



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

INGESTION DE *Ficus perforata* (*Urostigma*) POR PRIMATES
(*Alouatta palliata mexicana*), MURCIELAGO (*Artibeus
jamaicensis*) Y AVES (*Ramphastos sulfuratus*) Y SU EFECTO
SOBRE LA GERMINACION DE SEMILLAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A:
REGINA PEON DIAZ BARRIGA



DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. JUAN CARLOS SERIO SILVA

2001



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:
"Ingestión de Ficus perforata (Urostigma) por primates (Alouatta palliata mexicana), murciélago (Artibeus jamaicensis) y aves (Ramphastos sulfuratus) y su efecto sobre la germinación de semillas".

realizado por Regina Peón Díaz Barriga

con número de cuenta 9550347-5 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis M.C. Juan Carlos
Propietario Serio Silva

Propietario Biól. Enrique Ortiz Bermúdez Enrique Ortiz B.

Propietario M. en C. Graciela Gómez Alvarez Graciela Gómez B.

Suplente Biól. Eduardo Alberto Pérez García Eduardo A. Pérez G.

Suplente M. en C. Ma. Esther Sánchez Coronado Ma. Esther Sánchez C.

FACULTAD DE CIENCIAS
Consejo Departamental de Biología U.N.A.M.

p.a.
Dra. Luisa A. Alba Lois



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

CONTENIDO

| | |
|--|-----|
| RESUMEN | iii |
| ÍNDICE DE FIGURAS | vi |
| ÍNDICE DE TABLAS | vi |
| I. INTRODUCCIÓN | 1 |
| II. ANTECEDENTES | |
| A) Quirópteros, Aves y primates: dispersión y germinación . . . | 6 |
| B) Estudios de dispersión y germinación en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México | 7 |
| C) Características de <i>Ficus perforata</i> | 11 |
| III. HIPÓTESIS | 13 |
| IV. OBJETIVOS | 14 |
| V. SITIO DE ESTUDIO | 15 |
| VI. MATERIAL Y MÉTODOS | |
| A) Obtención de frutos y excretas | 17 |
| B) Obtención de semillas a partir de las excretas | 18 |
| C) Pruebas de germinación | 19 |
| D) Transformación de datos | 21 |
| E) Análisis estadístico | 21 |
| VII. RESULTADOS | 22 |
| VIII. DISCUSIÓN | 28 |
| IX. CONCLUSIONES | 34 |
| X. REFERENCIAS | 35 |

APÉNDICE

| | |
|---|----|
| Descripción y distribución de las especies Estudiadas | 49 |
| Glosario | 54 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Área de estudio | 16 |
| Figura 2. Porcentaje de germinación de <i>F. perforata</i> | 24 |
| Figura 3. Tasa de germinación | 24 |
| Figura 4. Respuesta germinativa de <i>F. perforata</i> en el tiempo (murciélagos) | 25 |
| Figura 5. Respuesta germinativa en el tiempo (control) | 25 |
| Figura 6. Respuesta germinativa en el tiempo (monos) | 26 |
| Figura 7. Respuesta germinativa en el tiempo (tucanes) | 26 |
| Figura 8. Porcentaje final de germinación | 27 |
| Figura 9. <i>Alouatta palliata mexicana</i> | 50 |
| Figura 10. <i>Artibeus jamaicensis</i> | 51 |
| Figura 11. <i>Ramphastos sulfuratus</i> | 53 |

ÍNDICE DE CUADROS

| | |
|--|----|
| Cuadro 1. Tratamientos de ingestión de semillas | 20 |
| Cuadro 2. Obtención de semillas a partir de excretas | 22 |
| Cuadro 3. Respuesta germinativa | 23 |

RESUMEN

El presente estudio se desarrolló en Playa Escondida, dentro de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Se seleccionaron frutos de *Ficus perforata*, subgénero *Urostigma* (Moraceae), debido a la importancia del género *Ficus* como componente fundamental en la dieta de muchas aves y mamíferos. Las especies frugívoras seleccionadas para evaluar las consecuencias de la ingestión de frutos sobre la germinación de semillas fueron: mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*), murciélago (*Artibeus jamaicensis*), y tucán (*Ramphastos sulfuratus*). Con el fin de evaluar su respuesta germinativa, las semillas obtenidas a partir de las excretas de los frugívoros así como las semillas obtenidas de frutos maduros se colocaron en cajas Petri y se mantuvieron por 40 días en una cámara de germinación bajo un ciclo térmico y lumínico programado. A pesar de tener diferentes tiempos de tránsito digestivo, los tucanes y monos produjeron en general los mismos resultados en los parámetros de germinación evaluados. Por otra parte, las semillas procesadas por murciélagos no germinaron, lo mismo que las semillas obtenidas directamente de los frutos maduros. Los resultados obtenidos destacan el papel relevante que juegan algunos vertebrados frugívoros como dispersores potenciales de una especie vegetal hemiepífita como lo es *Ficus perforata*.

I. INTRODUCCIÓN

Las flores de las angiospermas después de ser polinizadas desarrollan frutos, los cuales consisten en ocasiones, en un tejido carnoso o pulpa que recubre total o parcialmente a las semillas. El origen anatómico de dicho tejido difiere entre las especies (paredes del gineceo, receptáculos florales, cubiertas de las semillas, entre otros), y es el recurso alimenticio principal del gremio de los frugívoros (Janzen 1979; Laborde 1996). La relación que existe entre frutos y los animales que se alimentan de ellos se remonta al menos al período Cretácico (65-125 millones de años), cuando los bosques de gimnospermas empezaron a ser reemplazados por angiospermas con frutos adaptados para ser consumidos por aves y mamíferos (Howe 1986). Sin embargo, ya desde los períodos Triásico y Jurásico existían especies de ginkgoales y cícadas cuyas semillas eran consumidas y dispersadas por herbívoros terrestres (Tiffney 1986).

Actualmente existe una enorme diversidad y abundancia de frutos con mayor o menor grado de especialización para su consumo por reptiles, murciélagos, aves, primates y ungulados (Van der Pijl 1972). En los bosques tropicales, por ejemplo, al menos el 50% y hasta el 98% de las especies de árboles y arbustos producen frutos carnosos, los cuales son consumidos por una gran cantidad de aves y mamíferos que dependen de ellos para su manutención (Howe y Smallwood 1982). Es a partir de este consumo, que se produce el evento de endozoocoria o dispersión de semillas por parte de los

animales, el cual aparentemente es la estrategia de dispersión más efectiva en hábitats tropicales (Howe 1980; Fleming 1988). En esta interacción animal-vegetal, las plantas proveen tejidos nutritivos (arilo, pericarpo) asociados a las semillas, mientras que los organismos frugívoros regurgitan, arrojan o excretan las semillas a distancias variables del progenitor (Howe y Smallwood 1982; Janzen 1983; Herrera 1984; Howe 1986; Charles-Dominique 1993). Esta reubicación de las semillas puede ser una estrategia de los descendientes para huir de la desproporcionada tasa de mortalidad que hay cerca de la planta progenitora (Janzen 1970), puede ser una forma de colonizar nuevos sitios en el mismo hábitat (Howe 1980; Julliot 1994), o bien puede contribuir a la ocupación de microhábitats particulares indispensables para el establecimiento de las plántulas (Howe y Smallwood 1982).

Un aspecto central en los estudios sobre las consecuencias ecológicas y evolutivas de la frugivoría es el hecho de que no todas las especies de animales contribuyen de igual manera a la dispersión (Snow 1981). De acuerdo con Zhang y Wang (1995) la efectividad de un organismo como dispersor de semillas depende de su comportamiento, fisiología y morfología. Schupp (1993) considera que la efectividad se define idealmente en términos de la contribución de un dispersor al éxito en la reproducción de una planta.

Desde un punto de vista cuantitativo, la dispersión está en función del número de visitas que realiza el dispersor a la planta y del número de semillas dispersadas por visita. Cualitativamente, la dispersión está en función de la calidad del tratamiento en el tracto digestivo, y de la calidad de la deposición de semillas, que está determinada a su vez por los patrones de movimiento y conducta alimenticia del organismo en su hábitat (Lieberman y Lieberman 1986; Howe 1989; Schupp 1993). Por las características anteriores, los patrones de deposición de las semillas o "sombras de semillas" producidas por los frugívoros son muy heterogéneas espacial y temporalmente (Fleming y Heithaus 1981).

Sin embargo, la disponibilidad de frutos en las comunidades tropicales no es estable y esto se ve reflejado en la existencia de periodos de abundancia, alternando con periodos de escasez generalizada, durante los cuales muchos frugívoros se alimentan de ciertos "recursos clave". Estos recursos presumiblemente son de menor calidad, pero con un gran significado ecológico, pues aparentemente establecen la capacidad de carga de las poblaciones de frugívoros (Terborgh 1986a; Gautier-Hion y Michaloud 1989).

El género *Ficus*, perteneciente a la familia Moraceae, abarca un amplio espectro de plantas las cuales se distinguen por su inflorescencia completamente cerrada y en forma de urna, denominada sícono o higo (Ibarra-Manríquez 1991). La apariencia y función ecológica de los síconos

resultan equivalentes a las de un fruto (Janzen 1979), por lo tanto en este trabajo ambos términos se utilizarán indistintamente. Este grupo se encuentra representado en casi todos los tipos de hábitat, cuenta con aproximadamente 900 especies que abarcan todas las formas de vida leñosas (deciduas y perennes; árboles de vida libre, hemiepífitas, matorrales y arbustos) y su fructificación es asincrónica a nivel intrapoblacional (Janzen 1979). Sus frutos tienen semillas pequeñas y son un recurso recurrente y atractivo para una gran variedad de frugívoros: aves y mamíferos, tanto diurnos como nocturnos, terrestres y arborícolas. La mayoría de sus consumidores ingieren y dispersan las semillas (Vázquez-Yanes *et al.* 1975; Morrison 1978; Fleming y Heithaus 1981; Snow 1981; Eisenberg 1983; Janzen 1983; Estrada *et al.* 1984; Orozco-Segovia *et al.* 1985; Van Dorp 1985; Lieberman y Lieberman 1986; Fleming 1988; Chapman 1989; Figueiredo y Perin 1995).

