

DIETA Y DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR DOS ESPECIES DE TANGARA (*HABIA*) EN DOS TIPOS DE VEGETACIÓN EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO

Fernando Puebla-Olivares¹ & Kevin Winker²

¹Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-399, México D.F. 04510, México.
E-mail: fernandopuebla@hotmail.com

²University of Alaska Museum, 907 Yukon Drive, Fairbanks, Alaska 99775, USA.
E-mail: ffksw@uaf.edu

Abstract. – Diet and seed dispersal in two species of tanagers (*Habia*) from two types of vegetation in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. – Fecal samples from mist-netted birds were used to determine the diet of the Red-throated (*Habia fuscicauda*) and Red-crowned (*H. rubica*) ant-tanagers in secondary vegetation and rain forest. The diet of both species is comprised mainly of various fruit species (65.9% and 66.6%) with animal prey making up a minor proportion (24.1% and 21.2%). Both species are considered dietary generalists and opportunists. In Los Tuxtlas, their diets are remarkably similar. The two species occur with equal frequency in the two types of studied vegetation and disperse seeds of several species of plant pioneers. These seeds are of great importance in the formation of seed banks that permit the development of secondary vegetation and, in the long run, the regeneration of the rainforest.

Resumen. – La dieta y dispersión de semillas fue estudiada en dos especies de tangaras (*Habia*) en dos tipos de vegetación en Los Tuxtlas, Veracruz, México. Muestras fecales de aves capturadas con redes de niebla se usaron para determinar la dieta de la Tangara Hormiguera Gorjiroja (*Habia fuscicauda*) y de la Tangara Hormiguera Coroniroja (*H. rubica*) en vegetación secundaria y selva primaria. Las dietas de ambas especies se constituyen principalmente de varias especies de frutos (65,9% y 66,6%) y una proporción menor de presas animales (24,1% y 21,2%). Ambas especies de tangara se consideran aves generalistas y oportunistas en cuanto a su alimentación. En Los Tuxtlas, sus dietas son remarcablemente similares. Las dos especies ocurren con igual frecuencia en los dos tipos de vegetación estudiados y dispersan semillas de varias especies de plantas pioneras. Estas semillas son de gran importancia en la formación de bancos de semillas que permiten el desarrollo de vegetación secundaria y, a largo plazo, la regeneración de la selva primaria. Aceptado el 29 de Julio de 2003.

Key words: Diet, seed dispersal, fecal samples, *Habia fuscicauda*, *Habia rubica*, Thraupidae, Los Tuxtlas, México.

INTRODUCCIÓN

Las aves juegan diferentes papeles en los bosques tropicales, ya sea como herbívoros, depredadores, competidores o presas. También son un componente importante en los patrones de flujo de energía y participan en

varias interacciones biológicas con otros componentes de sus ecosistemas (Howe 1977, Kantak 1979, Snow 1981). Como depredadores, hay evidencia que en bosques templados las aves se alimentan de gran variedad de insectos herbívoros, reduciendo significativamente su número, aunque su efectividad

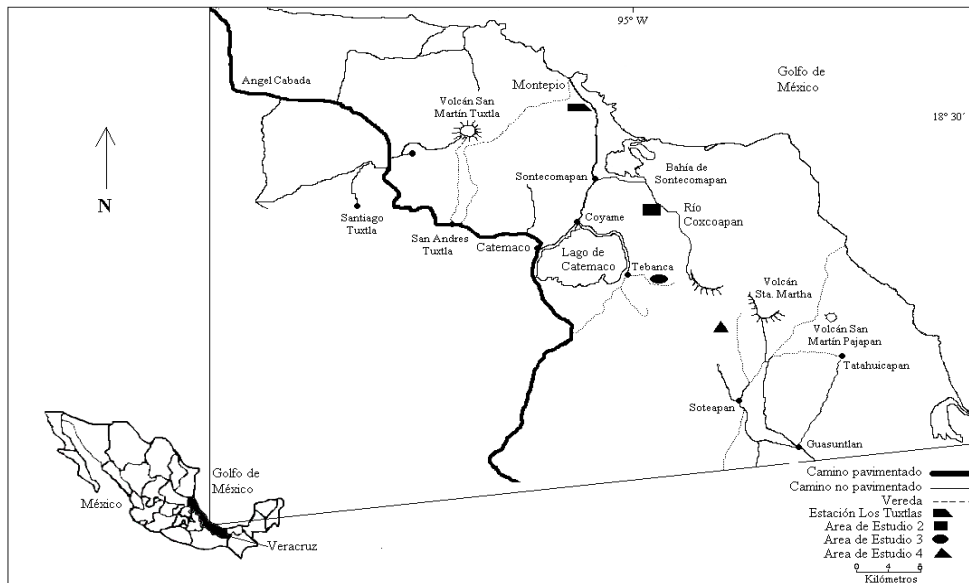


FIG. 1. Localización del área de estudio.

para controlar grandes surgimientos de los mismos es limitada (Holmes 1990). Sin embargo, para las regiones tropicales se carece en gran medida de datos sobre el consumo de insectos por aves. Por otra parte, se ha demostrado que la dispersión de semillas por aves es de gran importancia para una gran variedad de plantas tropicales (Estrada & Fleming 1986, Fleming & Estrada 1993).

