



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
ÁREA DE CONOCIMIENTO: ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LAS INTERACCIONES BIÓTICAS EN ALGUNOS ASPECTOS DE LA  
BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CACTUS *NEOBUXBAUMIA TETETZO* EN UN  
BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**ANA MARÍA CONTRERAS GONZÁLEZ**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM  
COMITÉ TUTOR: DRA. RENTON KATHERINE  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
COMITÉ TUTOR: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F. ENERO 2015.



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 18 de agosto de 2014, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **CONTRERAS GONZÁLEZ ANA MARÍA**, con número de cuenta **97363279**, con la tesis titulada **"EFECTO DE LAS INTERACCIONES BIÓTICAS EN ALGUNOS ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CACTUS *Neobuxbaumia tetetzo* EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARIA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA** :

Presidente: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA  
Vocal: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA  
Secretario: DRA. KATHERINE RENTON  
Suplente: DRA. MARÍA FELIX RAMOS ORDOÑEZ  
Suplente: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 27 de noviembre de 2014.

*M. del Coro Arizmendi*

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) a través de la beca 164991 para cursar el Doctorado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

La Dirección General de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo otorgado durante mis estudios.

El proyecto PAPIIT IN217511 y al proyecto CONABIO DS005, que financiaron el proyecto.

A los miembros de mi comité tutorial, la Dra. Katherine Renton y el Dr. Alfonso Valiente-Banuet, por su asesoría y apoyo que me brindaron durante esta etapa de mi formación académica y profesional.

## **AGRADECIMIENTOS**

Durante la elaboración de este proyecto de tesis, se encontraron involucrada un gran número de personas, cada una de ellas contribuyendo de una forma diferente, sin embargo su ayuda fue igualmente valiosa...

En primera instancia quiero agradecer a la Dra. Ma. Del Coro Arizmendi por su dirección para la realización del presente trabajo, así como por el apoyo que me otorgó durante la el desarrollo del mismo, por su paciencia, por sus comentarios, por sus valiosas enseñanzas, por su confianza, por haberme permitido trabajar de nuevo con el proyecto de la Guacamaya Verde.

Quiero externar mi más sincero agradecimiento al Dr. Alfonso Valiente Banuet, que me ayudo a construir parte de esta tesis. Gracias a él me pude adentrar en el mundo de las interacciones planta-planta, aprendí que una buena revisión de literatura es fundamental en el desarrollo de cualquier proyecto de investigación.

Agradezco a la Dra. Katherine Renton, por su participación durante el desarrollo del presente trabajo, por sus comentarios, críticas y sugerencias que permitieron enriquecer esta tesis, así como de sus revisiones de los manuscritos que forman parte de esta tesis.

Agradezco al apoyo otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca para manutención, con el número de registro de becario 164991.

A la Dirección General de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México que me otorgo apoyos que me fueron otorgados durante mis estudios de posgrado.

Al proyecto PAPIIT IN217511 y al proyecto CONABIO DS005, que se encontraban a cargo de la Dra. M. del C. Arizmendi A. y que financiaron el proyecto y que gracias a ellos fue posible obtener los datos del presente trabajo.

A los miembros del comité tutorial y del jurado; la Dra. María del Coro Arizmendi, la Dra. Katherine Renton, el Dr. Alfonso Valente-Banuet, a la Dra. Ana E. Mendoza Ochoa, a la Dra. María F. Ramos Ordoñez el Dr. Adolfo G. Navarro Siguenza, por sus recomendaciones, sugerencias, críticas en las revisiones que ayudaron a mejorar el presente trabajo.

Al Dr. Héctor O. Godínez Álvarez, por haber aceptado impartirme un curso *ad hoc* durante mis estudios de posgrado. Así como por sus comentarios, sugerencias, y porque me dio la oportunidad de discutir algunos aspectos metodológicos que forman parte de esta tesis, que fueron de gran utilidad para del primer y tercer capítulo de la misma.

A la Dra. Ana E. Mendoza Ochoa, por sus comentarios y sugerencias que me brindo para la elaboración del segundo capítulo, así como por su apoyo que me otorgó durante mi estancia en el Instituto de Ecología.

La realización de la presente tesis no hubiera sido posible a todas aquellas personas que participaron durante la toma de datos durante el trabajo de campo, ya sea con sueño o sin él, con flojera o sin ella, aunque algunas salidas hayan sido más pesadas que otras (pero no menos importantes), y que algunas salidas les dejaron picaduras de chaquistes, mosquitos y hormigas (sobre todo estos últimos ocasionaron que se bajaran el pantalón más de una persona), raspones, mojadadas, rasguños, espinadas, caídas, cansancio, insolación, y quizás alucinaciones. Gracias a: Ezel J. Galindo, Edson Espinoza, Gabriela de la Cruz, Francisco A. Rivera, Gabriel López, Daniel Sánchez, Jorge Mendoza, Verónica García, Carlos Rosas, Ricardo Álvarez, Sergio D. Infante, Karla Rodríguez, Axel Sotomayor, Emanuel Leal,

Berenice Núñez, Javier Robles, Andrea Cerón, Héctor Ortega, Rafael Bribiesca, Rodrigo, Mauricio Pérez, Ángeles López, Jaqueline, Cuauhtémoc Gutiérrez, Andrea López, Erik López, Elisa Parra, Leopoldo Vázquez, Leonardo Vega y Manuel Soberanes. Sin embargo, quiero agradecer de manera especial a Ezel Galindo, Edson Espinoza y Gabriela de la Cruz, por su apoyo.

A Jorge Mendoza, que me hizo ver las cosas desde otro punto de vista, y porque me brindó su apoyo.

A las personas que me ayudaron para la elaboración del material que fue necesario en el campo, Esteban Contreras A., Elia González, Elba Contreras y Ameyalli Granados.

A los miembros del laboratorio de ecología de comunidades del Instituto de Ecología de la UNAM; Alicia Montesinos, Juan Pablo Castillo, Lugi Sortibrán, Andrea Cerón, Rocío Cares, y Carlos Silva, por su amistad, apoyo, comentarios y sugerencias que me otorgaron durante mi estancia en el Instituto de Ecología.

A los miembros y ex miembros del laboratorio de Ecología de la UBIPRO, por sus comentarios y sugerencias que me dieron durante mis estudios de posgrado en especial a Francisco A. Rivera Ortíz y Gabriel López Segoviano.

A las Autoridades de Bienes Comunales de las localidades de Santa María Tecomavaca, Oaxaca, por haberme permitido realizar el presente trabajo en sus comunidades, y por las facilidades que me otorgaron. De manera especial quiero agradecer a Alfredo Ferrer por su apoyo durante el trabajo de campo.

A mis amigos que estuvieron echándome porras en todo momento, en las buenas y en las malas; Guadalupe Bautista, Rocío Serrano, Ezel Galindo, Alma Soto, Daniela Medina,

Israel delgado, Gabriela de la Cruz, Edson Espinoza, Francisco Rivera, Susette Castañeda, Carla Centeno, Leopoldo Vázquez, Pedro Estrella y Carlos Rosas.

A las personas que han entrenado conmigo Krav Magá y Luta Lubre en el dojo, quienes me alentaron y soportaron aquellos días que me encontraba estresada. De manera especial quiero agradecer a Alma Soto, Israel Castellanos, Albano Santiago y Michael Solis.

A Israel Castellanos que me escuchó y me brindó su apoyo incondicional.

Finalmente quiero agradecer a mis padres Elia González y Esteban Contreras, a mis hermanos, Esteban, Elba y Alejandro, por el apoyo que me otorgaron durante mis estudios, por su amor, por su respaldo, sus palabras, sus enseñanzas, y por haberme alentado en todo momento que su apoyo fue fundamental para iniciar, desarrollar y terminar mis estudios de doctorado.



