Catharus occidentalis* ($H' = 1.33$), *Euphonia hirundinacea* ($H' = 0.92$), *Chlorospingus ophthalmicus* ($H' = 0.63$), *Saltator maximus* ($H' = 0.47$) y *Catharus aurantiirostris* ($H' = 0.45$). Es importante mencionar que la prueba de aleatorización de Solow mostró diferencias significativas entre todos los índices de diversidad de las especies de aves, excepto entre *Catharus aurantiirostris* y *Saltator maximus* (Tabla 2).

Por otra parte, el primer experimento de germinación mostró que el 59 % de las especies de semillas germinó después de haber pasado a través del tracto digestivo en 78 % de las especies de aves. Para el segundo experimento de germinación se capturaron 35 individuos de nueve especies de aves, de las cuales cuatro presentaron casos de germinación repartidos en 25 individuos y las cinco especies restantes (*Cyanerpes cyaneus*, *Coereba flaveola*, *Catharus aurantiirostris*, *Melanotis caerulescens* y *Atlapetes albinucha*) no presentaron germinación en ninguno de los tratamientos. Los resultados mostraron una diferencia significativa en el número de semillas germinadas ingeridas por las aves en

TABLA 2

Análisis de aleatorización (Solow 1993) que muestra los valores absolutos de δ así como su significancia estadística al comparar los índices de diversidad de semillas de Shannon-Weaver entre las seis especies de aves más capturadas.

Analysis of randomization (Solow 1993) showing the absolute values of δ , as well as the statistical significance when comparing the Shannon-Weaver diversity indexes among the six more captured birds.

	<i>Saltator maximus</i>	<i>Catharus aurantiirostris</i>	<i>Catharus occidentalis</i>	<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	<i>Euphonia hirundinacea</i>
<i>Catharus aurantiirostris</i>	0.065				
<i>Catharus occidentalis</i>	0.863**	0.928**			
<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	0.159**	0.225**	0.703**		
<i>Euphonia hirundinacea</i>	0.45**	0.516**	0.412*	0.291**	
<i>Myadestes occidentalis</i>	1.316**	1.381**	0.453*	1.156**	0.865**

* $P < 0.05$; ** $P < 0.001$

su conjunto, en comparación con las semillas germinadas que fueron extraídas directamente del fruto ($X^2 = 29.67$, $P = 0.0001$). Al considerar este mismo análisis por especie, se encontraron diferencias significativas solo en *Arremon brunneinucha* ($X^2 = 26.58$, $P = 0.0001$).

DISCUSIÓN

La riqueza de las aves frugívoras encontradas en este estudio fue de 23 especies, que en comparación con la riqueza presente en otros bosques de la Sierra Madre Oriental, relativamente bien conservados como Tlanchinol, Hidalgo (36 especies; Martínez-Morales 2007) o Zacapoaxtla, Puebla (38 especies; Villa-Bonilla et al. 2009), sugiere que a pesar de las diferencias en el estado de conservación de cada sitio, el área de estudio aún conserva una proporción de especies relativamente elevada; como lo demuestra la curva de acumulación de especies, donde el número de aves capturadas del gremio frugívoras representa una proporción importante con respecto al total de especies en la localidad y donde la tendencia fue el registro de una nueva especie por día de muestreo. Sin embargo, las especies observadas no alcanzaron la asíntota probablemente debido a otros factores, tales como el método de captura, el cual se enfocó en especies de tamaño medio y menor y asociadas generalmente a estratos medios o de sotobosque, por lo que las especies frugívoras de gran tamaño del dosel no fueron capturadas (e.g., *Ortalis vetula*, *Psilorhinus morio*, *Psarocolius montezuma*). Por otro lado, existen cambios en las comunidades avifaunísticas a través del tiempo que modifican su representatividad en ciertas estaciones del año (Begon et al. 2006), como sucedió en este estudio, ya que a medida que el trabajo de campo se prolongó, disminuyó la captura de aves frugívoras y se incrementó la captura de aves migratorias insectívoras. Este cambio en la estacionalidad se marcó por el término en la temporada de fructificación para muchas de las especies de plantas, lo que quizá haya propiciado a su vez una posible migración altitudinal o movimientos locales de algunas especies de aves.