En los Neotrópicos, las tangaras (Thraupidae) constituyen un porcentaje importante de la avifauna y algunas especies son frugívoras u omnívoras (Isler & Isler 1987). Debido a que se considera que la alimentación de las aves es uno de los parámetros más importantes, cuyo estudio contribuye directa o indirectamente a entender sus interacciones con la comunidad ecológica en que viven (Morse 1990, Smith & Rotenberry 1990), el estudio de la alimentación de las tangaras puede aportar información para inferir el funcionamiento de su ecosistema.

En la región de los Tuxtlas, Veracruz, México, la Tangara Hormiguera Gorjiroja (*Habia fuscicauda*) y la Tangara Hormiguera Coroniroja (*H. rubica*) son especies bastante comunes, pero poco se conoce sobre su historia de vida. Así que bajo la hipótesis de que, a medida que se destruye el hábitat original (selva alta), las áreas de vegetación secundaria (acahuales) adquieren mayor importancia para las aves, en este trabajo, mediante la revisión de restos fecales, se documenta cuantitativamente sus dietas para responder las siguientes preguntas: ¿estas tangaras ocurren con mayor frecuencia en alguno de los dos tipos de vegetación?, si es así, ¿su dieta es diferente en cada uno de ellos?, si consumen frutos, ¿cuáles son las especies de plantas de selva alta que estas especies de aves pueden potencialmente dispersar en áreas de vegetación secundaria?, ¿estas tangaras pueden contribuir en la regeneración de la vegetación primaria?

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó 200 m al sur de la “Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas” (18°34'30"N, 95°4'20" W, 100–200 m s.n.m.) y cerca de los ejidos de Tebanca, López Mateos y Benigno Mendoza en Los Tuxtlas, Veracruz, México (Fig. 1). La región de Los Tuxtlas se ubica al sureste de la ciudad de Veracruz y corresponde a la parte montañosa más oriental del Eje Volcánico Transversal mexicano. Tiene un área aproximada de 42,000 km² y constituye, hacia el noroeste, la zona del volcán San Martín y, hacia el suroeste, la Sierra de Santa Martha. Ambas zonas están separadas por el lago de Catemaco (Ríos-Macbeth 1952, Andrle 1967).

La orografía influye sobre el clima actuando como barrera para el movimiento tierra adentro de las masas de aire provenientes del Golfo de México, lo que ocasiona lluvias más fuertes en las zonas inmediatas a la costa que en las situadas dentro de la región. De Noviembre a Marzo, ocurren sistemas de aire frío provenientes del norte que duran de 2–6 días y que, además de bajar drásticamente la temperatura, aportan cerca del 15% de la precipitación anual (2500–5000 mm); de Marzo a Mayo, ocurre la temporada seca y, de Junio a Noviembre, la temporada de lluvias. La temperatura promedio anual varía de 18 a 22°C, pero, dependiendo de la localidad, la altura y la temporada, se registran temperaturas extremas entre 12 y 35°C (Winker *et al.* 1990).

La vegetación original de Los Tuxtlas es la selva alta perennifolia (Miranda & Hernández 1963) pero otros tipos de vegetación ocurren en la región (Andrle 1967, Gómez-Pompa 1973, Ibarra & Sinaca 1987). Sin embargo, antes de la década de los setenta, la mitad de la vegetación original fue eliminada y, con base en imágenes de satélite y fotos aéreas tomadas antes de la década de los 1990s, se estimaba que sólo quedaba el 15% de la misma (Andrle

1967, Winker *et al.* 1990). Esta deforestación ha causado cambios profundos en la región, ya que gran parte de los lugares abiertos para ganadería y cultivo fueron posteriormente abandonados, formándose parches de vegetación secundaria conocidos como “acahuales”, para los cuales no hay una clasificación debido a los diferentes grupos de especies de plantas que los constituyen y que varían según la localidad y con el paso de los años. Más detalles sobre la estructura de la vegetación en los sitios de estudio y en la Estación de Los Tuxtlas pueden encontrarse en Winker (1995a, 1995b).

MÉTODO

De Septiembre–Noviembre de 1992, la preferencia de las tangaras por algún tipo de vegetación se evaluó mediante la captura y recaptura de ejemplares con 36 redes de niebla colocadas en un área de selva y en un área de acahual, cerca de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”. En este muestreo, las redes se abrieron de 06:30 a 16:00 cuando la lluvia lo permitió. De Enero a Marzo de 1993, la preferencia de hábitat se evaluó muestreando con 13 redes colocadas sobre un sistema de rejilla y durante 260h/red, nueve sitios de selva y nueve de acahual de 1 ha cada uno. Estos sitios se ubicaron cerca de los ejidos de Tebanca, López Mateos y Benigno Mendoza (Fig. 1). Los ejemplares capturados fueron marcados con combinaciones de anillos de colores de material plástico.

Las muestras fecales se obtuvieron sin aplicar lavados intestinales, soluciones salinas, eméticos o alguna sustancia que propiciara la defecación de las aves. Simplemente, los ejemplares capturados se mantuvieron por una hora en bolsas de tela y plástico hasta obtener la muestra fecal, o éstas se obtuvieron al momento de liberar de las redes a los ejemplares capturados, ya que el estrés ocasionado por la manipulación propicia que las aves

TABLA 1. Número de capturas y recapturas de la Tangara Hormiguera Gorjiroja (*Habia fuscicauda*) y de la Tangara Hormiguera Coroniroja (*H. rubica*) en dos tipos de vegetación.