## **DEDICATORIA**

A MIS PADRES Y HERMANOS...

Porque este trabajo estuvo impulsado principalmente por ustedes.

## Índice

Resumen	1
Abstract	3
Introducción general	5
Capítulo I. Pre-dispersal seed predation of columnar cactus <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> (Cactaceae) by birds, in central México	13
Capítulo II. Papel de los frugívoros diurnos y nocturnos que se alimentan de los frutos de <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> , durante la etapa de dispersión de semillas en un bosque tropical caducifolio	29
Capítulo III. Competitive effects of understory species explains better the competitive effects in more productive sites along a stress gradient	61
Capítulo IV. Efecto de la luz en la distribución espacial de <i>Neobuxbaumia tetetzo</i> en un bosque tropical caducifolio.	104
Capítulo V. Discusión general y conclusiones	87

## Resumen

Las interacciones bióticas pueden alterar la estructura y dinámica de las poblaciones y de las comunidades, propiedades que pueden ser determinados por factores bióticos y/o abióticos. El proceso biológico que conecta la etapa del establecimiento con la remoción de semillas del ciclo reproductivo de las plantas es la dispersión de semillas, la cual tiene un impacto directo en su dinámica poblacional. Se ha descrito que en el caso de las cactáceas en ambientes áridos el establecimiento, que es la etapa más crítica de su ciclo de vida, se lleva a cabo mediante el proceso de facilitación, sin embargo se desconoce qué ocurre en los bosques tropicales estacionales donde estas especies se establecen.

El cactus columnar *Neobuxbaumia tetetzo* se distribuye comúnmente en el matorral xerófilo y en el bosque tropical caducifolio (BTC). En el BTC, se ha descrito que existe una elevada depredación de semillas causada por la guacamaya verde pero se desconocen sus patrones de establecimiento de este cactus. Debido a la presencia de esta ave en el BTC, nosotros esperábamos que el proceso de dispersión de semillas fuera afectado por la depredación de semillas pre-dispersiva, y esperábamos que los dispersores efectivos fueran los murciélagos. Por otra parte, debido a que las plantas con metabolismo ácido de las crasuláceas requieren de una cantidad mínima de luz para llevar a cabo la fotosíntesis, esperábamos que la luz jugara un papel importante en el establecimiento y en la distribución espacial de este cactus en el BTC, es decir, esperábamos que el establecimiento fuera más frecuente bajo especies nodrizas de cobertura poco densa, y que los cactus se distribuyeran en sitios con mayor cantidad de luz en el área de estudio.

En el presente estudio se evaluó el impacto en la dispersión de semillas de los frugívoros que se alimentan de los frutos del cactus columnar *Neobuxbaumia tetetzo*, en el BTC, a partir del contexto comunitario en el cual las semillas son depredadas o pueden ser depositadas en los sitios

adecuados para su establecimiento. Por otra parte, evaluamos los patrones de establecimiento de este cactus bajo especies con copas densas, ralas y en espacio abierto.

En el primer capítulo, evaluamos la depredación de semillas de las aves que se alimentan de los frutos de *N. tetetzo* durante la temporada de fructificación del 2009. Encontramos que las aves removieron gran proporción de frutos, y el mayor porcentaje de las semillas fueron depredadas.

En el segundo capítulo evaluamos la efectividad de dispersión de los frugívoros que se alimentan de los frutos de este cactus en el BTC durante la temporada de fructificación del 2013. Los resultados muestran que los murciélagos son los dispersores efectivos, ya que depositan las semillas en sitios adecuados para su establecimiento.

En el tercer capítulo se puso a prueba la hipótesis del gradiente de estrés mediante el estudio de los factores que determinan las bajas tasas de reclutamiento de *N. tetetzo* en el BTC. Los resultados muestran que en el BTC la interacción que predomina es la competencia por luz y nutrientes con especies cercanas.

En el cuarto capítulo pusimos a prueba el papel de la luz como un factor limitante en la distribución espacial de *N. tetetzo* en el BTC, ya que en el área se distribuye principalmente en pendientes. Los resultados muestran que durante no existe una relación entre el número de individuos de este cactus y la cantidad de luz.

En el quinto capítulo mostramos que en el ambiente con mayor humedad y productividad, se encuentran presentes interacciones positivas y negativas, tales como la dispersión pre-dispersiva y la depredación de semillas. Durante la etapa de establecimiento de *N. tetetzo* se encuentra presente la facilitación y la competencia con especies de plantas perenes (plantas nodrizas) y con especies de sotobosque, que posiblemente podrían determinar la distribución de la especie en el área de estudio.

## **Abstract**

Biotic interactions may alter the structure and population dynamics and communities, which can be caused by biotic or abiotic factors. The biological process that links the establishment stage with the final stage of the reproductive cycle of plants is seed dispersal, which has a direct impact on the population dynamics of plants. It has been reported that in the case of cacti the establishment in arid environments, is the most critical stage of the life cycle of plants, takes place through the facilitation, however it is unknown which occurs in tropical forests.

The columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* is distributed in shrubland and tropical deciduous forest (TDF). Has been described that in TDF exist a high rate of seed predation of this cactus, caused by Military Macaw. In this environment the patterns of establishment of this cactus are unknown. Due to the presence of this bird, we expect that the process of seed dispersal was affected by pre- dispersal seed predation, and the effective dispersers would bats. Moreover, because plants with crassulacean acid metabolism require a minimum amount of light to carry out the photosynthesis, we expected light play an important role in the establishment and in the spatial distribution of this cactus in TDF, presenting this phase of the life cycle from this species of cactus with sparsely canopied perennial species and this cactus have a distribution in areas with more light.

In the present study, we evaluated the impact on seed dispersal by frugivores that feed on the fruits of the columnar cacti *Neobuxbaumia tetetzo* in TDF, from a community context in which the seeds are predated or may be deposited on suitable microhabitats for establishment. Also, we evaluated the patterns of establishment of this cactus under sparse, dense canopies species and open space.

In the first chapter, we evaluated the effect of birds feeding on fruits of *N. tetetzo* during 2009 fruiting season. We found that, birds removed a large proportion of fruits, and the highest percentages of seeds removed were predated.

In the second chapter, we evaluate the effectiveness of seed dispersal of the frugivores feeding on this cactus in the TDF during the fruiting season of 2013. Results showed that bats were the main effective seed dispersers because put the seeds in suitable sites for establishment.

In the third chapter, we tested the stress gradient hypothesis by studying the factors that determine the low recruitment rates of *N. tetetzo* in TDF. The results showed that in the TDF the interaction that predominates is the competition of light and nutrients with immediate neighborhood to young cactus.

In the fourth chapter, we tested the role of light as a limiting factor of the spatial distribution of *N. tetetzo* in TDF, as in the study area their distribution is principally in pending not even. The results showed that is no relationship between the number of individuals of this cactus and the quantity of light.

In the fifth chapter we show that in the environment with higher humidity and productivity, are present positive and negative interactions, such as seed dispersal and pre- dispersal seed predation. During the establishment step of *N. tetetzo*, the interactions of facilitation and competition are present with perennial plants (nurse plants) and understory species that could possibly determine the distribution of the species in the study area.

## **Introducción general**

La distribución y diversidad de las especies varían a lo largo de gradientes geográficos y ambientales, así mismo, las interacciones interespecíficas y las especies interactuantes comúnmente pueden diferir en sus rangos geográficos (Thompson 1999a, Gomulkiewicz *et al.* 2000, Thompson 2005). Se ha descrito que las interacciones bióticas pueden alterar la estructura y dinámica de las poblaciones, así como la ecología y evolución de las especies interactuantes (Howe & Samallwood 1982, Howe 1986, Clay & Holah 1999, Rudgers *et al.* 2004), por lo que el entendimiento de los procesos de interacción biótica a lo largo de gradientes ambientales físicos se ha convertido en un tema central de la ecología (Thompson 2005).