Las curvas de acumulación de las semillas, al igual que la de las aves, tampoco alcanzaron la asíntota con base en los estimadores usados,

probablemente por la diferencia temporal en los tiempos de fructificación. A pesar de que en este estudio no se analizó la oferta potencial de recursos, es decir, la disponibilidad de frutos, con base en la riqueza observada (con más del 85 % de especies esperadas bajo ambos estimadores), consideramos que se obtuvo una representación adecuada durante los meses del muestreo de las semillas dispersadas por las aves analizadas. Los análisis de las excretas mostraron que la planta más consumida por el 78 % de las aves, fue el arbusto leñoso *Conostegia xalapensis* que pertenece a la familia Melastomataceae que ha sido frecuentemente registrada en las excretas de aves analizadas en otros estudios (e.g., Gorchoy et al. 1993). Este arbusto, a pesar que no se considera una especie de la vegetación primaria del BMM, al ser dispersada en zonas abiertas donde predominan los pastos, facilita, mediante la modificación de las condiciones del microhábitat, la llegada de otras especies de etapas sucesionales posteriores, por lo que se considera de gran importancia en la restauración pasiva de zonas deforestadas y abiertas (Almeda 1993, Puebla-Olivares & Winker 2004). Además, por encontrarse en zonas abiertas, esta especie también puede ser dispersada por aves de poca y mediana afinidad al bosque, ya que al servir de percha se facilita la dispersión de otras semillas provenientes del bosque. De este modo, funcionan como núcleo de establecimiento de especies durante la sucesión secundaria (Guevara et al. 1986, Barrantes & Pereira 2002). Otra especie que fue muy abundante en las excretas fue *Miconia mexicana* (Melastomataceae), la cual también es una especie perteneciente a los primeros estadios sucesionales.

Las diferencias significativas observadas en los índices de diversidad de semillas ingeridas entre las seis especies de aves de diferentes estratos arbóreos y de diferente afinidad al BMM (Tabla 2), sugieren que las aves están dispersando diferencialmente las especies vegetales, lo cual es particularmente notorio a través de la elevada diversidad de semillas obtenida en aves de afinidad media al bosque (Tabla 1); Barrantes & Pereira (2002) también documentaron en Costa Rica una dispersión diferencial de semillas entre especies de diferentes afinidades al bosque, en especial las de afinidad media. En este sentido,

en las excretas de la especie con una mayor tasa de captura (*Chlorospingus ophthalmicus*) solo se encontraron dos especies de plantas y ambas germinaron (*Conostegia xalapensis* y *Miconia mexicana*, en mayor proporción la primera), lo que consideramos una preferencia al consumo de sus frutos. Otras especies frecuentemente capturadas fueron *Euphonia hirundinacea* y *Myadestes occidentalis*, la primera de ellas consumió cinco especies de plantas, de las cuales cuatro germinaron, y la segunda consumió nueve, de las cuales cinco germinaron. Además, otras especies de aves que presentaron una alta riqueza de semillas en sus excretas fueron *Melanotis caerulescens* y *Saltator maximus*, las cuales consumieron cinco especies de plantas, germinando dos y cuatro de ellas, respectivamente.

A pesar de que se han realizado pocos estudios sobre frugivoría y dispersión de semillas en BMM, nuestros resultados sugieren que las aves en general son potencialmente importantes en la restauración del bosque, ya que permiten la dispersión de semillas tanto en áreas abiertas como en los bordes del bosque, como se ha reportado en otros estudios (Guevara et al. 1986, Jansen 2005). Se ha documentado que la dispersión por aves de frutos grandes de plantas de condición sucesional intermedia o tardía, es dependiente del arreglo del paisaje y de la disponibilidad temporal y espacial de los recursos (Zamora et al. 2010). En el presente estudio, las aves dispersaron semillas pequeñas de especies pioneras o tempranas que en general no tienen problemas con su regeneración, Loiselle (1990) documentó en un sitio en regeneración (5-10 años de abandono) en Costa Rica, que las aves dispersaban principalmente especies pioneras de los géneros *Conostegia*, *Miconia* y *Piper*.