Tipo de vegetación	Tangara Hormiguera Gorjiroja		Tangara Hormiguera Coroniroja	
	Individuos	Recapturas	Individuos	Recapturas
Selva	31	9	24	7
Vegetación secundaria	26	6	28	6
Total de capturas	57	15	52	15

defequen. Las muestras fecales se preservaron con alcohol al 70% en frascos de plástico y fueron posteriormente examinados bajo un microscopio estereoscópico. Los frutos consumidos fueron determinados por comparación con los de la colección de semillas y frutos de la Estación Los Tuxtlas. Los fragmentos de animales, insectos principalmente, fueron determinados mediante Borror *et al.* (1981) y con ayuda de entomólogos.

Se construyeron curvas de acumulación utilizando los alimentos importantes (se consideró importante a un alimento si ocurrió en al menos cinco restos fecales), las cuales se ajustaron con el modelo $Al(Rf) = Al_{\frac{1}{2}}[1 - e^{-k(Rf + Al_{\frac{1}{2}})}]$ (Gutiérrez 1984) para evaluar si los restos fecales recolectados representaban adecuadamente las dietas.

Las dietas se determinaron con la frecuencia de ocurrencia de alimentos (número de restos fecales en que un tipo de alimento en particular apareció) y la proporción promedio en peso seco de cada tipo de alimento. Las proporciones se obtuvieron midiendo con una balanza analítica (sensibilidad de 0,0001 g) el peso seco de cada alimento encontrado en cada resto fecal. Posteriormente, los pesos secos se transformaron en porcentajes y, a partir de ellos, se obtuvo una proporción promedio de cada alimento (Rosenberg & Cooper 1990).

Mediante ANOVAS realizadas con Statistica vers. 6,0 (StatSoft 1998), se analizaron las proporciones de alimentos en las dietas entre especies y en cada tipo de vegetación. Con

pruebas de χ^2 , se analizaron los datos de frecuencia de ocurrencia de alimentos y la ocurrencia de las tangaras en los hábitats de selva y acahual.

Se habría podido aplicar una corrección de pruebas múltiples con el método de Bonferroni (Rice 1989) para evaluar la significancia de las pruebas independientes de χ^2 . Sin embargo, este método es muy conservador (Sokal & Rohlf 1995) y, si se aplicara en este estudio, para mantener una tasa de error de 0,05, sólo los valores de $P < 0,0021$ serían significativos (ninguno de nuestros datos). Aunque el método de Bonferroni controla el error de tipo I (rechazo de una hipótesis nula verdadera), también tiene el efecto de incrementar la probabilidad de cometer un error de tipo II (aceptar una hipótesis nula falsa) en pruebas individuales (Sokal & Rohlf 1995). Este acercamiento estadístico conservativo puede llevar a sobrestimar un fenómeno biológica-mente significativo, por lo que seleccionamos no realizar corrección de pruebas múltiples. Los lectores pueden, si desean, usar un α ajustado de 0,05/24.

RESULTADOS

Se logró un total de 109 capturas y 30 recapturas de ejemplares de ambas especies de tangaras en los dos tipos de vegetación (Tabla 1) y no se observaron diferencias significativas en la frecuencia con que ambas especies ocurrieron en selva y acahual ($\chi^2 = 0,19$, $P = 0,66$).

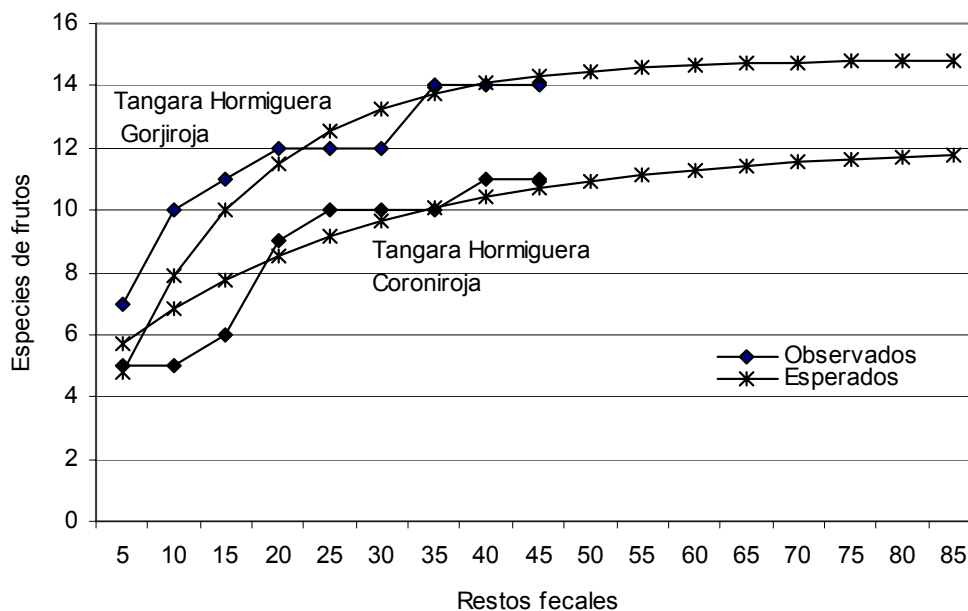


FIG. 2. Curvas de acumulación de especies de frutos en la dieta de dos especies de tangara.

Las dietas se determinaron examinando 69 restos fecales de la Tangara Hormiguera Gorjiroja y 57 de la Tangara Hormiguera Coroniroja. En los restos fecales de ambas especies, se registraron 28 especies de frutos y 12 tipos de presas animales, entre ellas arañas, coleópteros, hormigas y chinches. Cabe mencionar que las curvas de acumulación ajustadas permitieron considerar que un número de 45–50 restos fecales examinados de cada especie fue suficiente para representar adecuadamente las dietas (Figs 2 y 3).