El balance de las interacciones positivas y negativas depende en gran medida del grado de estrés abiótico, ya que se ha descrito que en sitios menos estresantes a lo largo de un gradiente ambiental, los mejores competidores son los que dominan, debido a que presentan caracteres que les permiten obtener eficientemente el recurso en el ambiente, mientras que en sitios más estresantes, las especies con mejor capacidad competitiva son afectadas y las especies adaptadas a las condiciones ambientales más extremas son las que dominan en el ambiente (Grime 1977, 1979).

Bertness y Callaway (1994) proponen la hipótesis del gradiente de estrés (SGH), en dónde expresan la importancia de la facilitación y la competencia a lo largo de un gradiente de estrés. Esta hipótesis muestra que en sitios donde el estrés ambiental es elevado la interacción que predomina es la facilitación, en cambio, cuando los ambientes son más benignos la competencia se constituye como una interacción predominante (Bertness & Callaway 1994). Este puede ser el caso de la cactácea columnar *Neobuxbaumia tetetzo*, una especie endémica de los estados de Puebla y Oaxaca, cuya distribución ocurre a lo largo de un gradiente ambiental que va del matorral xerófilo con 380 mm de precipitación hasta los bosques tropicales caducifolios con 513.2 mm de

precipitación anual en la parte sur (Valiente-Banuet *et al.* 2000). Estudios previos indican que en los sitios más estresantes, la densidad de esta especie va de *ca.* 1200 individuos/ha (>1m de altura; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991), hasta cerca de 315 individuos/ha (>1m de altura) para el bosque tropical caducifolio (BTC).

A nivel de la comunidad el proceso biológico que conecta el establecimiento y la fase de remoción de semillas del ciclo reproductivo de las plantas es la dispersión de semillas. El cual es un proceso complejo que abarca una serie de etapas enlazadas, que van más allá de la remoción de semillas, la germinación, emergencia de plántulas y establecimiento (Jordano & Herrera 1995, Wang & Smith 2002, Godínez-Álvarez & Jordano 2007). Dentro del proceso de dispersión de semillas es importante determinar la calidad de los sitios donde las semillas son depositadas, para la germinación, establecimiento y sobrevivencia de las plántulas (Castillo & Valiente-Banuet 2010). Por lo que la efectividad de los dispersores, es medida como la contribución que hace cada frugívoro a la adecuación de una planta (Schupp 1993). La efectividad de dispersión es un parámetro que explica de forma más precisa y cuantitativa el beneficio que ofrecen los frugívoros a las plantas que consumen (Calviño-Cancela & Martín Herrero 2009).

Durante la etapa de dispersión de semillas las plantas puede ser afectada por la depredación de semillas, la cual impone una fuerte presión de selección sobre las plantas (Janzen 1970, Harper 1977, Hulme & Benkman 2002, Ibañez & Schupp 2002). Entre los principales depredadores de semillas pre- y post dispersivos se encuentran los insectos y mamíferos (Peres 1991, Peres & Baider 1997), mientras que las aves son depredadores de semillas pre- dispersivos principalmente (Janzen 1971). Se ha señalado que en el Neotrópico, los Psitácidos (loros, periquitos y guacamayos) son importantes depredadores de semillas pre- dispersivos de semillas (Higgins 1979, Janzen 1981, Galetti & Rodrigues 1992, Galetti 1993, Renton 2001, 2006; Trivedi *et al.* 2004, Francisco *et al.* 2008, Haugaasen *et al.* 2008, Villaseñor-Sánchez *et al.* 2010, Ragusa-Netto 2011).



Tanto la dispersión de semillas como su depredación juegan papeles importantes en la demografía de las plantas y en la diversidad de los bosques tropicales (Janzen 1970, Hulme & Benkman 2002). Los impactos que tienen los dispersores y depredadores de semillas sobre las especies que consumen, pueden ser observados y se reflejan en la tasa de crecimiento poblacional tanto de las plantas como de los animales (Addicott 1986, Godínez-Álvarez & Jordano 2007).

En el matorral xerófilo, en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, Godínez-Álvarez *et al.* (2002) reportan que el murciélago nectarívoro *Leptonycteris yerbabuena* es el dispersor más efectivo de *N. tetetzo*, debido a que éste remueve gran cantidad de semillas, es abundante en el área de estudio y deposita las semillas en sitios apropiados para su establecimiento, por lo que esta especie es considerada clave en la dinámica poblacional del cactus en estos sitios.

*N. tetetzo* también se encuentra distribuido en el BTC, donde las condiciones ambientales son menos estresantes, es decir existe mayor humedad y la productividad es mayor. Sin embargo, en este sitio también se encuentra la guacamaya verde (*Ara militaris*), la cual presenta elevadas tasas de consumo de los frutos de este cactus, y es una especie considerada depredadora de semillas (Contreras-González *et al.* 2009), que no se distribuye en el matorral xerófilo (Howell & Webb, 1995)

Los primeros estadios del ciclo de vida de las plantas se encuentran fuertemente influenciados por factores bióticos y abióticos, y éstos afectan sensiblemente el ciclo de vida de las plantas, por lo que su estudio permite comprender la dinámica de poblaciones y de las comunidades (Steerbergh & Lowe 1969, Harper 1977, Hutto *et al.* 1986, McAuliffe 1988, Polis, 1991, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Khurana & Singh 2001, Ibañez & Schupp 2002, Castro *et al.* 2004, Callaway 2007, Castillo & Valiente-Banuet 2010). Algunos estudios han mostrado que durante los primeros estadios existen elevadas tasas de mortalidad y lo que ocurra durante esta fase tendrá efectos en la dinámica, tanto a nivel de las poblaciones como de las comunidades (Steenberg &

Lowe 1969, Harper 1977, Khurana & Singh 2001, Ibañez & Schupp 2002, Castro *et al.* 2004, Castillo & Valiente-Banuet 2010).

Bajo un enfoque experimental, Ruíz (2007) reporta que mediante la remoción de las especies de plantas vecinas a las plántulas y juveniles de *N. tetetzo*, en ambientes donde las condiciones ambientales son menos estresantes, con mayor humedad y productividad, el crecimiento de los individuos de *N. tetetzo* se ve favorecido, indicando que la interacción es principalmente competitiva. Por el contrario en el matorral xerófilo, las especies vecinas a los individuos de *N. tetetzo* disminuyen el crecimiento del cactus, indicando que durante los primeros estadios la interacción predominante es positiva (facilitación). Se ha mostrado que en ambientes áridos donde las condiciones ambientales son impredecibles, debido a la baja y errática precipitación, y a las altas temperaturas, la germinación y el establecimiento de las cactáceas se lleva a cabo mediante la facilitación (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Valiente-Banuet *et al.* 1991, Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Valiente-Banuet *et al.* 2002), sin embargo se desconocen los patrones de establecimiento para el BTC.

Por otro lado, se sabe que las plantas con metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM), durante el día requieren un cantidad mínima de  $3 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (punto de compensación) para la absorción de dióxido de carbono mediante la vía fotosintética durante la noche, y la liberación de oxígeno a través de la respiración, (Nobel 1988, Nobel & Hatsock 1983, Barker & Adams 1997, Lüttge 2004 Dupuy & Chazdon 2008).