En el sitio de estudio hay áreas extensas dominadas por un pasto exótico monodominante (*Cynodon plectostachyus*) y otras por el helecho *Pteridium aquilinum*. En estas áreas solo las especies de árboles y arbustos pioneras o tempranas, pueden competir eficientemente con las especies dominantes de pastos y helechos para desencadenar procesos de recuperación o restauración pasiva más efectivos, donde el papel de las aves como dispersoras de semillas de especies pioneras es muy importante, aunque aún es necesario conocer el papel relativo en la regeneración del bosque de otros agentes

de dispersión, como lo son los mamíferos o el viento.

Las diferencias observadas en la diversidad de semillas dispersadas entre las especies de aves, podrían además estar influenciadas por el estado de conservación de los BMM, es decir, que las posibles variaciones en los estadios sucesionales, así como las diferencias en el tamaño de los fragmentos, podrían ser determinantes en la diversidad tanto de aves como de plantas (Horvitz & Schemske 1986, Murray 1986, Graham et al. 2002, Figueroa et al. 2009). Además, características como el tamaño de las aves dispersoras (pequeñas vs. grandes) o el microhábitat de deposición de las semillas, han probado ser factores determinantes en la efectividad de dispersión, ya que aves grandes pueden dispersar selectivamente semillas en microhábitats abiertos, mientras que las de tamaño pequeño contribuyen a la lluvia de semillas bajo el dosel y microhábitats cerrados (Jordano et al. 2007).

Por otro lado, si bien es cierto que en el caso de la depredación de semillas, el tamaño de las mismas es un factor sujeto a selección, ya que las semillas grandes son recursos alimenticios activamente buscados por depredadores (entre ellos aves) incluso a bajas abundancias (Celis-Diez et al. 2004); en lo referente a la dispersión, las aves consumen diversos tipos de frutos, y su tamaño y el de sus semillas influye en gran medida para su dispersión, ya que frutos de cierto tamaño serán ingeridos completamente por las aves cuando la apertura del pico se lo permite, o alternativamente los frutos grandes podrían ser solo picados para extraer la pulpa cuando la apertura del pico no se lo permite. En general, en los neotrópicos las plantas que son dispersadas por una gran variedad de aves (dispersión generalizada) producen frutos con una gran cantidad de semillas pequeñas y pulpa con poco contenido de energía, lo cual es característico de especies pioneras (Snow 1981, Stapanian 1982) como es el caso de *Conostegia xalapensis* (Puebla-Olivares & Winker 2004). En este estudio no se encontró una relación significativa entre el tamaño de la semilla y el tamaño de la ranfoteca, lo que sugiere que las especies de aves evaluadas tienen un tamaño de pico adecuado para utilizar un amplio espectro de frutos y que probablemente los seleccionan de acuerdo a la disponibilidad

temporal, al contenido energético y/o al tipo de pulpa (Yoshikawa et al. 2009); solo en el caso de la longitud del pico (medida desde la base y los nostrilos) se encontró una relación significativa, esto podría deberse a que picos más largos podrían estar permitiendo una mayor apertura e ingestión de semillas de mayor tamaño, es decir, que lo anterior puede deberse al hecho de que las aves estudiadas son frugívoros generalistas que dispersan plantas pioneras que son consumidas por una gran variedad de especies de aves. Es necesario, sin embargo, continuar con estudios en los BMM encaminados al análisis de las estrategias de forrajeo, para determinar si las aves seleccionan los frutos de acuerdo al tamaño total del mismo, a la riqueza energética de la pulpa, al número de semillas o al tamaño de las mismas, ya que pueden o no ser ingeridas por unas u otras especies de aves, dependiendo de sus estrategias de forrajeo (Levey 1987, Jordano et al. 2007).

En lo que se refiere a la germinación, el primer experimento mostró un importante porcentaje de semillas que lograron germinar (59 % de las especies germinó en el 78 % de las especies de aves). Debido a este alto porcentaje de germinación se sugiere que las aves son básicamente dispersoras y no depredadoras de semillas, apoyando nuestra hipótesis planteada. A pesar de que se encontraron casos de nula germinación de las semillas ingeridas (e.g., *Leptotila verreauxi*, *Buarremon albinucha* y *Euphonia elegantissima*), no puede hacerse ninguna inferencia de ellas debido a la escasez de muestras tanto de estas aves como de las semillas contenidas en sus excretas.