Debido a sus características fenológicas y a sus interacciones ecológicas, los síconos de *Ficus* han sido muy estudiados como uno de los recursos clave o fundamentales de las zonas cálido-húmedas del mundo y se argumenta que de desaparecer, se pondría en peligro la estabilidad de las comunidades a las que pertenece (Janzen 1979; Terborgh 1986b).

A pesar del desarrollo de diversos estudios que evalúan aspectos de la dispersión y germinación de semillas de diferentes especies de *Ficus*. Existe poca información sobre las diferencias en el procesamiento que sufren las semillas que han sido ingeridas por las diferentes especies consumidoras de este importante recurso. Además resulta particularmente relevante estudiar la relación ecológica que existe entre el gremio de frugívoros y especies hemiepífitas de *Ficus*, debido a las condiciones microambientales específicas necesarias para la germinación y el establecimiento de nuevos individuos.

II. ANTECEDENTES

A) Quirópteros, aves y primates: dispersión y germinación

El destino de las semillas que han sido consumidas por organismos frugívoros se ha estudiado desde hace más de 150 años (Izhaki y Safriel 1990). En relación a la dispersión de semillas por murciélagos y su efecto sobre la germinación, algunos trabajos recientes incluyen los realizados por Figueredo y Perin (1995), Fleming y Heithaus (1981), Fleming (1988), Uzzurum y Heideman (1991), y Medellín y Gaona (1999).

Por otra parte, las aves frugívoras son un grupo numeroso y diverso de dispersores de semillas, son de hábitos diurnos y se guían principalmente por la vista, pues su sentido del olfato es débil (Laborde 1986). Algunos trabajos sobre dispersión y germinación por aves incluyen a Scott y Martin (1984), Lambert (1989), Midya y Brahmachary (1991), Barnea *et al.* (1992), Figueredo y Perin (1995) y a Medellín y Gaona (1999). Kantak (1979), Snow (1981) y Wheelwright *et al.* (1984) mencionan que *Ficus* atrae a un gran número de especies de aves.

A pesar de que las discusiones teóricas y los estudios cuantitativos sobre el papel que juegan los vertebrados frugívoros en la dispersión de semillas se han enfocado sobre todo a murciélagos y aves, en los bosques neotropicales los primates constituyen aproximadamente 25%-40% de la biomasa de organismos frugívoros (Chapman 1989).

Algunos primates neotropicales en los que se ha estudiado la actividad dispersora incluyen al mono aullador, *Alouatta* spp. (Howe 1980; Estrada y Coates-Estrada 1984; 1986; Chapman 1989; Estrada y Coates Estrada 1991; Figueredo 1993; Julliot 1994; 1997 y Andresen 1999), al tamarín, *Leontopithecus* spp. (Passos 1997), al mono araña, *Ateles* spp. (Howe 1980; Chapman 1989; Zhang y Wang 1995 y Andresen 1999), y al mono capuchino, *Cebus* spp. (Chapman 1989; Rowell y Mitchell 1991; Zhang y Wang 1995).

Las especies de primates paleotropicales que se han estudiando como dispersoras de semillas incluyen al guenon, *Cercopithecus* spp. (Rowell y Mitchell 1991; Kaplin y Moermond 1998; Kaplin *et al.* 1998), al bonobo, *Pan paniscus* (Idani 1986), al chimpancé, *Pan troglodytes* (Wrangham *et al.* 1994), al gorila, *Gorilla gorilla gorilla* (Tutin *et al.* 1991; Rogers *et al.* 1998), al babuino, *Papio anubis* (Lieberman *et al.* 1979) y algunos lemures, como *Propithecus diadema edwardsi*, *Varecia variegata variegata* y *Eulemur* spp. (Dew y Wright 1998).

B) Estudios de dispersión y germinación en la Región de Los Tuxtlas, Veracruz, México

En la región de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, el porcentaje de árboles cuyas semillas son dispersadas por vertebrados frugívoros es de aproximadamente 81% (Ibarra-Manríquez *et al.* 1991), lo cual concuerda con los datos obtenidos en otras comunidades (Howe y Smallwood 1982; Dirzo y Domínguez 1986). La zona de Los Tuxtlas es la región mejor estudiada y

conocida de México desde el punto de vista biológico y ecológico. Esto se debe en gran parte a la existencia de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, de la UNAM. Dentro de los aspectos ecológicos que se han estudiado en esta zona se encuentran, desde luego, numerosos trabajos sobre el gremio de los frugívoros y sus interacciones. A continuación se mencionan algunos estudios relacionados concretamente con la dispersión y germinación.

En 1976, Trejo examinó la dispersión de semillas por aves, reportando entre otros géneros, a *Ficus* (Moraceae) y *Cecropia* (Cecropiaceae) como algunos de los grupos a los que visitan mayor número de especies de aves frugívoras. Asimismo, Van Dorp (1985) estudió la frugivoría y dispersión de semillas por aves, encontrando respuestas diferentes de estos organismos a los distintos niveles de disponibilidad de los frutos; además encontró, que las aves frugívoras son responsables de manera muy importante del intercambio de especies de plantas secundarias en hábitats primarios y especies primarias en hábitats secundarios. En el mismo trabajo, el autor reporta que dos especies de tucanes, *Ramphastos sulfuratus* y *Pteroglossus torquatus* se distinguen por ser dispersores eficientes de varias plantas de la selva que difícilmente son dispersadas por otras aves.

En 1993, Guevara y Laborde realizaron un monitoreo de las aves que perchan en árboles aislados de *Ficus yoponensis* y *F. aurea* en pastizales, reportando la presencia de 47 especies de aves frugívoras, las cuales

depositaron semillas de 56 especies endozoocoras. Estos datos evidencian la movilidad sustancial que la avifauna frugívora proporciona a las semillas desde los fragmentos de bosque tropical hacia los pastizales. En 1997, Guevara *et al.* concluyeron que las aves frugívoras de Los Tuxtlas, Veracruz podrían ser las principales responsables del intercambio de propágulos entre fragmentos y remanentes separados, al moverse directa y frecuentemente de unos a otros.

Por otra parte, Coates-Estrada y Estrada (1986; 1988) realizaron importantes estudios sobre la frugivoría y dispersión de semillas de *Ficus aff. cotinifolia* y *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae), de los cuales derivan valiosas observaciones, tanto para aves como para mamíferos, destacando que a mayor disponibilidad de frutos existen más visitantes, y el tiempo de forrajeo fue correlacionado con el número de semillas removidas y con el número de semillas tiradas bajo la copa del árbol.

En otros trabajos, Estrada y Coates-Estrada (1984; 1986; 1991) han calificado a los primates como buenos dispersores de semillas. En experimentos de germinación realizados con semillas obtenidas a partir de excretas de mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*), la germinación resultó significativamente más exitosa en semillas que habían pasado a través del tracto digestivo de estos primates. Otro resultado que encontraron para la comunidad de aulladores en esta localidad es una preferencia particular tal

por frutos carnosos como los de *Ficus*, que los llegan a consumir durante la mitad del tiempo que dedican al forrajeo; incluso, a lo largo de varios meses se alimentan de frutos durante 80% del período de consumo mensual.

Al comparar los frutos consumidos por *Artibeus jamaicensis* y *Alouatta palliata*, Estrada *et al.* (1984) reportan que éste último utiliza mayoritariamente especies de vegetación primaria, mientras que el murciélago *A. jamaicensis*, explota especies que se encuentran a menos de 10 m. y de crecimiento secundario, aunque ambos organismos comparten el consumo de 11 especies vegetales, de las cuales tres pertenecen al género *Ficus*.

En lo que se refiere exclusivamente a la fauna de quirópteros, Vásquez-Yanes *et al.* (1975) estudiaron los desechos alimentarios que produce una colonia de *Artibeus jamaicensis* en una cueva y encontraron semillas de especies de vegetación secundaria y semillas de vegetación primaria tales como varias especies de *Ficus*. Orozco-Segovia *et al.* (1985) realizaron un seguimiento a la misma colonia de murciélagos y encontraron una fuerte dominancia numérica de moráceas y de *Spondias mombin* (Anacardiaceae) en la dieta de *A. jamaicensis*, así como una reducción en el tiempo de inicio de la germinación y un aumento en el porcentaje de germinación de algunas de las especies vegetales analizadas.

C) Características de *Ficus perforata*

En el Neotrópico existen dos subgéneros de *Ficus*: *Pharmacosycea* (sección *Pharmacosycea*), representada por 15 a 20 especies, y *Urostigma* (sección *Americana*), con 80 a 100 especies (Ibarra-Manríquez 1991). *Ficus perforata*, pertenece al subgénero *Urostigma* (sección *Americana*), el cual comprende un grupo grande de plantas hemiepífitas primarias, cuyo ciclo de vida consiste en una fase inicial epifítica y una segunda fase terrestre; es decir, las semillas germinan sobre árboles hospederos en las grietas o cavidades que acumulan materia orgánica y humedad, hasta que eventualmente las raíces alcanzan el suelo y se convierten en árboles de vida libre (Putz y Holbrook 1986).

Las semillas de las especies pertenecientes al subgénero *Urostigma* se caracterizan por tener una cubierta transparente y viscosa, altamente higroscópica. Esta capa puede proteger a la semilla durante un período corto de escasez de agua y además facilita la adhesión de los aquenios a los árboles hospederos (Putz y Holbrook 1986). Ramírez (1976) propone que la función original de la cubierta posiblemente haya sido la de protección ante la digestión por animales. Por su reducido tamaño y testa permeable, este tipo de semillas no presentan períodos de latencia

Ficus perforata, denominado comúnmente "matapalo", es un árbol monoico, estrangulador, de 20-30 m, con hojas simples, alternas, obovadas, con ápice obtuso o corto acuminado, venación secundaria poco evidente, con exudado blanco. Presenta dos síconos rojos por hoja. La floración y fructificación se extienden de enero a diciembre. Se emplea como "cerca viva", sombra para el ganado y su fruto es comestible (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín.1996).