Debido a que en el extremo ambiental donde las condiciones ambientales son menos estresantes, existe mayor cantidad de humedad y productividad, nosotros esperábamos que los dispersores efectivos fueran los murciélagos como ha sido descrito para el matorral xerófilo. Sin embargo, por la presencia un depredador con elevadas tasas de consumo, en el BTC, esperábamos

que el proceso de dispersión de semillas y el reclutamiento de este cactus se vieran afectados por la depredación de semillas pre- dispersiva. Por otra parte, debido a que las plantas con metabolismo ácido de las crasuláceas requieren de una cantidad mínima de luz para llevar a cabo la fotosíntesis, esperábamos que la luz jugara un papel importante en el establecimiento y en la distribución espacial de este cactus en un ambiente con mayor productividad, es decir esperábamos que el establecimiento ocurriera principalmente bajo especies de plantas perenes con coberturas poco densas y que los cactus se distribuyeran en sitios con mayor cantidad de luz en el área de estudio.

En el presente estudio se evaluó el efecto que tienen las interacciones bióticas en algunos aspectos de la biología reproductiva del cactus columnar *N. tetetzo* en un bosque tropical caducifolio. Determinamos el impacto en la dispersión de semillas de los frugívoros que se alimentan de los frutos del cactus columnar *N. tetetzo* en el BTC, a partir del contexto comunitario en el cual las semillas son depredadas o depositadas por los frugívoros en diferentes especies de plantas perennes. Por otra parte pusimos a prueba la hipótesis del gradiente de estrés en la etapa de establecimiento de este cactus en el BTC, comparándola con un ambiente estresante, el matorral xerófilo, para lo cual evaluamos los patrones de establecimiento de este cactus en el BTC bajo especies con copas densas, ralas y en espacio abierto.

El presente trabajo se encuentra estructurado en cinco capítulos para facilitar su estudio. En el primer capítulo se analizan las interacciones negativas y positivas que ocurren durante la etapa pre- dispersiva de semillas, tales como la depredación y dispersión de semillas por las aves, durante la temporada de fructificación de *N. tetetzo* del año 2009. Por lo que éste capítulo se titula; “Pre-dispersal seed predation of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae) by birds in central Mexico”, aceptado para su publicación en la revista *Ornitología Neotropical*. Debido a que en el BTC, se encuentra un depredador que se alimenta de los frutos de este cactus que no se

encuentra en el matorral xerófilo, esperábamos que las tasas de depredación fueran mayores y las tasas de dispersión de semillas fueran menores a las reportadas para el matorral xerófilo. Se midió el papel que juegan las aves que se alimentan de los frutos de este cactus mediante la efectividad de dispersión. Encontramos que, existió una elevada depredación de semillas ocasionada por las palomas de alas blancas (*Zenaida asiatica*), las guacamayas verdes (*Ara militaris*), y en menor medida por los gorriones mexicanos (*Haemorhous mexicanus*). Esta elevada depredación de semillas podría reducir la disponibilidad de alimento a los dispersores de semillas.

En el segundo capítulo que lleva por título “Papel de los frugívoros diurnos y nocturnos que se alimenta de los frutos de *Neobuxbaumia tetetzo*, durante la etapa de dispersión de semillas en el bosque tropical caducifolio”. En el cual debido a que en la temporada de fructificación del 2009 no fue posible evaluar la efectividad de dispersión de los frugívoros nocturnos, para la temporada de fructificación del 2013 de *N. tetetzo*, evaluamos la efectividad de dispersión de los frugívoros diurnos y nocturnos que se alimentan de los frutos de *N. tetetzo* en el BTC. En este estudio incorporamos el efecto de la calidad del microhábitat, así como la lluvia de semillas, dentro de la efectividad de dispersión. Encontramos que los dispersores efectivos de *N. tetetzo* en el BTC son los murciélagos, como ocurre en el matorral xerófilo, debido a que estos remueven gran cantidad de semillas y las colocan en sitios apropiados para su establecimiento.

El tercer capítulo lleva por título, “Competitive effects of understory species explains better the competitive effects in more productive sites along a stress gradient”. Que será sometido a la revista *Plant Ecology*. En este capítulo se puso a prueba la hipótesis del gradiente de estrés (SGH), en un ambiente donde existe mayor humedad y productividad. Algunos trabajos que ponen a prueba esta hipótesis encuentran inconsistencias, ya que los estudios se han enfocado en comparar las interacciones entre especies a lo largo de un gradiente, asumiendo interacciones pareadas, aisladas

del contexto comunitario (Maestre *et al.* 2009, He *et al.* 2013). Nosotros mostramos evidencia que apoya a la SGH, ya que en el BTC existe una elevada mortalidad de individuos, ocasionada por la elevada competencia por luz y nutrientes con especies cercanas a los cactus jóvenes que se presenta en el BTC. Además este trabajo es el primero en mostrar que una especie (especie A) que se encuentra en ambos extremos del gradiente de estrés (ambientes estresantes y en ambientes con mayor humedad y productividad) tiene efectos positivos sobre otra especie (especie B) en ambos extremos del gradiente de estrés, es decir no cambia de signo su interacción como se ha descrito en la SGH, lo cual no apoya a esta hipótesis. Sin embargo, las interacciones planta-planta no necesariamente son ejercidas por las plantas nodrizas focales, sino más bien por el vecindario inmediato a los cactus jóvenes (especies de sotobosque), lo cual enfatiza la importancia de considerar interacciones multiespecíficas (He *et al.* 2013).

En el cuarto capítulo titulado “Efecto de la luz en la distribución espacial de *Neobuxbaumia tetetzo* en el bosque tropical seco”, se puso a prueba el papel de la luz en la distribución espacial de este cactus en el BTC, ya que esta especie no presenta una distribución homogénea en el sitio, encontrándose principalmente en laderas. Las plantas que presentan un metabolismo CAM, requieren de una cantidad mínima de luz durante el día ( $3 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) para poder llevar a cabo la fotosíntesis durante la noche, ya que en los bosques tropicales la luz es un factor limitante debido a la presencia de cobertura vegetal (Nobel 1988, Nobel & Hatsock 1983, Dupuy & Chazdon 2008).

En el quinto capítulo se aborda de manera general lo que se encontró en los cuatro capítulos anteriores. Encontramos que la población de *N.tetetzo* en el BTC es afectada por la elevada depredación de semillas pre-dispersiva, el bajo reclutamiento de individuos, determinado por la elevada mortalidad de plántulas y por la competencia de los cactus jóvenes con sus vecinos inmediatos. Las interacciones positivas y negativas tienen una influencia directa

e indirecta sobre el cactus columnar *N. tetetzo* en el este ambiente. La depredación es una interacción que tiene fuertes impactos sobre las plantas, y en el caso del cactus *N. tetetzo*, los depredadores disminuyen la disponibilidad de semillas a los dispersores efectivos. En el BTC la depredación de semillas pre- dispersiva tiene fuertes impactos ocasionados principalmente por la paloma de alas blancas y la guacamaya verde, a diferencia del matorral xerófilo donde la depredación pre- dispersiva es menor y no se encuentra la guacamaya verde. Algunos dispersores de semillas muestran una baja efectividad de dispersión debido a la conducta que muestran estos después de forrajear, ya que muestran mayor probabilidad de depositar las semillas en sitios inadecuados para el establecimiento. Las interacciones planta-planta, que se presentan en los primeros estadios del ciclo de vida de este cactus, determinan la baja sobrevivencia de los cactus jóvenes, ya que en el BTC la interacción que predomina en los primeros estadios, es la competencia a contrario a lo que ocurre en el matorral xerófilo, donde la interacción predominante es la facilitación. La luz es factor importante que determina el establecimiento de este cactus en este ambiente, ya que bajo especies con copas menos densas existe mayor entrada de luz lo cual de manera indirecta permite el establecimiento de especies de sotobosque, que a su vez compiten por agua y nutrientes con los cactus jóvenes de *N. tetetzo*. Por otra parte la luz es un factor que puede llevar a determinar la distribución espacial de este cactus en el área de estudio, debido a que las plantas CAM requieren de una cantidad de luz mínima para llevar a cabo la fotosíntesis durante la noche.