La dieta de ambas tangaras se constituyó en su mayor parte de frutos y de una menor cantidad de presas animales; alrededor del 10% del contenido de los restos fecales no se determinó por su gran trituración (Tabla 2).

La frecuencia de ocurrencia de frutos se calculó con respecto al total de restos fecales recolectados de cada especie de tangara, mientras que la frecuencia de ocurrencia de las presas animales se calculó únicamente con base del número de restos fecales en que éstas se

lograron determinar, generalmente a orden o familia. Se calculó la proporción promedio en peso seco de cada especie de fruto, pero las presas animales se conjuntaron en una sola categoría y de ella se calculó la proporción promedio en peso seco. Se registraron 29 especies de frutos en la dieta de ambas tangaras, de las cuales se determinaron 24 (Tabla 3). Las especies no determinadas ocurrieron con frecuencia de ocurrencia y proporción en peso seco mínimas, y sólo en la dieta de la Tangara Hormiguera Gorjiroja.

Al comparar la dieta entre tangaras tanto en achual como en selva, no se observaron diferencias significativas en las frecuencias de ocurrencia de las especies de frutos (todas las χ^2 con $P > 0,05$). Sin embargo, se observó que en achual la proporción promedio del fruto *Renalmia mexicana* en peso seco en la dieta de la Tangara Hormiguera Gorjiroja (6,4%) fue significativamente mayor que la registrada para la Tangara Hormiguera Coroniroja (0%; $F = 4,19$, $gl = 1$, 62 ; $P =$

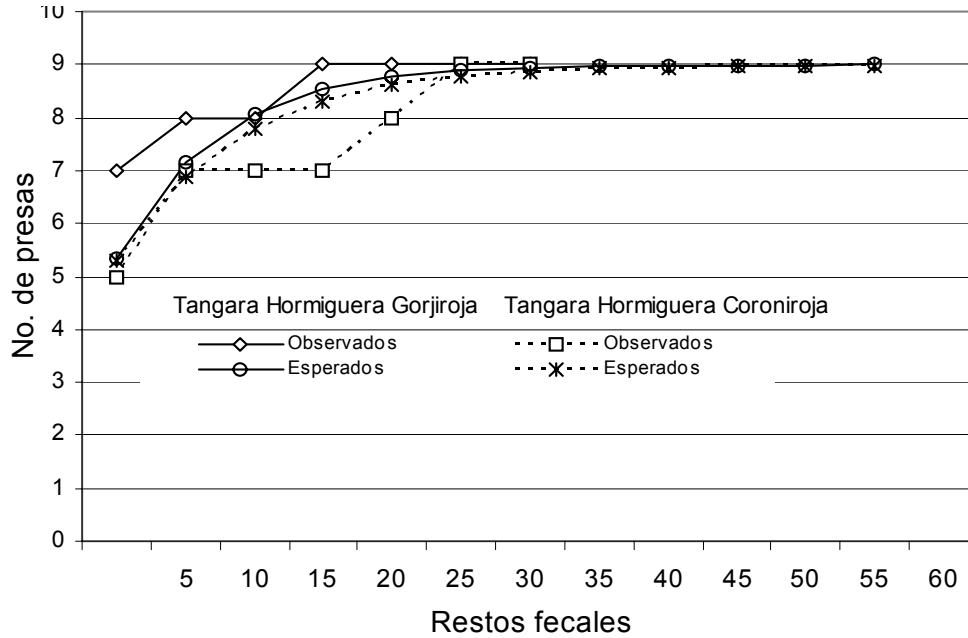


FIG. 3. Curva de acumulación de presas animales en la dieta de dos especies tangara.

TABLA 2. Proporción de frutos y presas animales (promedios \pm DE) en la dieta de dos especies de tangara.

Tipo de alimento	Tangara Hormiguera Gorjiroja	Tangara Hormiguera Coroniroja
Frutos	65,86% \pm 25,4	66,55% \pm 29,1
Presas animales	24,10% \pm 21,0	21,24% \pm 21,1
No determinados	10,04% \pm 14,3	12,15% \pm 24,6

0,04). En selva, la Tangara Hormiguera Gorjiroja consumió una proporción significativamente mayor de *Piper hispidum* en peso seco (5,7%) que la Tangara Hormiguera Coroniroja (0,1%; $F = 4,06$, $gl = 1, 60$; $P = 0,04$), mientras que la Tangara Hormiguera Coroniroja consumió una proporción significativamente mayor de *Cecropia obtusifolia* (11,9%) que la Tangara Hormiguera Gorjiroja (2,7%; $F = 4,33$, $gl = 1, 60$; $P = 0,04$). La proporción promedio en peso seco de las restantes especies de frutos en la dieta de ambas tangaras en acahual y en selva

no difirió significativamente (todas las $P > 0,05$).

La frecuencia de ocurrencia y la proporción promedio en peso seco de frutos consumidos por la Tangara Hormiguera Gorjiroja en selva y acahual no difirieron significativamente (todas las χ^2 y todas las F con $P > 0,05$). La Tangara Hormiguera Coroniroja sólo consumió *Piper hispidum* en una frecuencia de ocurrencia y una proporción promedio en peso seco significativamente mayor en acahual que en selva ($\chi^2 = 4,5$, $P = 0,03$; $F = 8,7$, $gl = 1, 56$; $P = 0,004$). Todas las demás espe-

TABLA 3. Frecuencia de ocurrencia (FO) y proporciones promedio en peso seco (PP) con DE, de frutos que consumen dos especies de tangara. N representa el número de restos fecales examinados.