III. HIPÓTESIS

Con base en los antecedentes, surgen algunas preguntas: ¿de qué manera afecta a la germinación de semillas de *Ficus perforata* el paso por el tracto digestivo de tucanes, monos o murciélagos?, ¿puede este tipo de procesamiento reducir el tiempo de inicio de la germinación?, ¿se producen diferencias en el porcentaje de germinación?, ¿las posibles alteraciones sobre la germinación, se relacionan con el tiempo que pasan las semillas en el tracto digestivo de los frugívoros?. Las hipótesis que se plantean para responder estas interrogantes incluyen:

- 1) Las semillas de *Ficus perforata* ingeridas y excretadas por monos aulladores (*Alouatta palliata mexicana*), murciélagos (*Artibeus jamaicensis*) y tucanes (*Ramphastos sulfuratus*) no pierden su viabilidad.
- 2) Las diferencias en los tiempos de tránsito digestivo de los tres vertebrados tendrán como consecuencia diferencias en el porcentaje y en la tasa de germinación de las semillas de *Ficus perforata*.

IV. OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar el efecto de varios frugívoros vertebrados sobre la germinación de semillas de frutos de *Ficus perforata*.

Objetivos específicos

- Evaluar la respuesta germinativa de semillas de *Ficus perforata* que han pasado por el tracto digestivo de un primate (*Alouatta palliata mexicana*), un murciélago frugívoro (*Artibeus jamaicensis*) y un ave (*Ramphastos sulfuratus*) y aquellas que provienen directamente del fruto maduro.
- Estimar la capacidad potencial de *Alouatta palliata mexicana*, *Artibeus jamaicensis* y *Ramphastos sulfuratus* como agentes dispersores de *Ficus perforata*.

V. SITIO DE ESTUDIO

Los datos fueron colectados en una de las tres zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, en la localidad de Playa Escondida ($95^{\circ} 03'$ O y a $18^{\circ} 35'$ N). El sitio consiste en un remanente de aproximadamente 40 ha. con vegetación de tipo selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X 1963) y se ubica en la región este de la sierra de Los Tuxtlas, en el sur de Veracruz (Figura 1).

El clima en la región es cálido-húmedo con un rango de temperatura anual de 24° - 26° C y una precipitación media anual de 4900 mm (Soto y Gama 1997). Existe una estación cálido-húmeda de junio a noviembre con picos de precipitación en julio y septiembre, y una estación húmeda y menos cálida de diciembre a febrero. Durante este último periodo, el área es frecuentemente azotada por "nortes" que producen fuertes lluvias y vientos. La estación seca abarca aproximadamente de marzo a mayo (Van Dorp 1985).

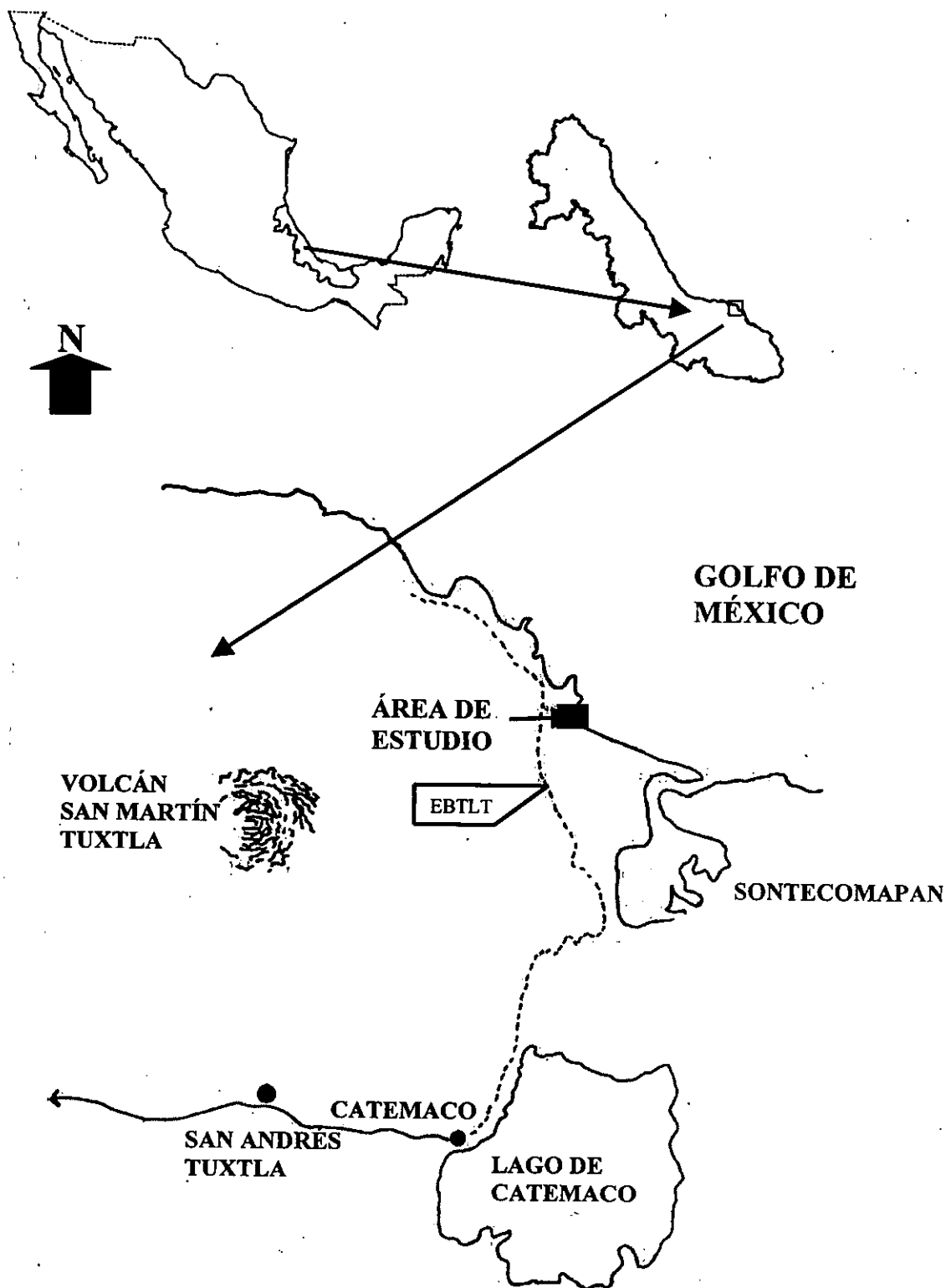


Figura 1. Localización de la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz, México. Se muestra la ubicación de la zona de estudio así como de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (EBTLT).

VI. MATERIAL Y MÉTODOS

A) Obtención de frutos y excretas

Se seleccionó un árbol de *Ficus perforata* de aproximadamente 40m de altura, con frutos maduros (claramente distinguibles por su coloración roja intensa) y éstos se colectaron en varias lonas colocadas directamente bajo la copa, eliminándose todos aquellos que estuvieran abiertos, o en estado de descomposición. El resto de los frutos se secaron al sol y se procedió a separar las semillas del resto de la pulpa.

Las tres especies de vertebrados con las que se trabajó consumen frutos de *Ficus* spp. a lo largo del año y son especies no migratorias, conspicuas en la región de Los Tuxtlas (Estrada *et al.* 1984; Díaz-Islas 1997). En el caso del mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*), no se requirió proporcionar semillas debido a que durante el período de muestreo la tropa acudía frecuentemente al árbol de *Ficus perforata* para consumir los frutos. Las excretas se colectaron directamente del suelo, inmediatamente después de ser depositadas, se secaron al sol, se pesaron y se colocaron en bolsas de papel.

En el caso del tucán (*Rhamphastos sulfuratus*), se trabajó en la ciudad de Catemaco, Veracruz, con ejemplares en cautiverio a los cuales se les proporcionó un plato con aproximadamente 100g de frutos frescos en lugar de su alimento habitual, se midió el tiempo de tránsito digestivo y se recogieron

las excretas del piso de la jaula. Las excretas del tucán se manejaron de la misma forma que las de *A. palliata mexicana*.

En el caso de los murciélagos, se trabajó con individuos de la especie *Artibeus jamaicensis* colectados en Coatepec, Veracruz mantenidos en cautiverio en la ciudad de Guanajuato, Gto. Los organismos se aislaron en ayunas en contenedores de unicel y se les proporcionaron rebanadas de melón con pequeñas ranuras en las que se colocaron semillas de *Ficus perforata* (N = 700). Las excretas se recogieron en un lapso de cuatro horas; sin embargo, se estuvo revisando constantemente la jaula para determinar el tiempo de digestión. Las heces se procesaron como se describe en los otros dos tratamientos.

B) Obtención de semillas a partir de las excretas

Una vez secas, las muestras se disgregaron manualmente, obteniéndose las semillas con la ayuda de pinzas de relojero y lavándose éstas con agua destilada para de esta forma eliminar los restos de materia fecal que aún perdurara. Las semillas utilizadas para el tratamiento control también se lavaron cuidadosamente, para eliminar los residuos de pulpa y posibles sustancias inhibitoras de la germinación.

Un aspecto muy relevante para el experimento de germinación es que la polinización de las flores de *Ficus* en el interior del sícono es llevada a cabo por avispas de la familia Agaonidae, las cuales depredan las semillas dentro del fruto. Por esta razón, en el momento de revisar las heces y los frutos colectados, únicamente se seleccionaron semillas que estuvieran intactas y con la certeza de que hubiera un embrión que potencialmente germinaría; de tal forma, se eliminaron todas las semillas huecas (sin embrión) e inclusive, todas las semillas fragmentadas. Este paso se realizó con ayuda de un microscopio estereoscópico.

C) Pruebas de Germinación

Las pruebas de germinación se llevaron a cabo en el Laboratorio de Ecología Vegetal del Instituto de Ecología A. C. En Xalapa, Veracruz. Las semillas seleccionadas se colocaron en cajas Petri (9 cm de diámetro) que contenían una delgada capa de algodón cubierta con papel filtro. Las cajas se humedecieron con agua destilada a fin de mantener la humedad constante durante el experimento. En el interior de cada tapa se colocó una malla de plástico (tela de mosquitero) para evitar la condensación del agua bajo la tapa.