**CAPITULO I. Pre-dispersal seed predation of columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*  
(Cactaceae) by birds in central Mexico**

*Neotropical Ornithology* 2014

ORNITOLOGIA NEOTROPICAL 25: 373–387, 2014  
© The Neotropical Ornithological Society

## PRE-DISPERSAL SEED PREDATION OF THE COLUMNAR CACTUS (*NEOBUXBAUMIA TETETZO*, CACTACEAE) BY BIRDS IN CENTRAL MEXICO

Ana María Contreras-González & María del Coro Arizmendi

Laboratorio de Ecología, UBIPRO, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Avenida de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, México. C. P. 05490. *E-mail*: [acontrerasgonzalez@gmail.com](mailto:acontrerasgonzalez@gmail.com)

**Resumen.** – Depredación pre-dispersiva por aves del cacto columnar (*Neobuxbaumia tetetzo*, Cactaceae) en el centro de México. – La depredación de semillas es una fuerza ecológica que afecta a los individuos y poblaciones. Una disminución en la disponibilidad de semillas ocasionada por la depredación influenciará la tasa de reclutamiento, afectando el tamaño de la población y la composición de las comunidades. Evaluamos la importancia de las aves frugívoras como depredadoras de semillas del cacto columnar (*Neobuxbaumia tetetzo*) en el bosque tropical deciduo. Para esto, medimos la efectividad de las aves como dispersoras de semillas, utilizando los componentes de calidad y cantidad. Las aves removieron el 48,4% de las semillas, del cual 41,4% fue depredado, ya que las semillas fueron destruidas al pasar por el tracto digestivo de las Palomas ala blanca (*Zenaida asiatica*), Guacamayas verdes (*Ara militaris*) y Pinzones mexicanos (*Haemorhous mexicanus*). El desempeño de *N. tetetzo* hasta un año de sobrevivencia varió significativamente entre microhábitats, y solo seis microhábitats (*Cyrtocarpa procera*, *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia*, *Cnidosculus tehuacanensis*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Amphyteriguim adstringens* y *Mimosa luisana*) tuvieron efectos positivos sobre la sobrevivencia del cacto. Los Carpinteros pecho gris (*Melanerpes hypopolius*) y los Carpinteros mexicanos (*Picooides scalaris*) no destruyeron las semillas al pasar por su tracto digestivo, pero después de alimentarse las aves visitaron con alta frecuencia otros individuos de *N. tetetzo*, lo que incrementaría la probabilidad de depositar las semillas bajo un conoespecífico. Este estudio mostró que desde la perspectiva de la dispersión, la depredación de semillas y la conducta de los carpinteros después de alimentarse afectaron negativamente a más de la mitad de las semillas producidas. Esto, puede afectar fuertemente el reclutamiento, uno de los estadios claves del ciclo de vida de este cacto.

**Abstract.** – Seed predation is an ecological and evolutionary force that affects individuals and populations. A decrease in seed availability caused by seed predation will influence recruitment rate, affecting population size and community structure. We evaluated the importance of fruit-eating birds as pre-dispersal seed predators on columnar cactus (*Neobuxbaumia tetetzo*) in tropical deciduous forest



by measuring their effectiveness as seed dispersers, which was calculated using the quantity and quality components of dispersal. The quality component included the quality of the microhabitat where seeds were deposited until one year after seed germination. Birds removed 48.4% of the seeds, of which 41.4% were predated by White-winged Doves (*Zenaida asiatica*), Military Macaws (*Ara militaris*), and House Finches (*Haemorhous mexicanus*), because the seeds that passed through its digestive tract were destroyed. The performance of *N. tetetzo* throughout one year of survival varied significantly between microhabitats, and only six yielded positive effects on the survival of this cactus (*Cyrtocarpa procera*, *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia*, *Cnidoscopus tehuacanensis*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Amphypterygum adstringens* and *Mimosa luisana*). Seeds consumed by Grey-breasted Woodpeckers (*Melanerpes hypopolius*) and Ladder-backed Woodpeckers (*Picoides scalaris*) were not destroyed by passing through the gut-track, but after feeding, these woodpeckers had a high proportion of visits to *N. tetetzo* increasing the likelihood that seeds were deposited under conspecifics, which are inadequate sites for seedling establishment. Under the aspect of dispersal effectiveness, this study demonstrated that pre-dispersal seed predation by birds and the behavior of woodpeckers after foraging negatively affected the viability of almost half of the seeds produced by *N. tetetzo*. This may strongly affect seedling recruitment, one of the key steps in the life cycle of this cactus. Accepted 30 October 2014.

**Key words:** Military Macaw, *Ara militaris*, White-winged Dove, *Zenaida asiatica*, columnar cactus, *Neobuxbaumia tetetzo*, gut passage effect, Mexico, seed predation, tropical deciduous forest.

## INTRODUCTION

Plant recruitment depends heavily on external factors that can positively or negatively affect plant demography (Harper 1977, Ibañez & Schupp 2002). Seed predation is an ecological and evolutionary force that has a negative effect on plant breeding ecology (Schupp 1998, Hulme 1998, Hulme & Benkman 2002, Silman *et al.* 2003). Seed predation plays an important role in plant demography and diversity in tropical environments, and imposes strong selection pressure on plants (Janzen 1970, Hulme & Benkman 2002). Seed predators decrease the probability of seed dispersal, and their impact depends on the intensity of seed predation and seed limitation (Janzen 1970, Calviño-Cancela 2007). Seed predation may also play a positive regulatory role in conserving the diversity of canopy trees in tropical forest by maintaining diversity in seed banks (Louda 1989, Renton 2001).

Pre-dispersal seed predation takes place when seeds are removed from the parent plant before they can be dispersed, and post-

dispersal seed predation occurs when seed consumers remove seeds after their dispersal (Hulme & Benkman 2002). Insects and mammals are the main seed dispersers (Peres 1991, Peres & Baider 1997), whereas birds are primarily pre-dispersal seed predators (Janzen 1971). In the Neotropics, psittacids (parrots, parakeets, and macaws) have been identified as important pre-dispersal seed predators (Higgins 1979, Janzen 1981, Galetti & Rodrigues 1992, Galetti 1993; Renton 2001, 2006; Trivedi *et al.* 2004, Francisco *et al.* 2008, Haugaasen *et al.* 2008, Villaseñor-Sánchez *et al.* 2010, Ragusa-Netto 2011). Parrots represent a high proportion of the biomass of granivores in the tropical forest canopy (Villaseñor-Sánchez *et al.* 2010), since they have a high rate of seed consumption in canopy trees, assemble in large feeding flocks, and move quickly between food resources, which has an important impact on the plants they eat (Janzen 1972, Higgins 1979, Howe 1980, Janzen 1981, Coates-Estrada *et al.* 1993, Norconk *et al.* 1997, Kristosch & Marcodes-Machado 2001, Francisco *et al.* 2002, Bollen & Elsacker 2004, Villaseñor-Sánchez *et al.* 2010).

Some studies estimate that pre-dispersal seed predation by parrots represents between 6.4 and 10% of total seed predation (Howe 1980, Galetti & Rodrigues 1992, Trivedi *et al.* 2004), while other psittacid species have a high rate of fruit consumption (up to 99 or 100% of each piece of fruit; Francisco *et al.* 2008, Haugeaasen 2008).