El segundo experimento, enfocado al efecto de la ingesta de aves sobre la germinación de semillas de *Conostegia xalapensis*, mostró un bajo número de semillas germinadas, independientemente del tratamiento en comparación con el porcentaje de germinación de esta misma especie vegetal durante la primera temporada del estudio, la cual fue la que más proporción de germinación presentó en comparación con las otras semillas. Una posible causa de la inviabilidad de las semillas durante la segunda etapa pudo haber sido la existencia de una mayor e intensa precipitación (en comparación con el año anterior) y, por consiguiente, una alteración en los tiempos de fructificación en la zona

durante el año 2010. Otra posibilidad es que las alteraciones climatológicas produjeran semillas que permanecieran en un estado de latencia, ya que la fenología de las plantas es fuertemente controlada por el clima (Gordo 2010). A pesar de ello, los resultados sugieren que el paso de las semillas a través del tracto digestivo de las aves sí está favoreciendo la proporción de germinación, ya que el análisis entre los dos tratamientos, considerando a las aves en su conjunto, mostraron diferencias significativas, al igual que lo observado para *Arremon brunneinucha*, al considerar este mismo análisis por especie. Sin embargo, es necesario continuar con este tipo de análisis durante varios años e incluir, además de otras especies de plantas, un análisis de la velocidad de germinación, que también podría aportar información sobre el efecto en la germinación de las semillas debido a la ingesta por aves.

Con respecto a la hipótesis de este estudio podemos concluir que en el pastizal de cuatro años de regeneración, conforme a lo esperado, las aves capturadas se encuentran dispersando especies ornitocóras pioneras, lo cual indica que están contribuyendo a la restauración pasiva del sitio. Muñoz-Castro et al. (2006, 2011) estudiaron una cronosecuencia de pastizales en el centro de Veracruz y encontraron que para que las especies primarias dispersadas por aves aparezcan en la sucesión, es necesaria la previa colonización de especies pioneras de rápido crecimiento que son facilitadoras de germinación y establecimiento de otras especies de plantas, ya que conforman suficientes perchas y generan la conectividad necesaria para que otras aves frugívoras, propias de bosques maduros y que dispersan especies primarias, perchen y utilicen los potreros abandonados. Debido al poco tiempo de abandono del sitio (cuatro años), posiblemente aún se encuentre en una fase de reclutamiento de especies pioneras que pueden competir con el pasto exótico y los helechos invasores que dominan muchas áreas (Ortega-Pieck et al. 2011); sin embargo, se espera que con el paso del tiempo se generen las condiciones para que se dé el reemplazo florístico, en el cual las aves también podrían tener un papel relevante. De aquí surge la importancia de realizar estudios a largo plazo para monitorear los posibles cambios en la composición tanto florística como

avifaunística, así como evaluar la actividad de estas últimas como dispersoras en nuevas etapas sucesionales.

AGRADECIMIENTOS: Agradecemos a Coro Arizmendi, Vinicio Sosa, Eduardo Pineda y a dos revisores anónimos por las observaciones y sugerencias al manuscrito. A Romeo Saldaña, Beatriz Montes, Ricardo Madrigal, Santiago Sinaca, Aline Ortega, Guadalupe Martínez y Gerardo Arceo por su ayuda durante el trabajo de campo. Alan y Paula Wright por brindar las facilidades para realizar este estudio en su propiedad. El apoyo financiero fue otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Ciencia Básica No. 11084).