Alimentos	Tangara Hormiguera Gorjiroja						Tangara Hormiguera Coroniroja					
	Selva (N = 34)			Acahual (N = 35)			Selva (N = 28)			Acahual (N = 35)		
	FO	PP	DE	FO	PP	DE	FO	PP	DE	FO	PP	DE
<i>Siparuna andina</i>	2	3,9	17,3	1	2,7	15,8	0	0	0	0	0	0
<i>Piper hispidum</i>	6	5,7	14,6	12	0,6	26,8	1	0,1	0,6	8	12,5	22,2
<i>Trema micrantha</i>	0	0	0	1	0,2	1,2	0	0	0	1	0,8	4,3
<i>Ficus</i> sp.	6	9,6	25,4	3	4,8	19,7	6	11,2	26,6	2	1,8	9,9
<i>Cecropia obtusifolia</i>	5	2,7	7,1	5	6,3	20,5	8	11,9	23,5	8	16,8	32,6
<i>Urera caracasana</i>	4	1,7	6,6	1	0,7	4,5	1	1,1	5,7	3	5,1	16,9
<i>Momordica charantia</i>	0	0	0	1	1,2	5,6	0	0	0	0	0	0
<i>Clidemia deppeana</i>	5	2,9	9,9	3	1,2	4,4	2	1,1	4,3	1	0,01	0,06
<i>Conostegia xalapensis</i>	6	5,2	16,9	10	5,2	14,0	4	3,6	9,6	5	5,6	15,6
<i>Witeringia nelsonii</i>	7	3,5	8,6	7	6,1	17,5	4	9,9	25,6	12	18,1	31,5
<i>Solanum</i> sp.	3	1,2	5,2	1	0,7	4,5	1	0,2	0,8	0	0	0
<i>Psychotria veracruzensis</i>	1	0,2	1,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. limonensis</i>	3	2,0	8,0	1	0,7	4,2	1	1,1	5,7	0	0	0
<i>P. macrophylla</i>	4	3,3	11,6	0	0	0	1	0,3	1,8	0	0	0
<i>Lasiacis divaricata</i>	4	1,9	6,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Costus scaber</i>	0	0	0	0	0	0	1	0,7	3,8	0	0	0
<i>Costus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3	1,5
<i>Renealmia mexicana</i>	3	6,2	21,2	5	6,4	16,7	0	0	0	0	0	0
<i>Clibadium arboreum</i>	3	3,9	13,4	5	3,5	8,8	0	0	0	1	0,5	2,9
<i>Pleuropetalum sprucei</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,3	1,5
<i>Xiphiidium caerolum</i>	4	1,4	6,0	0	0	0	0	0	0	2	5,0	19,9
<i>Drymonia strigosa</i>	2	3,3	13,6	0	0	0	1	2,8	14,7	0	0	0
<i>Hamelia longipes</i>	9	3,9	13,2	15	5,9	10,7	8	13,9	28,5	8	5,5	13,7
<i>Dendropanax arboreum</i>	1	0,2	1,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0

cies de frutos consumidos no difirieron significativamente (todas las χ^2 y F con $P > 0,05$; Tabla 3).

Por otra parte, se registraron fragmentos de presas animales casi en el 95% de los restos fecales examinados de cada especie de tangara. Sin embargo, fue posible calcular la frecuencia de ocurrencia de las presas animales sólo en el 76,8% (53) y en el 84,2% (48) de los restos fecales de la Tangara Hormiguera Gorjiroja y de la Tangara Hormiguera Coroniroja, respectivamente, debido a la gran trituración en que éstas se encontraron. No se observaron diferencias significativas en la frecuencia

con que las presas animales fueron consumidas por ambas tangaras en selva o acahual, o en la dieta de una misma tangara en ambos tipos de vegetación (todas las χ^2 con $P > 0,05$; Tabla 4).

DISCUSIÓN

Pocos son los trabajos que intentan evaluar de manera directa la dieta de las aves, a pesar de que existen diferentes técnicas para hacerlo (Rosenberg & Cooper 1990). Dentro de los métodos no destructivos para evaluarla se encuentran las muestras fecales y las regurgita-

TABLA 4. Frecuencias de ocurrencia de presas animales en la dieta de dos especies de tangara en dos tipos de vegetación. N representa el número de restos fecales examinados.

Tipo de organismo	Tangara Hormiguera Gorjiroja		Tangara Hormiguera Coroniroja	
	Selva (N = 20)	Acahual (N = 33)	Selva (N = 25)	Acahual (N = 23)
Arañas	2	0	0	0
Ácaros	0	2	0	0
Crustáceos	4	2	5	2
Ortópteros	1	3	3	0
Hemípteros	0	0	1	1
Homópteros	0	2	0	0
Coleópteros	13	17	23	19
Hormigas marabuntas (Ecitonini)	12	17	10	4
Hormigas (Pseudomyrmecinae)	4	1	5	3
Himenópteros (Alictidae)	3	0	1	1
Orugas	0	0	2	0

ciones forzadas a través de eméticos (ver Poulin *et al.* 1994a, 1994b).

Ambos métodos presentan ventajas y desventajas. El primero es el método más sencillo de aplicar y no causa la muerte de los ejemplares, aunque los artículos alimenticios se presentan con un alto grado de trituración, debido a que ya han pasado por el proceso de digestión.