Como se muestra en el **Cuadro 1**, en cada caja se colocaron 20 semillas y se utilizaron 10 cajas para cada uno de los siguientes tratamientos:

- Semillas de *Ficus perforata* ingeridas y excretadas por *Alouatta palliata mexicana*
- Semillas de *Ficus perforata* ingeridas y excretadas por *Artibeus jamaicensis*
- Semillas de *Ficus perforata* ingeridas y excretadas por *Ramphastos sulfuratus*
- Semillas de *Ficus perforata* obtenidas directamente de frutos maduros (tratamiento control)

Cuadro 1. Tratamientos de ingestión de semillas de *F. perforata*. (N = 10).

| Semillas ingeridas por monos | Semillas ingeridas por aves | Semillas ingeridas por murciélagos | Semillas no ingeridas (control) |
|-------------------------------|-------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|
| 10 cajas con 20 semillas c/u. | 10 cajas con 20 semillas c/u. | 10 cajas con 20 semillas c/u. | 10 cajas con 20 semillas c/u. |

Todos los tratamientos se colocaron en una cámara de germinación programada para un ciclo térmico y lumínico de 16 horas en sombra a 27°C y 8 horas con luz a 30°C, lo cual es el intervalo de temperatura típico en el hábitat natural de estas especies (Serio-Silva y Rico-Gray 2000). Cada caja se revisó diariamente durante un período de 40 días, adicionándose más agua destilada cuando fue necesario y se registró el número de radículas que emergían en cada caja. Asimismo, todos los días se movían aleatoriamente todas las cajas para eliminar un posible efecto de posición dentro de la cámara.

D) Transformación de datos

La tasa de germinación se calculó obteniendo el valor inverso al tiempo necesario para obtener el 50% de la germinación (Bewley 1985). Los porcentajes de germinación se transformaron con la función arco-seno para facilitar el análisis estadístico de dicho parámetro.

E) Análisis estadístico

Los parámetros de la respuesta germinativa analizados fueron: tiempo de inicio de la germinación, porcentaje de germinación máxima (transformada con arco-seno) y tasa de germinación. Con el fin de comprobar las diferencias entre los tratamientos, todos los datos obtenidos se analizaron aplicando un análisis de varianza unifactorial, tomando siempre como grado de significancia $\alpha = 0.01$.

VII. RESULTADOS

Los datos obtenidos señalan que el tiempo promedio de digestión para las tres especies de vertebrados fue muy diferente, de tal forma que *Artibeus jamaicensis* fue el de menor tiempo (40 ± 20 minutos), seguido por *Ramphastos sulfuratus* (2-3 horas), siendo *Alouatta palliata mexicana* la especie con mayor tiempo de tránsito (aunque no se evaluó el tiempo de digestión, Estrada y Coates-Estrada (1984) reportan un tiempo de 15 a 22 horas para esta especie, mientras que Serio-Silva y Rico-Gray (*comunicación personal*) estimaron un tiempo promedio de 19-21 horas con la misma tropa de estudio en Playa Escondida). A diferencia de los tucanes y murciélagos, los monos aulladores utilizados se encontraban en estado silvestre por lo que la presencia de semillas de *F. perforata* encontradas en las excretas refleja un consumo natural de frutos, al menos durante el período en que se tomaron las muestras(Cuadro 1).

Cuadro 1. Obtención de las semillas de *Ficus perforata* después de ser ingeridas y excretadas por los diferentes vertebrados.

| Tratamiento | Peso Seco de excretas (g) | # De semillas peso (g) | Tiempo de digestión |
|-------------------------------|---------------------------------|------------------------------|--------------------------|
| Semillas control | ----- | ----- | ----- |
| <i>A. jamaicensis</i> | 5.65 | 38.58 | 40 MINUTOS |
| <i>R. sulfuratus</i> | 8.50 | 55.53 | 2-3 HORAS |
| <i>A. palliata mexicana</i> * | 16.20 | 82.78 | 15-22 ^a HORAS |

^a Según Estrada y Coates-Estrada (1984).

* De los cuatro tratamientos, solamente se obtuvieron excretas de organismos en estado silvestre para el caso de *A. palliata mexicana*.

Cuadro 2. Respuesta germinativa de las semillas de *F. perforata* obtenidas de frutos maduros y a partir de heces fecales de tucanes, monos aulladores y murciélagos frugívoros. Los valores representan la media \pm dos desviaciones estándar.

| Tratamiento | T inicial germinación (día)* | Tasa de germinación• | Porcentaje de germinación° |
|------------------------------|------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| <i>Ramphastos sulfuratus</i> | 9.6 \pm 1.686 (N = 10) | 8.098 \pm 1.912 (N = 10) A | 73.0% \pm 22.704 (N = 10) A |
| <i>A. palliata mexicana</i> | 10.7 \pm 2.674 (N = 10) | 6.373 \pm 1.522 (N = 10) B | 60.5% \pm 32.812 (N = 10) A |
| Semillas control | 17.0 \pm 22.626 (N = 2) | — | 1.0% \pm 4.216 (N = 10) B |
| <i>Artibeus jamaicensis</i> | 14 (N = 1) | — | 0.5% \pm 3.162 (N = 10) B |

* No hay una diferencia significativa entre los tratamientos (F= 5.767, P <0.05).

• Diferencia significativa entre los tratamientos (F= 19.917, P <0.01). Tasa de germinación A>B.

° Diferencia significativa entre los tratamientos (F= 145.984, P <0.01). Porcentaje de germinación A>B.

El análisis estadístico de la información sugiere diferencias en varios de los aspectos de la respuesta germinativa de las semillas en cada tratamiento. En primera instancia se analizó, el tiempo de inicio de la germinación (F=5.767; P< 0.05) (**Cuadro 3**), definido para cada réplica como el primer día de aparición de la radícula en cada semilla. En el caso de las semillas ingeridas por murciélagos, no se sometieron al análisis de varianza pues tan solo en una de las réplicas germinó una semilla. No se encontró diferencia entre los tratamientos restantes. La desviación estándar elevada en el tratamiento control se debe a que solo hubo dos réplicas en las que germinó una semilla el día 9 y otra el día 25 (**Figura 1**).

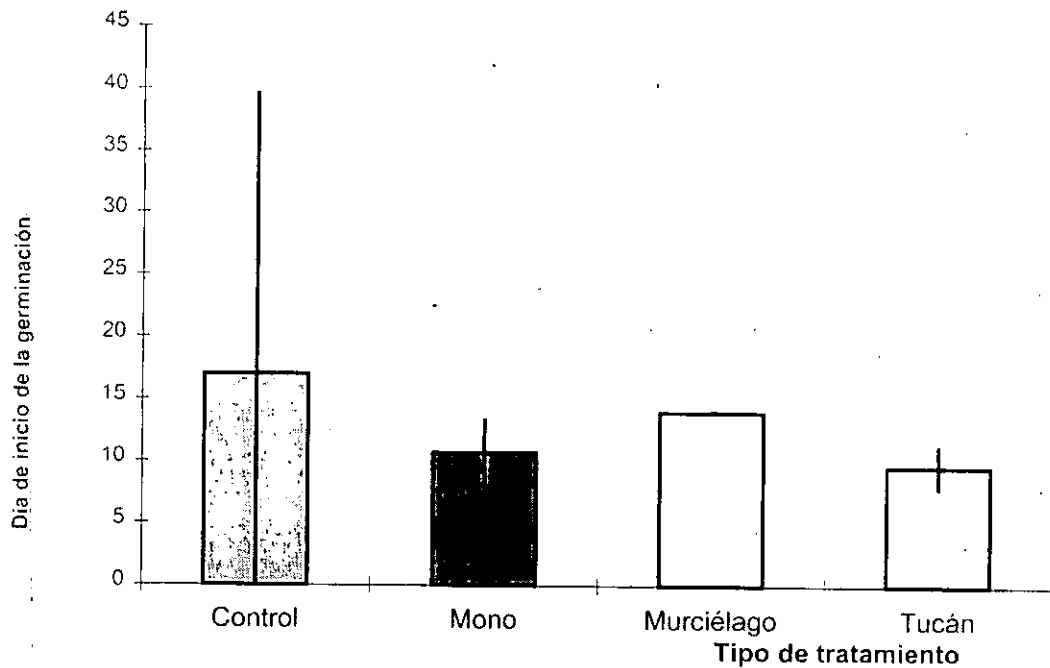


Figura 2. Porcentaje de germinación final de *F. perforata* promedio ($X \pm 2\sigma X$) para cada uno de los tratamientos: (N = 10), en el caso del tratamiento por monos y por tucanes, (N = 2) para las semillas control y (N = 1) para las semillas provenientes de heces de murciélago.

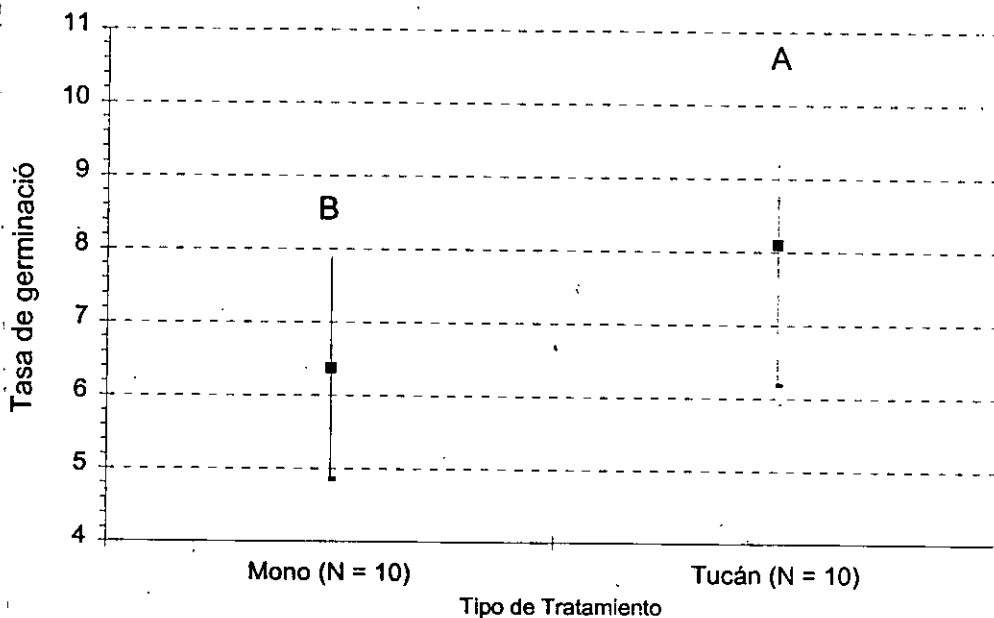


Figura 3. Tasa de germinación final de *F. perforata* al cabo de 40 días ($X \pm 2\sigma X$). Para cada uno de los tratamientos: (N = 10). Con el análisis de varianza se encontró diferencia entre la tasa de germinación de semillas ingeridas por tucanes con respecto a las ingeridas por monos, siendo A mayor que B.