LITERATURA CITADA

- ALAMEDA F (1993) Familia Melastomataceae. Flora del bajo y de regiones adyacentes. Centro Regional del Bajo, Instituto de Ecología, A. C. México.
- ÁLVAREZ-AQUINO C, G WILLIAMS-LINERA & AC NEWTON (2004) Experimental native tree seedling establishment for the restoration of a Mexican cloud forest. *Restoration Ecology* 12: 412-418.
- AMERICAN ORNITHOLOGISTS' UNION (AOU) (1998) Check list of North American birds. 7th edition. American Ornithologists' Union, Washington DC.
- AMICO GC & MA AIZEN (2005) Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿Quién dispersa a quién? *Ecología Austral (Argentina)* 15: 89-100.
- AYRES M, M AYRES JR, D LIMA & A SANTOS (2007) BioEstat. Aplicacoes estatísticas em ciencias biológicas e medicina. Belém, Sociedade Civil Mamirauá, Brasília DF.
- BARNEA A, Y YOM-TOV & J FRIEDMAN (1990) Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos* 57: 222-228.
- BARRANTES G & A PEREIRA (2002) Seed dissemination by frugivorous birds from forest fragments to adjacent pastures on the western slope of Volcán Barva, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 50: 569-575.
- BEGON M, CR TOWNSEND & JL HARPER (2006) Ecology from individuals to ecosystems. Fourth edition. Blackwell Publishing, Londres, UK.
- BUBB P, I MAY, L MILES & J SAYER (2004) Cloud forest agenda. UNEP-WCMC, Cambridge, UK. (en línea) URL: <http://www.unep-wcmc.org/resources/publications/UNEP-WCMC-bio-series/20.htm> (accedido abril 3, 2011).
- BUCKLEY YM, S ANDERSON, CP CATTERALL, RT CORLETT, T ENGEL et al. (2006) Management of plant invasions mediated by frugivore interactions. *Journal of Applied Ecology* 43: 848-857.
- CARDOSO JM, C UHL & G MURRAY (1996) Plant succession, landscape management and the ecology of frugivorous birds in abandoned Amazonian pastures. *Conservation Biology* 10: 491-503.
- CELIS-DIEZ JL, RO BUSTAMANTE & RA VÁSQUEZ (2004) Assessing frequency-dependent seed size selection: A field experiment. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 307-312.
- CHALLENGER A (1998) Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México, DF.
- CHALLENGER A & R DIRZO (2009) Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En: Dirzo R, R González & IJ March (eds) *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio: 37-73. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México, DF.
- CHAO A (1984) Nonparametric estimation of the number of classes in a population, *Scandinavian Journal of Statistics* 11: 256-270.
- CHAZDON RL, RK COLWELL, JS DENSLOW & M GUARIGUATA (1998) Statistical estimation of species richness of woody regeneration in primary and secondary rainforest of northeastern Costa Rica. En: Dallmeier F & J Comisky (eds) *Forest biodiversity in North, Central, and South America and the Caribbean: 185-309*. Research and monitoring. Parthenon, Paris.
- COLWELL RK (2005) Estimates: Statistical of species richness and shared species from samples. Versión 7.5. URL: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> (accedido Diciembre 12, 2010).
- COLWELL RK & JA CODDINGTON (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 345: 101-118.
- CORLETT RT (1998) Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biological Reviews* 73: 413-448.
- FIGUEROA JA & SA CASTRO (2002) Effects of bird ingestion on seed germination of four woody species of the temperate rainforest of Chiloé Island, Chile. *Plant Ecology* 160: 17-23.
- FIGUEROA-ESQUIVEL E, F PUEBLA-OLIVARES, H GODÍNEZ-ÁLVAREZ & J NÚÑEZ-FARFÁN (2009) Seed dispersal effectiveness by understory birds on *Dendropanax arboreus* in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* 18: 3357-3365.
- FINK RD, CA LINDELL, EB MORRISON, RA ZAHAWI & KD HOLL (2008) Patch size and tree species influence the number and duration of bird visits in forest restoration plots in Southern Costa Rica. *Restoration Ecology* 17: 479-486.
- GALINDO-GONZÁLEZ J (1998) Dispersión de semillas por murciélagos: Su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana (México)* 73: 57-74.
- GALINDO-GONZÁLEZ J, S GUEVARA & VJ SOSA (2000) Bat and bird generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology* 14: 1693-1703.
- GALINDO-GONZÁLEZ J, G VÁZQUEZ, R SALDAÑA & J HERNÁNDEZ (2009) A more efficient technique to collect seed dispersed by bats. *Journal of Tropical Ecology* 25: 205-209.
- GÓMEZ-POMPA A (1971) Posible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica* 3: 125-135.
- GORCHOV DL, F CORNEJO, C ASCORRA & M JARAMILLO (1993) The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 108: 339-349.