No hay un método perfecto para evaluar de manera completa las dietas, pero mediante las muestras fecales y a través de experiencia y comparaciones con colección de semillas, frutos y presas animales es posible reconocer una gran proporción de los artículos alimenticios importantes en las mismas. Así, los frutos pueden ser identificados a través de sus semillas, o mediante caracteres como la textura y el color del arillo, del mesocarpo o del exocarpo.

El método es poco eficaz para registrar presas animales de cuerpo blando. Sin embargo, arañas, termitas y orugas pueden ser reconocidas por alguna estructura dura de su cuerpo como son el cefalotórax y mandíbulas, respectivamente. Estas partes duras pueden ser separadas y contadas para evaluar el número aproximado de presas ingeridas, e

incluso, calcular su tamaño aproximado mediante regresiones lineales y partes características del cuerpo de las mismas (Calver & Wooller 1982, Puebla-Olivares 2001).

Por otra parte, el método de regurgitación forzada por eméticos tartáricos ha sido considerado superior a las muestras fecales como método no destructivo para estudiar la dieta de las aves. Sin embargo, la mortalidad de ejemplares tratados puede ser alta, ya que la dosis de emético afecta de manera diferente a aves de distintos tamaños, por lo que la dosis a aplicar debe ser ajustada de acuerdo al peso corporal del ave para obtener mejores resultados y disminuir la mortalidad (Poulin *et al.* 1994a, 1994b, Poulin & Lefebvre 1995).

Cabe mencionar que algunas familias de aves parecen ser más susceptibles a presentar una mayor mortalidad por efecto de los eméticos (entre ellas la familia Thraupidae) y, no es claro, si la baja tasa de recapturas de ejemplares en estudios donde se aplica esta técnica (Poulin *et al.* 1994a, Poulin & Lefebvre 1995) es debida, tras su liberación, a la muerte de los ejemplares por efecto del emético; de manera que en estudios como el actual, donde es importante estudiar la selección de hábitat a

través de recapturas de individuos de poblaciones marcadas, el riesgo de elevar la tasa de mortalidad crece al utilizar un método muy agresivo para las aves, como el de regurgitación por eméticos.

Sin duda, una recuperación de presas más completas se obtiene por regurgitación forzada que a través de muestras fecales. Sin embargo, la proporción de artículos alimenticios encontrados con ambos métodos puede o no diferir significativamente en diferentes familias de aves (Poulin & Lefebvre 1995) y, seguramente, entre géneros de una misma familia, por lo que dependiendo del tipo de investigación a realizar y considerando previamente sus propias ventajas y desventajas, se puede seleccionar para determinar dietas sin sacrificio de ejemplares, el método de regurgitación por eméticos o el de muestras fecales.

Por otra parte, a través de muestras fecales, se observó que ambas especies de tangara se alimentan de diversas presas animales (arañas e insectos principalmente) que complementan una dieta en su mayor parte frugívora. La gran similitud en dieta y en selección de hábitat entre ellas puede resultar sorprendente debido al papel que la competencia interespecífica juega en la estructura de las comunidades (Wiens 1989). En efecto, se esperaría que, a partir de la alta competencia por recursos, alguna de las especies de tangara fuera excluida. Sin embargo, la abundancia de los recursos alimenticios, los métodos de forrajeo, el uso de diferentes microhábitats, o diferencias morfológicas entre especies, son factores importantes que pueden resultar en sutiles diferencias en el uso de recursos, lo que permite la coexistencia de especies ecológicamente similares (Willis 1972, Fitzpatrick 1985, Pierpont 1986, Chapman & Rosenberg 1991).

Willis (1960a y 1960b) indica que ambas especies de tangara son muy similares en comportamiento de forrajeo, incluyendo la búsqueda de insectos sobre hojas secas como observaron Remsen & Parker (1984). Además

sugiere que en ambas especies se observan diferencias 1) en su desplazamiento vertical u horizontal para buscar insectos o frutos, 2) en su asistencia a las oleadas de hormigas marabuntas, y 3) en la posición de forrajeo que ocupan sobre dichas oleadas, etc., lo que permite su coexistencia.

Uno de los tópicos principales en los estudios sobre la alimentación de las aves es si ellas juegan un papel importante en la regulación de las poblaciones de sus presas. En general, los resultados indican que, si bien las aves consumen un gran número de insectos, raramente ejercen un efecto regulador sobre éstos, al menos en poblaciones de insectos económicamente importantes (Holmes 1990).

En este sentido, ambas tangaras aprovechan de manera oportunista la gran variedad de insectos que las hormigas marabuntas (*Ectaton burbelli*, *Labidus praedator*) hacen huir durante sus desplazamientos por el suelo de selvas y acahuales (Willis 1960a, 1960b, 1972, observ. pers.). Así, su importancia individual como aves depredadoras de insectos no parece grande, ni tampoco son aves especialistas en alimentarse en algún tipo de presa en particular. Cabe mencionar que, a pesar de que registramos hormigas marabuntas en las muestras fecales de ambas tangaras, consideramos, al igual que Willis & Oniki (1978), que estas hormigas no forman parte de la dieta, sino que más bien son ingeridas junto con otra presa que las hormigas atacaron y que las tangaras consumieron.

Por otra parte, en las selvas húmedas, la mayoría de plantas producen diásporas que son dispersadas, entre otros vertebrados, por aves frugívoras, lo que ayuda a mantener la estructura de su hábitat y permite la regeneración de las selvas (Olson & Blum 1968, Davidse & Morton 1973, Karr & Brawn 1990, Martínez-Ramos 1994), de manera que la importancia de ambas tangaras en su hábitat es mayor como aves frugívoras al dispersar semillas de una gran variedad de especies de

plantas.