La tasa de germinación calculada para las semillas que pasaron por el tracto digestivo de *R. sulfuratus* tuvieron una tasa de germinación significativamente más alta que las semillas ingeridas por *A. palliata mexicana* (Figura 3, Cuadro 3). Sin embargo, al comparar la Figura 6 (correspondiente al comportamiento de las semillas consumidas por los primates en el transcurso de 40 días) con la Figura 7 (que describe el comportamiento de las semillas ingeridas por las aves), se puede apreciar que ambas curvas son semejantes.

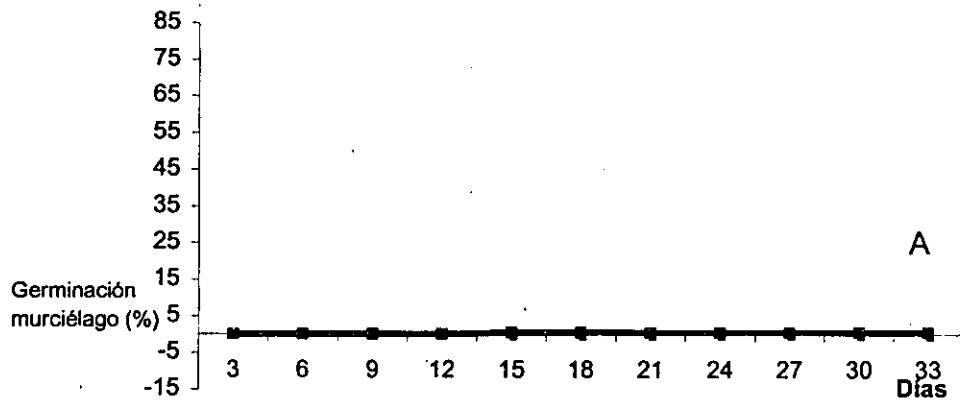


Figura 4. Respuesta germinativa a lo largo de 34 días, con semillas de *Ficus perforata* obtenidas a partir de excretas de murciélago, (N = 10).

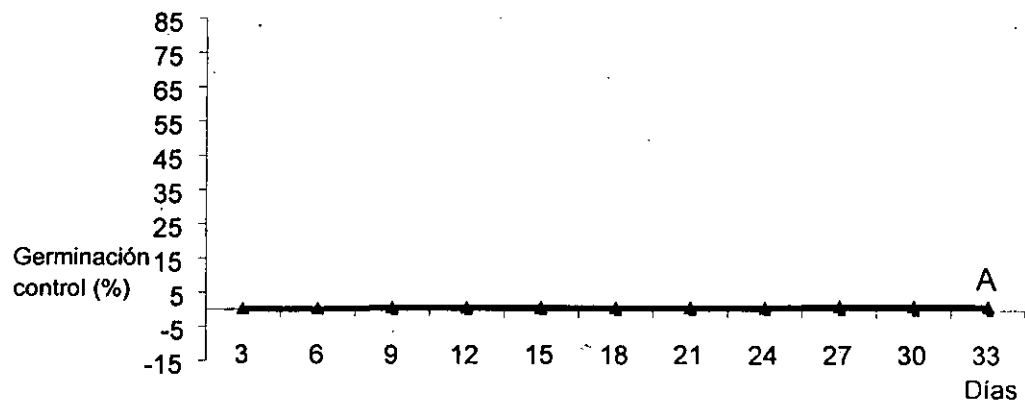


Figura 5. Respuesta germinativa de semillas de *Ficus perforata*, obtenidas de frutos maduros (N= 10).

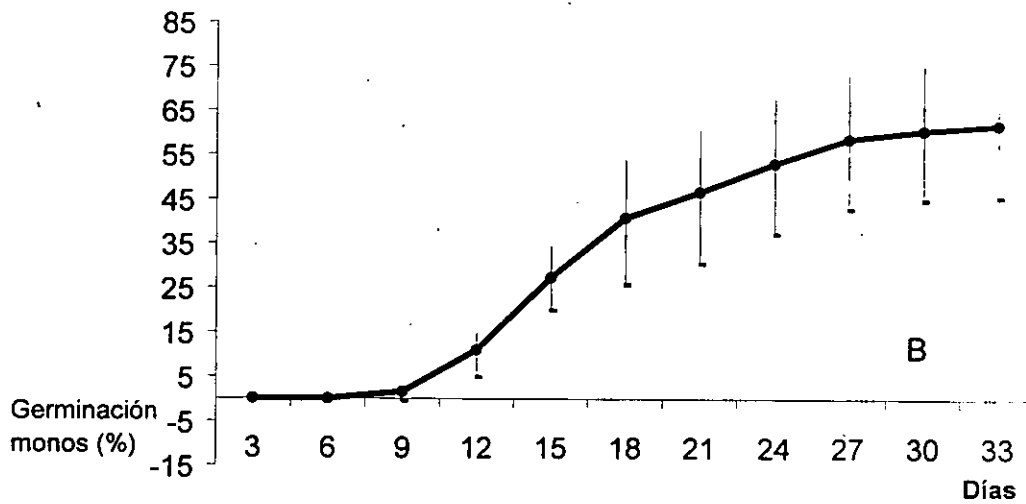


Figura 6. Respuesta germinativa de semillas de *Ficus perforata* obtenidas a partir de heces de mono aullador (N = 10).

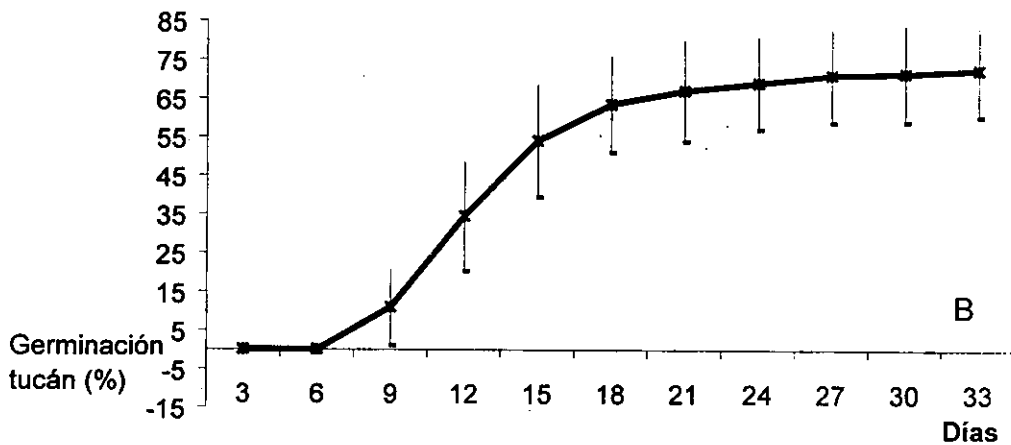


Figura 7. Respuesta germinativa de semillas de *Ficus perforata* obtenidas a partir de excretas de tucán (N = 10).

Asimismo, resulta evidente que carece de pendiente las curvas que describen el comportamiento de las semillas control y las semillas obtenidas de heces de murciélago. Esto se debe simplemente a que no germinaron las semillas (Figuras 4 y 5).

En cuanto a los porcentajes finales de germinación, en el **Cuadro 3** se observa que el porcentaje de germinación más alto fue de $70.3\% \pm 11.353$ para las semillas ingeridas por el tucán; mientras que $60.5\% \pm 16.406$ de las semillas ingeridas por los monos aulladores lograron emerger. El análisis de varianza indica que ambas cifras no difieren entre sí. También resulta relevante notar que en ambos tratamientos se obtuvo una desviación estándar entre réplicas mayor a diez. En la **Figura 8** se distinguen dos tendencias muy claras: en las columnas de tipo *a* no hubo germinación, mientras que en las columnas tipo *b*, se obtuvo una germinación de 35% a 90%, con un promedio de $66.75\% \pm 15.15\%$.

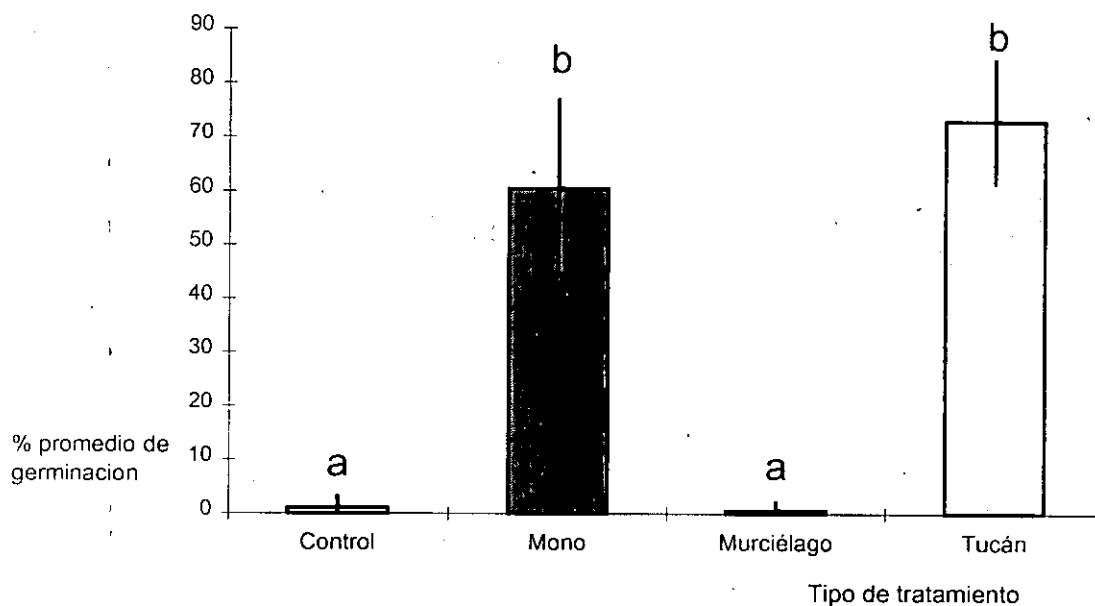


Figura 8. Porcentaje de germinación final de *F. perforata* promedio ($X \pm 2\sigma X$) para cada uno de los tratamientos ($N = 10$), al cabo de 40 días, donde $a > b$.