The availability of seeds and suitable sites (safe sites) for seedling establishment are key determinants for recruitment in plant populations (Harper *et al.* 1965, Crawley 1992, Duncan *et al.* 2009). In arid and semiarid zones, cacti require safe sites under perennial plant species (nurse plants) during the first steps of their life cycle, since these plants provide a suitable microhabitat for seed germination and seedling establishment and survival for cacti (Steenbergh & Lowe 1969, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991, Callaway 1998, 2007). The availability of nurse plants in the environment, along with directed seed dispersal to these safe places, are decisive factors in cacti early survival (Harper *et al.* 1965, Callaway 1998, Ibañez & Schupp 2002, Schupp *et al.* 2010).

In this study, we evaluated the importance of fruit-eating birds as pre-dispersal seed predators on columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in tropical deciduous forest, by measuring their effectiveness as seed dispersers (Schupp 1993). This columnar cactus is endemic to Puebla and Oaxaca in central Mexico. It is highly ramified and grows up to 10 m tall (Bravo-Hollis 1978), and its fruits fit the chiropterochory syndrome (van der Pijl 1982, Valiente-Banuet *et al.* 1996). We estimated seed dispersal effectiveness by considering the quantity and quality components of seed dispersion, and considered the effect of the microhabitat where seeds were deposited, which is the last quality component for recruitment used to measure the effect that birds have on this cactus.

## METHOD

*Study area.* The study was carried out in the southwestern area of the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve in central Mexico, in Santa María Tecomavaca, Oaxaca, in Sabino Canyon (17°51'44.60"N, 97°2'43.89"W; Fig. 1). The site ranges from 610 to 885 m a.s.l. Its annual mean temperature is 32°C, with a mean total rainfall of 513.2 mm (García 1988). The rainy season occurs between June and October, and the dry season lasts up to eight months. The vegetation in the study area is tropical deciduous forest (TDF). The main tree species present are *Cyrtocarpa procerca* (Anacardiaceae), *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia* (Bombacaceae), *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae), *Parkinsonia praecox* (Caesalpiniaceae), *Amphypteringium adstringens* (Julianaceae) and several species of *Bursera* (Burseraceae), in addition to shrubs, such as *Euphorbia schlechtendalii* (Euphorbiaceae), *Cnidoscolus tehuacanensis* (Euphorbiaceae), and *Mimosa luisana* (Mimosaceae; Valiente-Banuet *et al.* 2009, Contreras-González 2007). Mean diameter at breast height (DBH) of the tree species in the study area was  $2.93 \pm 0.2$  cm, and their mean height was  $13.8 \pm 2.42$  m (Rivera-Ortiz *et al.* 2013). The study site was a small aggregation of columnar cactus *N. tetetzo* (such aggregations are known as 'tetercheras'), with densities of c. 315 individuals/ha (individuals > 1 m height).

*Field work.* The study was conducted during the fruiting season of *N. tetetzo* from the end of May until mid-June 2009, just before the rainy season. We calculated seed predation by fruit-eating birds on *N. tetetzo* by estimating seed dispersal failure, which was accomplished by measuring the effectiveness of the seed dispersal index, calculated as the product of the quantity and quality components of dispersal (Schupp 1993). The quantity component was estimated as the product of the

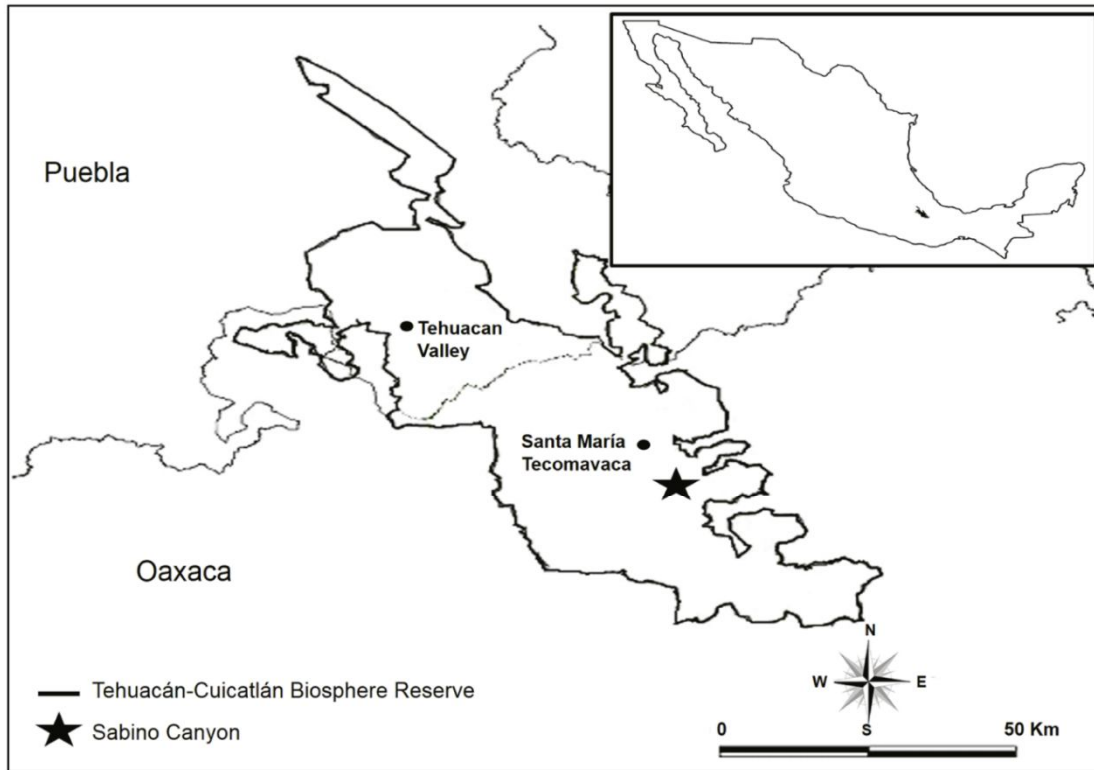


FIG. 1. Study site in Santa María Tecomavaca, Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, central México, including the location of Sabino Canyon and columnar cactus shrubland in Tehuacan Valley.

number of seeds removed by each bird species, the frequency of visits to fruits, and the proportion of diurnal seed removal. The quality component was calculated as the product of the probability of seed germination after passing through the gut of each bird species, the probability that seeds were deposited under perennial plant species, and the quality of microhabitat, measured as probability of survival until up to one year after germination.

*Diurnal and nocturnal seed removal.* Since both diurnal and nocturnal animals consume *N. tetetzo* fruits, we conducted field seed removal experiments for both animal groups to estimate the mean number of seeds they removed. During seven days, ripe dehiscent fruits were tagged and assigned to one of the

following presentation methods under distinct removal events: (1) bird removal, where a total of 15 ripe dehiscent fruits, each from a different plant, were covered with a nylon mesh during the night to exclude nocturnal animals, and they were exposed to birds from 06:30 to 19:00 h, and (2) bat removal, where a total of 11 ripe dehiscent fruits, each from a different plant, were protected from birds during the day and exposed to nocturnal seed removers from 19:30 to 06:00 h (as proposed by Godínez-Álvarez *et al.* 2002). For each animal group (birds and bats), we recorded the percentage of seeds removed. The sample size of the ripe fruits was small when the study was conducted because the abundance of fruits produced by this cactus was low during 2009, as compared to 2006 (Contreras-González 2007), as we found only 11 fruits in

a parcel of 50 x 20 m, of which three were ripe. We estimated the proportion of pulp and seeds removed per fruit by determining the percentage of fruit that was consumed: 1) < 25%, 2) 25–50%, 3) 50–75%, or 4) > 75%, and then the number of consumed seeds was calculated as the product of the percentage of fruit consumed and the average number of seeds per fruit (Godínez-Álvarez *et al.* 2002); the latter was calculated by directly counting the seeds in ten randomly collected fruits.