- GORCHOV DL, F CORNEJO, C ASCORRA & M JARAMILLO (1995) Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos* 74: 235-250.
- GORDO OJ & J SANZ (2010) Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology* 16: 1082-1106.
- GOTELLI NJ & AM ELLISON (2004) A primer of ecological statistics. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland, MA.
- GRAHAM C, JE 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.
- GUEVARA S, SE PURATA & E VAN DER MAAREL (1986) The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 77-84.
- HERNÁNDEZ-BAÑOS B, AT PETERSON, A NAVARRO-SIGÜENZA & P ESCALANTE (1995) Bird faunas of the humid montane forests of Mesoamerica: Biogeographic patterns and priorities for conservation. *Bird Conservation International* 5: 251-277.
- HOBBS RJ & JA HARRIS (2001) Restoration ecology: Repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* 9: 239-246.
- HOLL KD, ME LOIK, EH LIN & IA SAMUELS (2000) Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8: 339-349.
- HOLL KD (2002) Effect of shrubs on tree seedling establishment in an abandoned tropical pasture. *Journal of Ecology* 90: 179-187.
- HORVITZ CC & DW SCHEMSKE (1986) Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: A model of population and patch dynamics. En: Estrada A & TH Fleming (eds) *Frugivores and seed dispersal*: 169-186. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- HOWE HF (1977) Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58: 539-550.
- HOWELL SNG & S WEBB (1995) A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, New York.
- JACKSON LL, N LOPOUKHINE & D HILLYARD (1995) Ecological restoration: A definition and comments. *Restoration Ecology* 3: 71-75.
- JANSEN A (2005) Avian use of restoration plantings along a creek linking rainforest patches on the Atherton Tablelands, North Queensland. *Restoration Ecology* 2: 275-283.
- JORDANO P, C GARCÍA, JA GODOY & JL GARCÍA-CASTAÑO (2007) Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 3278-3282.
- KRUSKAL WH & WA WALLIS (1952) Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association* 47: 583-621.
- LEVEY D (1987) Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist* 129: 471-485.
- LOISELLE BA (1990) Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: Importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.
- LONGINO JT & RK COLWELL (1997) Biodiversity assessment using structured inventory: Capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications* 7: 1263-1277.
- LOZADA T, GHJ DE KONING, R MARCHÉ, A KLEIN & T TSCHARNTKE (2007) Tree recovery and seed dispersal by birds: Comparing Forest, agroforestry and abandoned agroforestry in coastal Ecuador. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 131-140.
- LUNA I, O ALCÁNTARA, D ESPINOSA & J MORRONE (1999) Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26: 1299-1305.
- MARTÍNEZ-MORALES MA (2007) Avifauna del bosque mesófilo de montaña del noreste de Hidalgo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 149-162.
- MORENO CE (2001) Métodos para medir la biodiversidad. M & T Manuales y Tesis SEA, Vol. 1, Zaragoza.
- MUÑIZ-CASTRO MA, G WILLIAMS-LINERA & JMR BENAYAS (2006) Distance effect from cloud forest fragments on plant community structure in abandoned pastures in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 22: 431-440.
- MUÑIZ-CASTRO MA, G WILLIAMS-LINERA & M MARTÍNEZ-RAMOS (2011) Dispersal mode, shade tolerance, and phytogeographical affinity of tree species during secondary succession in tropical montane cloud forest. *Plant Ecology* 213: 339-353.
- MURRAY KG (1986) Consequences of seed dispersal for gap-dependent plants: Relationships between seed shadows, germination requirements, and forest dynamic processes. En: Estrada A & TH Fleming (eds) *Frugivores and seed dispersal*: 187-198. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- NAVARRO-SIGÜENZA AG & H BENÍTEZ (1993) Patrones de riqueza y endemismo de las aves. *Ciencias (No. Especial) (México)* 7: 5-54.
- ORTEGA-PIECK A, F LÓPEZ-BARRERA, N RAMÍREZ-MARCIAL & JG GARCÍA-FRANCO (2011) Early seedling establishment of two tropical montane cloud forest tree species: The role of native and exotic grasses. *Forest Ecology and Management* 261: 1336-1343.
- PUEBLA-OLIVARES F & K WINKER (2004) Dieta y dispersión de semillas por dos especies de Tangara (*Habia*) en dos tipos de vegetación en los Tuxtlas, Veracruz, México. *Ornitología Neotropical* 15: 1-12.
- RALPH CJ, GR GEUPEL, P PYLE, TE MARTIN, DF DESANTE & B MILÁ (1996) Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical Report PSW-GTR-159. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Albany, CA.
- RODRÍGUEZ-PÉREZ J, N RIERA & A TRAVESET (2005) Effect of seed passage through birds and lizards on emergence rate of Mediterranean species: Differences between natural and controlled conditions. *Functional Ecology* 19: 699-706.
- SALVANDE M, JA FIGUEROA, JA ARMESTO (2011) Quantity component of the effectiveness of seed dispersal by birds in the temperate rainforest of Chiloé, Chile. *Bosque* 32: 39-45.
- SEABY RM & PA HENDERSON (2006) Species diversity and richness. Version 4. Pisces Conservation Ltd., Lymington, UK.
- SHANNON CE & W WEAVER (1949) The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, IL.