VIII. DISCUSIÓN

Existen dos condiciones previas para establecer el potencial de un frugívoro como agente dispersor de una especie vegetal. En primer lugar, evidentemente tiene que consumir los frutos (junto con las semillas) de dicha planta, ya sea de manera habitual o casual. En segundo lugar, el paso por el tracto digestivo no debe destruir las semillas. En el transcurso del muestreo, frecuentemente se observó tanto a los tucanes como a los aulladores mientras ingerían frutos maduros de *F. perforata*, y en la literatura existen numerosos trabajos que evidencian la preferencia de los tres vertebrados hacia los frutos de *Ficus* (Heithaus *et al.* 1975; Morrison 1978; Orozco-Segovia *et al.* 1985; Van Dorp 1985; Charles-Dominique 1993 y Reid 1997). Por otra parte, el primer resultado que se obtuvo fue la obtención de semillas intactas a partir de los tres tratamientos experimentales de ingestión. De tal forma que los frugívoros involucrados en este trabajo cumplen sin mayor problema con ambas condiciones.

Una vez establecida la actividad dispersora potencial de las tres especies, se realizaron las pruebas de germinación, con el consiguiente resultado de que las semillas de *Ficus perforata* no germinaron sin antes haber pasado por el estómago de un frugívoro. Este dato concuerda con el trabajo de Orozco-Segovia *et al.* (1985) en el cual encontraron que las semillas de *Ficus glabrata* no germinaron sin haber sido antes consumidas por

Artibeus jamaicensis; sin embargo, en nuestro caso los datos obtenidos para la misma especie de murciélago no representan ventaja alguna para la germinación. Presumiblemente, esta diferencia debería estar relacionada con las características superficiales de la testa de las semillas, pues *F. glabrata* no pertenece al subgénero *Urostigma*, y por lo tanto, no presenta una capa mucilaginosa (Bewley y Black 1985).

Se ha observado que las diferencias en la tasa y porcentaje de germinación pueden resultar de diferencias en el tiempo de retención en el sistema digestivo (Schupp 1993), sin embargo la mayor parte de los trabajos de germinación con especies endozoócoras no incluyen análisis sobre las alteraciones físicas, químicas o biológicas que sufren las semillas y que dan lugar a las diferencias en la respuesta germinativa (Barnea *et al.* 1991; Barnea *et al.* 1992; Figueredo 1993; Izhaki *et al.* 1995; Laman 1995; Lieberman y Lieberman 1986), pero un punto de partida para futuros estudios consistiría en establecer el intervalo mínimo de tiempo de tránsito digestivo que requiere *F. perforata* para una germinación exitosa. En este estudio se encontró que no fueron suficientes 40 minutos para facilitar la imbibición de agua, más en un intervalo de dos a tres horas se produjo el mismo efecto que en un intervalo de 19 a 21 horas. Vale la pena reflexionar sobre la similitud en la respuesta germinativa de las semillas entre el tratamiento por tucanes y el realizado por monos, a pesar de los tiempos de digestión tan distintos. Una posible solución a esta contradicción consiste en recordar que los monos aulladores dedican

gran parte de su tiempo a consumir hojas, e incluso presentan un colon bien adaptado para aprovechar materia altamente fibrosa (Chivers y Hladik 1980).

De los cuatro tratamientos implementados, el de semillas ingeridas por *R. sulfuratus*, produjo un porcentaje de germinación elevado, un tiempo reducido de inicio de la germinación y una tasa de germinación ligeramente más alta que la obtenida con la contribución de los monos. Uno de los numerosos trabajos que hablan de la relación ventajosa entre la ornitocoria y las semillas es el de Midya y Brahmachary (1991) que describe como las aves aumentan la tasa de germinación de semillas de *Ficus* aunque en este caso no se trata de una especie hemiepífita. primaria.

Los monos aulladores *A. palliata mexicana*, también mejoraron significativamente el porcentaje de germinación, que en este caso resultó ser de 60.5% una cifra equiparable a la obtenida por Estrada y Coates-Estrada (1984) en la misma región y para semillas de *Ficus* spp. ingeridas por *A. palliata* (se reporta que germinaron 60.1% de semillas procesadas por monos y 18.3 % sin procesar). No se especifica a que subgénero pertenecen las especies de *Ficus* en cuestión, pero seguramente al menos algunos de las muestras sí provenían de árboles estranguladores.

Independientemente de lo que los beneficios recibidos por la semilla com resultado del paso por el tracto digestivo de cualquier frugívoro, hay que mantener en perspectiva que la efectividad de un dispersor está en función de si contribuye al éxito reproductivo de la planta (Schupp 1993), y que entonces el hecho de que una semilla germine no asegura de manera alguna su establecimiento, desarrollo y propagación. Por ejemplo, los murciélagos frugívoros (Phyllostomatidae) frecuentemente defecan en cuevas, sitios nocturnos de anidación y durante el vuelo (Stiles y White 1986), así que independientemente de su efecto sobre la germinación, si la semilla cae en una cueva no tendrá posibilidad de establecerse en un sitio tan adverso a sus requerimientos (Orozco-Segovia *et al.* 1985; Dirzo y Domínguez 1986).

La deposición óptima de las semillas puede ser más importante para el éxito reproductivo de la planta que el aumento en la germinación causado por el dispersor (Howe y Smallwood 1982). Para plantas como *Ficus* y otras Moráceas que producen enormes cantidades de semillas, el sitio de deposición puede ser determinante (Figuereido 1993).

En el caso particular de *Ficus perforata* y en general para todas las especies del subgénero *Urostigma*, requieren de condiciones microambientales muy específicas para establecerse. Dado que son plantas hemiepífitas estranguladoras, para poder establecerse, las semillas deben ser depositadas sobre árboles hospederos en grietas o cavidades con

acumulación de materia orgánica y potencial de humedad alto (Laman 1995; 1996; Putz y Holbrook 1986; Swagel *et al.* 1997; Titus *et al.* 1990). Por estas características resulta lógico pensar que la capacidad del frugívoro para depositar las semillas en un microhábitat tan específico como son las grietas y hendiduras de los troncos puede estar muy relacionada con su tarea dispersora.

Los sitios de deposición habitualmente dependen de los patrones de movimiento y de defecación del dispersor. Tanto los monos aulladores como los tucanes y los murciélagos frugívoros, desarrollan parte de sus actividades diarias sobre las copas de los árboles, aunque los dos últimos también visitan los estratos medios e inferiores de los bosques (Fleming 1988). Únicamente los monos restringen sus actividades (incluyendo el forrajeo y la defecación) al dosel de la selva así que es muy factible que parte de sus heces caigan sobre ramas de árboles hospederos. Además, estos primates presentan patrones de conducta muy particulares, como el tallarse sobre las ramas después de defecar, los cuales podrían promover la deposición de las semillas en los micrositios favorables para la germinación y el establecimiento de plantas con formas de vida epífitas y hemiepífitas (Serio-Silva *com. pers.*). No se puede suponer que suceda lo mismo con los murciélagos que defecan mayoritariamente durante el vuelo y en sitios de anidación como son las cuevas (Morrison 1978). Los tucanes, se alimentan y excretan perchados, no

necesariamente en los estratos altos donde hay más posibilidad de que sus heces fecales caigan en sitios aptos para germinar.

Todas estas observaciones refuerzan la importancia de los frugívoros vertebrados para la dispersión de semillas de la especie de *Ficus* estudiada, pues la planta no sólo recibe un claro beneficio al momento de germinar, sino también al momento de establecerse en un micrositio tan inaccesible como son las grietas de los hospederos.

VI. CONCLUSIONES

Las conclusiones principales que se puede inferir de los resultados obtenidos son las siguientes:

- Para los árboles de *Ficus perforata* distribuidos en la extensión de selva tropical de Playa Escondida, Ver., existe una relación bien definida con una gran diversidad de vertebrados frugívoros que consumen sus frutos durante todo el año.
- La probabilidad de germinación de las semillas de *F. perforata* es significativamente mayor cuando han sido ingeridas por algún frugívoro.
- El efecto positivo sobre la respuesta germinativa se ve limitado por un tiempo mínimo de tránsito en el aparato digestivo del frugívoro, el cual oscila entre menos de una hora y dos horas.
- El efecto positivo inicial sobre la germinación decae considerablemente cuando se toman en cuenta los requerimientos microambientales para la germinación y establecimiento de esta planta hemiepífita.

IX. REFERENCIAS

- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a peruvian rainforest. *Biotropica* 31(1): 145-158.
- Barnea, A., Y. Yom-Tov y J. Friedman. 1991. Does ingestion by birds affect germination?. *Functional Ecology* 5: 394-402.
- Barnea, A., Y. Yom-Tov y J. Friedman. 1992. Effect of frugivorous birds on seed dispersal and germination of multi-seeded fruits. *Acta Oecologica* 13(2): 209-219.
- Bewley, J. D. Y M. Black. 1985. *Seeds, physiology of development and germination*. Plenum Press. Nueva York.
- Chapman, C. A. 1989. Primate seed dispersal: The fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21(2): 148-154.
- Charles-Dominique, P. 1993. Speciation and coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetatio* 107/108: 75-84.