En los Neotrópicos, las plantas que son dispersadas por una gran variedad de aves (plantas de dispersión oportunista) producen frutos con una gran cantidad de semillas pequeñas y pulpa con poco contenido de energía, lo cual es característico de especies de plantas pioneras (Stapanian 1982). Dentro del proceso de regeneración de las selvas, las semillas de estas plantas son diseminadas ampliamente y permanecen latentes en el suelo. Cuando se abre un claro por la caída de un árbol u otro fenómeno, germinan, crecen y se reproducen en tiempos menores de cinco años iniciando la colonización de los claros (Chazdon & Fetcher 1984, Fetcher *et al.* 1985, Martínez-Ramos 1994).

En nuestra área de estudio, sitios de acahual y selva tendieron a estar cerca uno de otro y las especies de *Habia* ocurrieron con igual frecuencia en ambos tipos de vegetación, como también lo observó Willis (1960a, 1960b y 1972). Las recapturas en uno u otro hábitat indican que estas aves dispersan en ellos semillas de plantas pioneras como *Piper hispidum*, *Witeringia nelsonii*, *Cecropia obtusifolia*, *Hamelia longipes*, *Conostegia xalapensis*, *Renalmia mexicana*, *Trema micrantha*, *Lasiacis divaricata* o *Siparuna andina*. Estas especies son de gran importancia en la colonización y regeneración de áreas deforestadas y abiertas para el cultivo y ganadería en Los Tuxtlas (Davidse & Morton 1973, Trejo 1975, Aguirre 1976, Estrada *et al.* 1984, Fleming & Estrada 1993, Guevara & Laborde 1993, Pennington & Sarukhán 1998).

La fragmentación de los bosques causa un decremento en la riqueza de especies y cambios en la estructura y composición de las comunidades de aves. En este proceso, las aves frugívoras e insectívoras especializadas son las primeras en declinar y desaparecer, mientras que las generalistas y oportunistas asociadas a vegetación secundaria, claros y bordes de bosques, al aprovechar el abundante suplemento alimenticio presente en

estos hábitats, pueden mantener sus poblaciones. Incluso, pueden incrementarlas al cambiar su dieta de frutos a insectos o viceversa (Terborgh 1974, Willis 1974, Bierregaard & Lovejoy 1989, Williams 1991).

Ambas especies de tangara aprovechan recursos alimenticios de selva y acahual, por ejemplo frutos de *Ficus* sp., un grupo que preferentemente ocurre en selva (Pennington & Sarukhán 1998), así como de vegetación secundaria o pioneras, las cuales ya se han mencionado y cuyas semillas son dispersadas en ambos tipos de vegetación.

Por lo tanto, a diferencia de las aves especialistas que desaparecen cuando su hábitat es dañado, especies como la Tangara Hormiguera Gorjiroja y la Tangara Hormiguera Coroniroja tienen un papel importante en el mantenimiento de su ecosistema, ya que participan en la generación de bancos de semillas que origina el desarrollo de la vegetación secundaria, la cual adquiere gran importancia como hábitat alternativo para aves residentes y migratorias conforme la vegetación clímax desaparece y que, a largo plazo, permite la regeneración de las selvas primarias (Rappole *et al.* 1993, Martínez-Ramos 1994).

AGRADECIMIENTOS

Al Smithsonian Institution y al Chicago Zoological Society que financiaron nuestra estancia en la Estación Los Tuxtlas y apoyaron para la compra de material para el trabajo de campo. Al Dr. John Rappole y Dr. Jorge Vega, quienes organizaron el trabajo de campo y a Adolfo Navarro quien revisó las primeras versiones 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. Facultad de Ciencias, Univ. Nacional Autónoma de México, México D. F., México.
- Andrle, R. F. 1967. Birds of the Sierra de Tuxtlas in Veracruz, Mexico. *Willson Bull.* 79: 163–187.
- Bierregaard, R. O., & T. E. Lovejoy. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica* 19: 215–241.
- Borror, J. D., D. M. De Long, & C. A. Triplehorn. 1981. An introduction to the study of insects. Saunders College Publishing, New York, New York.
- Calver, M. C., & R. D. Wooller. 1982. A technique for assessing the taxa, length, dry weight and energy content of the arthropod prey of birds. *Aust. Wildl. Res.* 9: 293–301.
- Chapman, A., & K. V. Rosenberg. 1991. Diets of four sympatric Amazonian woodcreepers (Dendrocolaptidae). *Condor* 93: 904–915.
- Chazdon, R. L., & N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *J. Ecol.* 72: 553–564.
- Davidse, G., & E. Morton. 1973. Bird mediated dispersal in the tropical grass genus *Lasiacis* (Graminae: Paniceae). *Biotropica* 5: 162–167.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, & C. Vásquez-Yanes. 1984. Observations on fruiting and disperses of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. *Biotropica* 16: 315–318.
- Estrada, A., & T. H. Fleming. 1986. Frugivores and seed dispersal. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Fetcher, N., S. F. Oberbauer, & B. R. Stain. 1985. Vegetation effects on macroclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *Int. J. Biometer.* 29: 145–155.
- Fitzpatrick, J. W. 1985. Form, foraging behavior, and adaptative radiation in the Tyrannidae. *Ornithol. Monogr.* 36: 447–470.
- Fleming, T. H., & A. Estrada. 1993. Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Gómez-Pompa, A. 1973. Ecology of the vegetation of Veracruz. Pp. 73–148. *in* Graham, A. (ed.). *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*. Elsevier Scientific Publishing Company, New York, New York.
- Guevara, S., & J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetation* 108: 319–338.
- Gutiérrez, S. J. L. 1984. Matemáticas para las ciencias naturales, Parte 1. Vínculos matemáticos. Departamento de Matemáticas, Facultad de Ciencias, Univ. Nacional Autónoma de México, México D. F., México.
- Holmes, R. T. 1990. Ecological and evolutionary impact of bird predation on forest insects: an overview. *Stud. Avian Biol.* 13: 6–13.
- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58: 539–550.
- Ibarra, M. G., & C. S. Sinaca. 1987. Listados florísticos de México. VII. Estación de Biología tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz. Instituto de Biología, Univ. Nacional Autónoma de México, México D. F., México.
- Isler, M. L., & P. R. Isler. 1987. The tanagers, natural history, distribution and identification. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Kantak, G. E. 1979. Observations on some fruit-eating birds in Mexico. *Auk* 96: 183–186.
- Karr, R. J., & J. D. Brawn. 1990. Food resources of understory birds in central Panama: quantification and effects on avian populations. *Stud. Avian Biol.* 13: 58–64.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. Mexico* 54: 179–224.
- Miranda, F., & E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. México* 2: 29–129.
- Morse, D. H. 1990. Food exploitation by birds: Some current problems and future goals. *Stud. Avian Biol.* 13: 134–143.
- Olson, S. L., & K. E. Blum. 1968. Avian dispersal of plants in Panama. *Ecology* 49: 565–566.
- Pennington, T. D., & J. Arukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Univ. Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México D. F., México.
- Pierpont, N. 1986. Interspecific aggression and the ecology of woodcreepers (Aves: Dendrocolaptidae). Ph. D. diss, Princeton Univ., Princeton, New Jersey.
- Poulin, B., G. Lefebvre, & R. McNeil. 1994a. Effect