*Foraging observations.* We conducted simultaneous observations of at least five *N. tetetzo* individuals with ripe fruits, using binoculars and/or a telescope. Observations were made during periods of high bird activity (from 06:30–10:30 h and 16:30–19:30 h) for a total of 170.37 h throughout the 2009 fruiting season (end of May until beginning of June). We recorded bird species, frequency of visits to each species, number of fruits/seeds consumed per visit, duration of each visit and number of feeding individuals. To calculate the number of seeds that were removed, we collected the fruits that birds had visited and estimated the number of seeds that were removed, as described above. The number of removed seeds per species was calculated as follows: (relative frequency of visits) x (number of seeds removed per visit) x [total number of removed seeds by guild (diurnal)].

*Seed germination after gut passage.* We determined the effect on seeds that passed through the gut by using seeds defecated by birds that were captured in mist nets. We captured birds with 11 mist nets (12 x 2.6 m, 9 x 2.6 m, and 6 x 2.6 m) placed near *N. tetetzo* individuals between 07:00 to 10:00 h and 17:00 to 19:30 h, for a total of 1617 net-hours. Captured frugivorous birds that eat *N. tetetzo* fruits were placed in individual 50 x 50 x 50 cm cages. These were 1 White-winged Dove (*Zenaidura macroura*), 3 Gray-breasted Woodpeckers

(*Melanerpes hypopolius*), 1 Ladder-backed Woodpecker (*Picooides scalaris*), 1 Curve-billed Thrasher (*Taxostoma curvirostre*), and 2 House Finches (*Haemorhous mexicanus*). After 30 minutes, the captured individuals were offered *N. tetetzo* fruits *ad libitum*. After defecating, birds were released and their feces were collected in paper bags for transportation to the lab. Ten captive Military Macaws from the African Safari Zoo were placed in individual 100 x 150 x 200 cm cages, and were left with no food overnight. The following morning, they were offered *N. tetetzo* fruits *ad libitum*, and their feces were collected in paper bags for transportation to the lab.

In the laboratory, we separated the seeds in bird feces and placed them in Petri dishes with filter paper (Whatman No. 1). In addition to the seeds obtained from birds, we established a control treatment of seeds obtained directly from *N. tetetzo* fruits. These seeds were germinated at room temperature under natural daylight conditions. Daily we tallied the number of seeds whose radicle emerged (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo & Valiente-Banuet 2010). We calculated the probability of *N. tetetzo* seed germination after gut passage as follows: (mean number of defecated seeds/mean number of eaten seeds) x (mean number of germinated seeds/mean number of defecated seeds). *Icterus pustulatus* was not captured in the mist nets, and the probability of seed germination after consumption by it was obtained from Castillo (2011). However, the probability actually used was that of *N. mezcalaensis* seeds after consumption by *Icterus cucullatus* and *Icterus wagleri* (Castillo 2011). Bird species that destroyed seeds when they passed through their digestive tract were considered seed predators.

*Probability of seed deposition.* The terrain of the study area is rugged, which made it difficult to observe the particular plant species where

birds perched after feeding. Therefore, during our foraging observations we recorded the frequency with which birds perched in trees, shrubs, or columnar cacti after foraging (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo 2011). In addition, we established six plots (50 x 20 m) in the area with aggregation of columnar cactus *N. tetetzo* where we quantified the percentage cover of each plant species and of bare ground. The coverage of each species was calculated under the assumption that its area is an ellipse, whose axis is the crown radius to the center of coverage and the crown radius perpendicular to that point (coverage =  $\pi \times$  major radius  $\times$  minor radius; Gill *et al.* 2009). Bare ground was calculated as the difference between the total measured area and the percentage of coverage occupied by plant species (Castillo 2011). We then estimated the probability with which seeds are deposited in each microhabitat, according to the proportion of the number of times each bird species perched in trees, shrubs, and cacti, and the proportional coverage of each plant species in the area with aggregation of the *N. tetetzo* (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo 2011).

*Microhabitat quality.* Data on microhabitat quality were obtained from Contreras-González *et al.* (in prep.). Microhabitat quality experiments were conducted on a southern slope of Sabino Canyon with an inclination between 6.9° and 28.4° in the area with aggregation of columnar *N. tetetzo*. A factorial experimental design with two factors was established: (1) microhabitat and (2) predation. The microhabitat factor had 14 levels, consisting of bare ground and underneath 13 perennial plant species (including *N. tetetzo*), whereas the predation factor had two levels, predator exclusion and non-exclusion treatments for *N. tetetzo* seeds. For the microhabitat, we selected the most abundant perennial plant, and species with a higher number of young

individuals of *N. tetetzo* (< 1 m high) growing beneath their crowns. These species were: *Cyrtocarpa procera*, *Plumeria rubra*, *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia*, *Bursera schlechtendalii*, *B. morelensis*, *N. tetetzo*, *Parkinsonia praecox*, *Senna wislizenii*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Cnidoscolus tehuacanensis*, *Fouquieria formosa*, *Amphypterium adstringens*, and *Mimosa luisana*.

Randomly selected seeds were collected from 15 ripe *N. tetetzo* fruits and sown beneath each perennial plant species and in bare ground. Five exclusion and five non-exclusion treatments were established for each microhabitat, with 20 seeds in each replicate. Seed predation by birds and rodents was prevented by wire net cages (15 x 10 x 7 cm) fixed to the ground. To avoid predation by invertebrates, we applied Tanglefoot and insecticide powder (Ant Stop Plus) around each cage after each monitoring session. Survival of seedlings was monitored every month for a year.

*Data analysis.* Diurnal and nocturnal seed removal was compared using a *t*-test. We compared the number of visits to fruits by different bird species by means of a Chi-square test. We also compared the number of seeds consumed per visit by each bird species, the time of each visit, and the number of feeding individuals by using an ANOVA, after testing for normality of data distributions. All analyses were performed using R software (R Development Core Team 2008).

## RESULTS

*Diurnal and nocturnal seed removal.* During the 2009 fruiting season, diurnal and nocturnal seed removal was similar ( $t = 2.01$ ,  $P = 0.54$ ). Nocturnal removal of fruit pulp and seeds was 51.6%, and diurnal seed removal was 48.4%. As the mean number of seeds per fruit was  $944.2 \pm 209.7$  (mean  $\pm$  SE;  $N = 10$ ), seed removal was of 487 seeds per fruit during the

TABLE 1. Bird species observed feeding on fruits of *Neobuxbaumia tetetzo* in tropical deciduous forest in 2009: (part eaten, foraging time (min), number of seeds removed per visit, relative frequency of visits (visits/hour), total number of seeds removed by birds, and probability of germination of seeds of *Neobuxbaumia tetetzo* after gut passage in each bird species). <sup>a</sup>Part eaten/stage of development of the fruit: p – pulp, s – seed, unrp – unripe, rp – ripe. <sup>b</sup>Total number of seeds removed per species was calculated by: (relative frequency of visits) x (number of seeds removed per visit) x (total number of seeds removed by guild). <sup>c</sup>Probability of seed germination of *N. tetetzo* seeds after gut passage was calculated by: [mean number of defecated seeds (NSD)/mean number of eaten seeds (NSC)] x [mean number of germinated seeds (NSG)/mean number of defecated seeds (NSD)]. \* Mean percentage of germination for columnar cactus *N. mezcalaensis* seeds after gut passage in *Icterus cuculatus* and *Icterus wagleri* (Castillo 2011).