- SLOCUM MG, TM AIDE, JK ZIMMERMAN & L NAVARRO (2006) A strategy for restoration of montane forest in anthropogenic fern thickets in the Dominican Republic. *Restoration Ecology* 14: 526-536.
- SOLOW AR (1993) A simple test for change in community structure. *Journal of Animal Ecology* 62: 191-193.
- SPSS (2005) SPSS for Windows release 14.0. SPSS, Inc., Chicago, USA.
- SNOW DW (1981) Tropical frugivorous birds and their food plants. A world survey. *Biotropica* 13:1-14.
- STAPANIAN AM (1982) Evolution of fruiting strategies among fleshy-fruited plants of eastern Kansas. *Ecology* 63:1422-1431.
- STOTZ DF, JW FITZPATRICK, TA PARKER III & DK MOSKOVITS (1996) Neotropical birds: Ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago, Illinois
- TOLEDO-ACEVES T, JA MEAVE, M GONZÁLEZ-ESPINOSA (2011) Tropical montane cloud forest: Threats and opportunities for their conservation and sustainable management in Mexico. *Journal of Environmental Management* 92: 974-981.
- VANDERMEER J (1990) Regeneración inicial en una selva tropical en la costa caribeña de Nicaragua después del huracán Juana. *Revista de Biología Tropical* 38: 347-359.
- VILLA-BONILLA B, O ROJAS-SOTO, AG COLODNER-CHAMUDIS & C TEJEDA-CRUZ (2008) Inventarios municipales de avifauna y su aplicación a la conservación: El caso de Zacapoaxtla, Puebla, México. *Ornitología Neotropical* 19: 531-551.
- WHEELWRIGHT N, W HABER, G MURRAY & C GUINDON (1984) Tropical fruit-eating birds and their food plants: A survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16: 173-192.
- WILMS JJA & M KAPPELLE (2006) Frugivorous birds, habitat preference and seed dispersal in a fragmented Costa Rican montane oak forest landscape. En: Kappelle M (ed) *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forest: 309-324*. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin.
- WUNDERLEE JM (1997) The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235.
- YAGIHASHI T, M HAYASHIDA & T MIYAMOTO (1999) Effects of bird ingestion on seed germination of two *Prunus* species with different fruit-ripening seasons. *Ecological Research* 14: 71-76.
- YOSHIKAWA T, Y ISAGI & K KIKUZAWA (2009) Relationships between bird-dispersed plants and avian fruit consumers with different feeding strategies in Japan. *Ecological Restoration* 24: 1301-1311.
- ZAMORA R, JA HODAR, L MATÍAS & I MENDOZA (2010) Positive adjacency effects mediated by seed disperser birds in pine plantations. *Ecological Applications* 20: 1053-1060.

Editor Asociado: Javier Figueroa

Recibido el 23 de mayo de 2011; aceptado el 10 de febrero de 2012