-
- Chivers, D.J. y C. M. Hladik. 1980. Morphology of the gastrointestinal tract in primates: Comparison with other mammals in relation to diet. *Journal of Morphology* 166: 337-386.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 2: 349-357.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 4: 157-172.
- Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. 1994. Minister of Environment. Canadian Wildlife Service.
- Dew, J. L. y P. Wright. 1998. Frugivory and seed dispersal by four species of primates in Madagascar's eastern rain forest. *Biotropica* 30(3): 425-437.
- Díaz-Islas E. 1997. *Ramphastos sulfuratus* (tucán pico de cañoa). En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (Edrs.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp. 566-567.

- Dirzo, R. y C. A. Domínguez. 1986. Seed predation and the advantages of dispersal. En: Estrada, A.; Fleming, T. H. (Edrs.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 237-249.
- Eisenberg, J. F. 1983. *Ateles geoffroyi* (Mono Araña, Mono Colorado, Spider Monkey). En: Janzen, D. H. (Ed.). *Costa Rican Natural History*. Chicago University Press. pp. 451-453.
- Eisenberg, J. 1989. *Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics.*, v. 1. The University of Chicago Press., Chicago, Illinois.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6: 77-91.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1986. Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds. En: Estrada, A.; Fleming, T. H. (Edrs.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 93-104.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico: *Journal of Tropical Ecology* 7:459-474.

- Estrada, A., R. Coates-Estrada, C. Vásquez-Yañez, y A. Orozco-Segovia. 1984. Comparison of Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and bats (*Artibeus jamaicensis*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*. 7:3-13.
- Figueiredo, R. A. De. 1993. Ingestion of *Ficus enormis* seeds by howler monkeys (*Alouatta fusca*) in Brazil: effects on seed germination. *Journal of Tropical Ecology* 9: 541-543.
- Figueiredo, R. A. De y E. Perin. 1995. Germination ecology of *Ficus luschnathiana* drupelets after bird and bat ingestion. *Acta Oecologica* 16:71-75.
- Fleming, T.H. 1988. *The short-tailed fruit bat: A study in plant-animal interactions*. University of Chicago Press, Chicago. 365 pp.
- Fleming, T. H. y E. R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13(suppl): 45-53.
- Gardner, A. L. 1977. Feeding habits. En: Baker, R. J. et al. (Edrs.). *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae, Part II*. Spec. Publ., Mus Texas Tech Univ., 13: 293-350.

-
- Gautier-Hion, A. y G. Michaloud. 1989. Are figs always keystone resources for tropical frugivorous vertebrates? A test in Gabon. *Ecology* 70(6): 1826-1833.
- Guevara, S. y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. En: Estrada, A.; Fleming, T. H. (Edrs.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. 319-338 pp.
- Guevara, S., J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. *Potreros y Ganadería*. En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (Edrs) *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp. 43-58.
- Heithaus, E. R., T. H. Fleming y P. A. Opler. 1975. Patterns of foraging and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- Herrera, C. M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.
- Howe, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61(4): 944-959.

-
- Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: Murray, D. R. (Ed.). *Seed dispersal*. Sydney Academic Press. pp. 123-189.
- Howe, H. F. 1989. Scatter and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Ibarra-Manríquez, G. 1991. *Ficus* (Moraceae). Un género interesante para estudios en ecología y sistemática tropical. *Ciencia (México)* 42: 283-293.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca C. 1996. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Rev.Biol.Trop.* 44: 41-61.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfias y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida húmeda de México. *Biotropica* 23:242-254.
- Idani, G. 1986. Seed dispersal by pygmy chimpanzees (*Pan paniscus*): A preliminary report. *Primates* 27: 441-447.

-
- Izhaki, I. y U. N. Safriel. 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78: 56-65.
- Izhaki, I., C. Korine y Z. Arad. 1995. The effect of bat (*Rousettus aegyptiacus*) dispersal on seed germination in eastern Mediterranean habitats. *Oecologia* 101:335-342.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104(940): 501-528.
- Janzen, D. H. 1979. How to be a fig. *Annual Review of Ecological Systems*. 10:13-51.
- Janzen, D. H. 1983. Seed dispersal by vertebrate guts. En: Futuyama, D. J. y M. Slatkin (Edrs.). *Coevolution*. Sinauer Ass. Inc. Publ. pp. 233-263.
- Julliot, C. 1994. Frugivory and seed dispersal by red howler monkeys: evolutionary aspect. *Révue. Écologie. (Terre Vie)* 49: 331-341.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) on the seedling population in the understory of tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 85:431-440.
- Kantak, G. E. 1979. Observations on some fruit-eating birds in Mexico. *Auk* 6:183-186.

-
- Kaplin, B. A. y T. C. Moermond. 1998. Variation in seed handling by two species of forest monkeys in Rwanda. *American Journal of Primatology* 45: 83-101.
- Kaplin, B. A., V. Munyaligoga y T. C. Moermond. 1998. The influence of temporal changes in fruit availability on diet composition and seed handling in blue monkeys (*Cercopithecus mitis doggeti*). *Biotropica* 30(1): 56-71.
- Laborde, J. 1996. *Patrones de vuelo de aves frugívoras en relación a los árboles en pie de los pastizales*. Tesis Facultad de Ciencias UNAM. México, D.F.
- Laman, T. G. 1995 *Ficus stupenda* germination and seedling establishment in a Bornean forest canopy. *Ecology* 76(8): 2617-2626.
- Laman, T. G. 1996. Ficus seed shadows in a Bornean rain forest. *Oecologia* 107: 347-355.
- Lambert, F. 1989. Fig-eating by birds in a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5: 401-412.
- Landsborough, T. A. 1964. *A new dictionary of birds*. McGraw-Hill, E. U. A. pp. 829-831.

-
- Lieberman, M y D. Lieberman. 1986. An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* 2: 113-126.
- Lieberman, D., J. B. Hall, M. D. Swaine y M. Lieberman. 1979. Seed dispersal by baboons in the Shai Hills, Ghana. *Ecology* 60: 65-75.
- Medellín, R. A. y O. Gaona. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forests and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica* 31(3): 478-485.
- Midya, S. y R. L. Brahmachary. 1991. The effect of birds upon germination of banyan (*Ficus bengalensis*) seeds. *Journal of Tropical Ecology* 7: 537-538.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28:29-178.
- Moermond, T. C. y J. S. Denslow. 1984. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological monographs* (36): 865-897.
- Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology* 59: 716-723.

- Orozco-Segovia, A., C. Vázquez-Yanes; M. A. Armella y N. Correa. 1985. Interacciones entre una población de murciélagos de la especie *Artibeus jamaicensis* y la vegetación del área circundante, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo R. (Edrs.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz*. Editorial Alhambra Mexicana, México, D. F.; v. 2, pp. 365-377.
- Passos, F. C. 1997. Seed dispersal by black lion tamarin, *Leontopithecus chrysopygus* (Primates, Callitrichidae), in southeastern Brazil. *Mammalia* 61(1): 109-111.
- Putz, F. E. y N. M. Holbrook. 1986. Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9: 61-69.
- Ramírez, W. B. 1976. Germination of seeds of New World *Urostigma* (*Ficus*) and of *Morus rubra* L. (Moraceae) *Rev. Biol. Trop.* 24(1): 1-6.
- Reid, F. A. 1997. *A Field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press, NY. 334 pp.
- Rodríguez-Luna, E. 1997. *Alouatta palliata* (mono aullador, mono zambo, saraguato). En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (Edrs.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp. 611-615.

-
- Rogers, M. E., B. C. Voysey., K. E. McDonald., R. J. Parnell. y C. E. G. Tutin. 1998. Lowland gorillas and seed dispersal: The importance of nest sites. *American Journal of Primatology*. 45: 45-68.
- Rowell, T. E. y B. J. Mitchell. 1991. Comparison of seed dispersal by guenons in Kenya and capuchins in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 7: 269-274.
- Serio-Silva, J. C. y V. Rico-Gray. The influence of microclimate at different canopy levels on the germination of *Ficus (Urostigma)* seeds dispersed by Mexican howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*). Enviado para su publicación a *Selbyana* en noviembre de 2000.
- Scott, P. E. y R. F. Martin. 1984. Avian consumers of *Bursera*, *Ficus* and *Ehretia* fruit in Yucatan. *Biotropica* 16(4): 319-323.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- Skutch, A. F. 1971. Life history of the keel-billed toucan. *Auk* 88: 381-424.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*. 13(1):1-14.

-
- Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (Edrs.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 647 pp.
- Stiles, E. W. y D. W. White. 1986. Seed deposition patterns: Influence of season, nutrients and vegetation structure. En: Estrada, A. y T. H. Fleming (Edrs.). *Frugivores and seed dispersal*, 45-54. Dordrecht, Junk.
- Swagel, E. N., A. Van H. Bernhard y G. S. Ellmore. 1997. Substrate water potential constraints on germination of the strangler fig *Ficus aurea* (Moraceae). *American Journal of Botany* 84(5): 716-722.
- Terborgh, J. 1986a. Keystone plant resources in the tropical forest. En: *Conservation Biology II*. Soul, M. E. (Hrsg.) Sunderland, Mass Sinauer Assoc.: 330-344.
- Terborgh, J. 1986b. Community aspects of frugivory in tropical forests. En: Estrada, A.; Fleming, T. H. (Edrs.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht:371-384.
- Tiffney, B. H. 1986. Evolution of seed dispersal syndromes according to the fossil record. En: Murray, D. R. (Ed.). *Seed dispersal*. Sydney Academic Press. pp. 273-305.

- Titus, J. H., N. M. Holbrook y F. E. Putz. 1990. Seed germination and seedling distribution of *Ficus pertusa* and *F. tuerkheimii*: are strangler figs autotoxic? *Biotropica* 22(4): 425-428.
- Trejo, P. L. 1976. Diseminación de semillas por aves en Los Tuxtlas, Veracruz. En: Gómez-Pompa, A. C. Vázquez-Yanes, S. del Amo R. y C. Butanda (Edrs.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Compañía Editorial Continental, México. 447-470 pp.
- Tutin, C. E. G., E. A. Williamson, M. E. Rogers y M. Fernández. 1991. A case study of a plant-animal relationship: *Cola lizae* and lowland gorillas in Lope Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology* 7: 181-199.
- Utzurum, R. C. B. y P. D. Heideman. 1991. Differential ingestion of viable vs nonviable *Ficus* seeds by fruit bats. *Biotropica* 23(3): 311-312.
- Van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Second Edition. Springer-Verlag, Berlin.
- Van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo R. (Edrs.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Editorial Alhambra Mexicana, México.