- and efficiency of tartar emetic in determining the diet of tropical land birds. *Condor* 96: 98–104.
- Poulin, B., G. Lefebvre, & R. McNeil. 1994b. Diets of land birds from northeastern Venezuela. *Condor* 96: 354–361.
- Poulin, B., & G. Lefebvre. 1995. Additional information on the use of tartar emetic in determining the diet of tropical birds. *Condor* 97: 897–902.
- Puebla-Olivares, F. 2001. Aspectos ecológicos de la familia Dendrocolaptidae (Aves) en la localidad de Yaxchilán, Chiapas, México. Tesis de Maestría, Univ. Nacional Autónoma de México, México D. F., México.
- Rappole, J. H., E. S. Morton, T. E. Lovejoy III, & J. L. Rous. 1993. Aves migratorias Neárticas en los Neotrópicos. Conservation and Research Center, National Zoological Park, Smithsonian Institution, Washington, D. C.
- Remsen, J. V., & T. A. Parker III. 1984. Arboreal dead-leaf-searching birds of the Neotropics. *Condor* 86: 36–41.
- Rice, R. W. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223–225.
- Ríos-Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. *Asos. Mex. Geol. Petrol. Bol.* 4: 325–376.
- Rosenberg, K. V., & R. J. Cooper. 1990. Approaches to avian diet analysis. *Stud. Avian Biol.* 13: 80–90.
- Smith, G. K., & J. T. Rotenberry. 1990. Quantifying food resources in avian studies. Present problems and future needs. *Stud. Avian Biol.* 13: 3–5.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* 13: 1–14.
- Sokal, R. R., & F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman, New York, New York.
- Stapanian, A. M. 1982. Evolution of fruiting strategies among fleshy-fruited plants species of eastern Kansas. *Ecology*. 63: 422–431.
- StatSoft. 1998. *Statistica for Windows* (Computer program manual). StatSoft Inc., Tulsa, Oklahoma.
- Terborgh, J. 1974. Preservation of natural diversity: the problem of the extinction prone species. *Bioscience* 24: 715–722.
- Trejo, P. J. L. 1975. Estudio sobre diseminación de semillas por aves en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Univ. Nacional Autónoma de México, México D. F., México.
- Wiens, J. A. 1989. The ecology of birds communities. Volume 1: Foundations and patterns. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Williams, G. 1991. Los bordes de selvas y bosques. *Cienc. Desarrollo XVII(97)*: 65–71.
- Willis, E. O. 1960a. A study of the foraging behavior of two species of ant-tanagers. *Auk* 77: 150–170.
- Willis, E. O. 1960b. Red-crowned Ant-tanagers, Tawny-crowned Greenlets, and forest flocks. *Wilson Bull.* 72: 105–106.
- Willis, E. O. 1972. Taxonomy, ecology, and behavior of the Sooty Ant-tanager (*Habia gutturalis*) and other ant-tanagers (Aves). *Am. Mus. Novit.* 2480: 1–38.
- Willis, E. O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecol. Monogr.* 44: 155–169.
- Willis, E. O., & Y. Oniki. 1978. Birds and army ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9: 243–263.
- Winker, K., J. H. Rappole, & M. A. Ramos. 1990. Population dynamics of the Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*) on its wintering grounds in southern Veracruz, México. *Condor* 92: 444–460.
- Winker, K. 1995a. Habitat selection in woodland Nearctic-Neotropical migrants on the Isthmus of Tehuantepec I. Autumn migration. *Wilson Bull.* 107: 26–39.
- Winker, K. 1995b. Autumn stopover on the Isthmus of Tehuantepec by woodland Nearctic-Neotropical migrants. *Auk* 112: 690–700.