-
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, G. Francois, y L. Trejo. 1975. Observation of tree dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. *Biotropica*. 7:73-76.
- Villa-Ramírez, B 1966. *Los murciélagos de México*. UNAM, Inst. Biol., México 491 pp.
- Wheelwright, T. N., W. A. Haber, K. G. Murray y C. Guindon. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: A survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16(3): 173-192.
- Wrangham, R. W.; C. A. Chapman y L. J. Chapman. 1994. Seed dispersal by forest chimpanzees in Uganda. *Journal of Tropical Ecology* 10: 355-368.
- Zhang, S. Y. y L. X. Wang. 1995. Fruit consumption and seed dispersal of *Zizyphus cinnamomum* (Rhamnaceae) by two sympatric primates, *Cebus apella* and *Ateles paniscus* in French Guiana. *Biotropica* 27: 397-401.

APÉNDICE

Descripción y distribución de las especies estudiadas

Alouatta palliata mexicana

Los monos aulladores de la subespecie *Alouatta palliata mexicana*, pertenecen a la familia Cebidae y a la subfamilia Alouattinae. En estos organismos al igual que en *A. palliata palliata*, se presenta una coloración café claro o dorado en el pelaje de los costados y es por esto que se les da el nombre común de "mono aullador de manto", aunque también es conocido localmente como "saraguato" o "mono sambo" (Reid 1997). Algunos individuos de *A. palliata mexicana* presentan manchas rosáceas en la piel de patas y manos, así como una pigmentación cremosa en el pelaje de estas extremidades y de la cola (Rodríguez-Luna 1997). Los machos adultos de *A. palliata* pesan aproximadamente de 6 a 7 kg y las hembras de 4 a 5 kg. El hueso hioides, relacionado con la fuerte vocalización, es mayor en los machos, quienes también presentan una barba más tupida que las hembras (Rodríguez-Luna 1997).

A. palliata es la especie de primate neotropical con mayor diversidad de hábitats, pues sus poblaciones se encuentran en bosques tropicales deciduos, selvas altas perennifolias y hasta en bosques de crecimiento secundario o con severa perturbación; desde el sur de Veracruz hasta la cordillera oeste de

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Colombia. En el estado de Veracruz sólo se encuentran poblaciones silvestres de *A. palliata mexicana* (Eisenberg 1989).



Figura 9. Mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*) en la localidad de Playa Escondida, Veracruz, México.

Artibeus jamaicensis

Los murciélagos frugívoros *Artibeus jamaicensis* constituyen una de las especies de mayor tamaño de la familia Phyllostomidae, subfamilia Sternodermatinae, ya que su tamaño corporal oscila entre 65 y 94 mm, la longitud del antebrazo es de 54-61 mm y su peso promedio es de 45 g; tienen el hocico corto y ancho en su porción anterior, con hoja nasal bien desarrollada, sin cola externa. Se trata de una especie ampliamente distribuida en México, abarca prácticamente toda la costa del Atlántico, incluyendo la Península de Yucatán, mientras que por la vertiente del Pacífico se localiza desde el sur de Sonora, hasta Chiapas. Fuera de la República

Mexicana, se encuentra distribuida hasta la parte norte de Bolivia y en el Caribe (Villa-Ramírez 1966).

A. jamaicensis forma grupos numerosos y comparte el refugio frecuentemente con otras especies. Su intervalo de forrajeo es de alrededor de 3.5 km² (Morrison 1978). Gardner (1977) reporta que la dieta de esta especie incluye 92 especies vegetales, entre las que destacan los higueros silvestres (*Ficus* sp). Con su poderosa maquinaria bucal, estos murciélagos desprenden los frutos para devorarlos en sitios que les sirven de refugio o que transitoriamente utilizan sólo para este objeto durante la noche (Villa-Ramírez 1966).



Figura 10. Murciélago, *Artibeus jamaicensis*. Tomado de Reid (1997).

Ramphastos sulfuratus

El tucán "Pico de canoa" (*Ramphastos sulfuratus*) pertenece a la familia Ramphastidae y al orden Piciformes. Se encuentra en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz y Yucatán, y vive en tierras bajas en la orilla de selvas, en claros, y en algunos cultivos (Díaz-Islas 1997). Su distribución se extiende hasta el sur de Brasil y norte de Argentina, encontrándose ausentes en las Antillas (Landsborough 1964). Esta especie ha sido declarada como amenazada (CITES 1994), debido principalmente a la destrucción de su hábitat y su comercio con fines de ornato. Es la especie de tucán de mayor tamaño en México ya que mide 450-500 mm de longitud total y pesa aproximadamente 450-500 g. Presenta un pico largo, ancho y ligero en forma de canoa; el plumaje tiene una gran variedad de colores entre los que sobresalen el verde, el azul, el rojo y el anaranjado (Díaz-Islas 1997).

De acuerdo a Coates-Estrada y Estrada (1986), los tucanes se ubican entre los frugívoros especialistas, y son considerados como importantes agentes dispersores, porque poseen un aparato digestivo poco muscularizado, con un pequeño estómago que favorece un pasaje leve y rápido de la semilla, además de que generalmente se alejan inmediatamente del árbol después de alimentarse.

Los tucanes, a pesar de ser esencialmente aves frugívoras, ocasionalmente consumen arañas, insectos, lagartijas y huevos y polluelos de otras aves (Skutch 1971).



Figura 11. *Ramphastos sulfuratus* alimentándose de frutos de *Ficus perforata*.

GLOSARIO

Adaptación. Atributo funcional de un organismo, producto de la selección natural.

Angiosperma. Planta que produce flores y cuyas semillas se desarrollan en un ovario o carpelo cerrado.

Arilo. Apéndice o cubierta externa, frecuentemente carnosa, de la semilla que se desarrolla a partir del hilio o funículo.

Carpelo. En las angiospermas, la estructura en la que se encuentran los óvulos.

Depredador de semilla. Organismo que consume la semilla o parte de ella, destruyendo al embrión.

Diáspora. En una planta es la unidad de dispersión.

Dispersión. Distanciamiento de la semilla con respecto a la planta progenitora; dispersión secundaria se refiere al movimiento adicional de las semillas posterior a la translocación inicial.

Dispersor. Agente o mecanismo mediante el cual se lleva a cabo la dispersión.

Embrión. En una semilla se refiere al epicótilo, hipocótilo, radícula y uno o más cotiledones.

Endospermo. Tejido embrionario nutritivo que se forma durante la fertilización doble.

Endozoocoria. Mecanismo de dispersión de las semillas en el que éstas son dispersadas después de ser ingeridas por un animal.

Escarificación. Cualquier tipo de proceso (mecánico, químico, biológico) que haga que la testa o cubierta dura de una semilla se vuelva permeable al agua y a los gases.

Establecimiento. Proceso mediante el cual una semilla germina y adopta un crecimiento independiente como plántula.

Estrangulador. Árbol con forma de vida hemiepífita primaria, que produce un sistema radicular robusto, que eventualmente forma un soporte propio que impide crecer al árbol hospedero e incluso llega a matarlo.

Forma de crecimiento. Hábito o forma que tiene una planta al crecer (árbol, arbusto, hierba, trepadora, etc); generalmente es una característica constante, aunque puede modificarse en función de las condiciones ambientales en que se desarrolla.

Frugívoro. Organismo que se alimenta de frutos.

Fruto. En sentido amplio, es el ovario maduro, incluyendo al embrión, endospermo y otros tejidos parentales.

Funiculo. Unión entre óvulo y placenta en las angiospermas

Germinación. Inicio del crecimiento de un embrión o espora.

Gremio. Grupo de especies que coexisten sin estar necesariamente emparentadas y que utilizan al menos un recurso en común.

Hemiepífita. Planta que mantiene una conexión vascular con el suelo durante una etapa de su vida. El estado epífita puede ser temprano (hemiepífita primaria) o bien tardío (hemiepífita secundaria).

Herbívoro. Organismo que se alimenta predominantemente de partes vegetales.

Hilio. Cicatriz en la semilla que muestra el punto en el que estaba adherida al funículo.

Latencia. Período de inactividad de las semillas (esporas, bulbos, yemas u otros órganos de la planta) durante el cual se ha detenido el crecimiento activo.

Mastozoocoria. Mecanismo de dispersión de las semillas en el cual los mamíferos son el agente dispersor.

Mucilago. Sustancia gelatinosa que absorbe el agua e incrementa su tamaño; se encuentra en diversas partes de las plantas, como semillas, frutos, hojas, etc.

Ornitocoria. Mecanismo de dispersión de las semillas en el cual las aves son el agente dispersor.

Plántula. Planta joven que se desarrolla a partir de una semilla que está germinando.

Quiescente. Condición durante la cual la semilla no puede germinar y se define como el arresto o retraso del metabolismo y del crecimiento, debido a que las condiciones ambientales no lo permiten.

Radícula. Raíz embrionaria.

Semilla. Óvulo maduro, que se desarrolla después de la fertilización; en las angiospermas es el embrión con o sin endospermo u otros tejidos de reserva, rodeado por uno o más integumentos.

Sistema de dispersión. Conjunto formado por una especie vegetal y las especies animales que consumen sus frutos.

Sombra de semillas. Patrón espacial con el que un individuo deposita sus semillas.

Testa. Capa externa de la semilla que sirve de protección; se desarrolla a partir de los tejidos que cubren al óvulo (integumentos).

Viable. Capaz de sobrevivir y desarrollarse; en el caso de las semillas, aquellas que se mantienen vivas y son capaces de germinar.

Zoocoria. Mecanismo de dispersión mediante el cual la semilla se dispersa usando a los animales como vectores o agentes dispersores.

REFERENCIAS

- Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: Murray, D. R. (Ed.). *Seed dispersal*. Sydney Academic Press. pp. 123-189.
- Janzen, D. H. 1983. Seed dispersal by vertebrate guts. En: Futuyama, D. J. y M. Slatkin (Edrs.). *Coevolution*. Sinauer Ass. Inc. Publ. pp. 233-263.