Species	Part eaten/stage of ripeness <sup>a</sup>	Foraging time (min)	Mean number of seeds removed per visit $\pm$ SD	Frequency of visits (visits/hour) (percentage)	Total number of seeds removed <sup>b</sup> (%)	Percentage of seed germination of <i>N. tetetzo</i> after gut passage [(NSD/NSC) x (NSG/NSD)] x 100
White-winged Dove ( <i>Zenaida asiatica</i> )	p, s/unrp, rp	3.5 $\pm$ 0.01	1618.8 $\pm$ 2.95	403 (57)	549,169 (50.6)	(0/10) x (0 /0) = 0
Military Macaw ( <i>Ara militaris</i> )	c/unrp, rp	8.9 $\pm$ 0.06	3022.5 $\pm$ 30.21	146 (21)	371,463 (34.2)	[(0/10) x (0 /0)] x 100 = 0
Grey-breasted Woodpecker ( <i>Melanerpes hypopolius</i> )	p, s/unrp, rp	1.4 $\pm$ 2.48	1341.1 $\pm$ 18.46	108 (15)	121,918 (11.2)	[(6/7.3) x (4.6 /6)] x 100 = 54
Ladder-backed Woodpecker ( <i>Picoides scalaris</i> )	p,s/unrp, rp	1.2 $\pm$ 0.02	1347.3 $\pm$ 33.47	20(3)	22,682 (2.08)	[(11/12) x (11 /11)] x 100 = 0.91
Curve-billed Thrasher ( <i>Toxostoma curvirostre</i> )	p, s/rp	2.7 $\pm$ 0.22	907.3 $\pm$ 44.53	13 (18)	9928 (0.91)	[(10/10) x (10 /10)] x 100 = 100
Streak-backed Oriole ( <i>Icterus pustulatus</i> )	p, s/rp	3.1 $\pm$ 0.71	748.5 $\pm$ 176.42	2 (0.3)	1260 (0.11)	87*
House Finch ( <i>Haemorhous mexicanus</i> )	s/unrp, rp	2.7 $\pm$ 0.28	798.4 $\pm$ 25.76	14 (0.2)	9409 (0.86)	[(1/9) x (0/1)] x 100 = 0

night and 456.9 seeds per fruit during the day.

*Foraging observations.* We observed seven bird species feeding on *N. tetetzo* fruits (Table 1). Bird species fed on pulp and/or seeds. Most bird species consumed both immature and mature fruits, although Curve-billed Thrashers (*Toxostoma curvirostre*) and Streak-backed Orioles (*Icterus pustulatus*) fed only on ripe fruits (Table 1).

White-winged Doves and Military Macaws were the most frequent consumers of *N. tetetzo* fruits ( $X^2 = 1050$ ,  $df = 6$ ,  $P < 0.0001$ ). White-winged Doves removed the highest percentage of seeds (50.6% of total number of seeds removed) because this species had a high frequency of visits to fruiting cacti. Military Macaws removed 34.2%, Grey-breasted Woodpeckers 11.2%, and other birds species removed less than 4% (Table 1). Military Macaws foraged in groups and had the highest number of individuals recorded feeding on *N. tetetzo* fruits (mean  $1.79 \pm 0.014$  individuals, range 1–7 individuals;  $F_{6,534} = 31.13$ ,  $P < 0.0001$ ). This species consumed more seeds per foraging visit ( $3022.5 \pm 30.2$ ) than other bird species ( $F_{6,504} = 89,225$   $P < 0.0001$ ). Furthermore, Military Macaws spent more time per visit feeding on the fruits of this cactus ( $8.9 \pm 0.06$  min) than any other bird species ( $F_{6,737} = 996$ ,  $P < 0.0001$ ).

*Seed germination after gut passage.* The number of seeds found in the feces of different bird species varied from 0 to 12. The control treatment had the highest probability of germination at  $96 \pm 3.3\%$ . Similarly, high probability of seed germination after gut passage was found for Grey-breasted Woodpeckers, Ladder-backed Woodpeckers, and Curve-billed Thrasher ( $80.5 \pm 10$ ; 100, 100, respectively). By contrast, all seeds consumed by White-winged Doves, Military Macaws

and House Finches were destroyed (Table 1), so these species acted as pre-dispersal seed predators.

*Probability of seed deposition.* *Mimosa luisana* provided the largest amount of plant cover in the study area (Table 2), while *B. morelensis*, *N. tetetzo*, and *F. formosa* had the lowest. After feeding, birds moved mostly to other *N. tetetzo* individuals. This was especially so for Streak-backed Oriole and Curve-billed Thrasher, which perched only on other *N. tetetzo* plants after feeding. Grey-breasted and Ladder-backed Woodpeckers perched in trees (0.41 and 0.27 of events, respectively). However, woodpeckers had a high frequency of visits to *N. tetetzo* (Table 3).

*Microhabitat quality.* After one year *N. tetetzo* seedlings survived only in the predation exclusion treatment, and only in six of the 14 microhabitats (*Cyrtocarpa procera*, *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia*, *Cnidosculus tehuacanensis*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Amphypterigium adstringens*, and *Mimosa luisana*; Table 2). The best nursing plants with highest survival of *N. tetetzo* seedlings after one year were *C. procera* and *M. luisana*. Seedlings under *N. tetetzo* and in bare ground did not survive for more than 60 days.

*Effectiveness of seed dispersal.* Grey-breasted and Ladder-backed Woodpeckers had the highest effectiveness values as seed dispersers (0.00042 and 0.000065, respectively; Table 4). These species did not negatively affect seeds that passed through the digestive tract (germination = 54% and 91%, respectively). Grey-breasted Woodpeckers removed a large number of seeds and showed the highest frequency of perching in trees after feeding. The rest of the species had seed dispersal effectiveness values of zero as a result of the seeds being destroyed after passing through the gut, their low visitation frequency (Table 1), or

TABLE 2. Percentage of canopy cover of perennial plant species used in the survival experiments. Percentage of survival of *N. tetetzo* until one year after germination, either under the canopy of perennial plant species or in bare grounds in tropical deciduous forest. The latter data were obtained from Contreras-González *et al.* (in prep).

Microhabitat	Canopy cover (%)	Survival after one year (%)	
		Excluded	Non-excluded
Bare ground	2.5	0	0
<i>Cyrtocarpa procer</i>	4.3	7.6	0
<i>Plumeria rubra</i>	2.8	0	0
<i>Ceiba aesculifolia</i> var. <i>parvifolia</i>	9.8	6.6	0
<i>Bursera schlechtendalii</i>	6.2	0	0
<i>B. morelensis</i>	0.9	0	0
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	0.1	0	0
<i>Parkinsonia praecox</i>	12.5	0	0
<i>Senna wislizenii</i>	1	0	0
<i>Cnidosculus tehuacanensis</i>	1.7	1.6	0
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	3	1.7	0
<i>Fouquieria formosa</i>	0.9	0	0
<i>Amphipteriguim adstringens</i>	5.1	3.2	0
<i>Mimosa huisana</i>	26.7	6.6	0

because they perched in a *N. tetetzo* after foraging (Table 3).

## DISCUSSION

The role of fruit eating animals as dispersers or seed predators can be determined by measuring quantity and quality components (Schupp 1993, Jordano & Schupp 2000, Schupp *et al.* 2010, Calviño-Cancela & Martín-Herrero 2009). The quantity component is related to the frequency of visitation and the number of seeds removed while the quality is related with germination parameters (treatment as passing through gut, germination micro-site, seedling survivorship; Schupp 1993, Jordano & Schupp 2000). In the study area, seed removal of *N. tetetzo* by birds was similar to nocturnal seed removal despite the fact that *N. tetetzo* produces fruits with chiropterochory syndrome. On the other hand, in shrubland in Tehuacan Valley, bats

removed a higher proportion of *N. tetetzo* pulp and seeds than birds (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). Similarly, Castillo (2011) reported that bats removed a higher proportion of *N. mezcalaensis* seeds than birds in a shrubland in Tehuacan Valley. In the same area, in *N. macrocephala* which also exhibits fruits with a chiropterochory syndrome, bats played a secondary role to birds in seed removal (Rios 2009). The low nocturnal seed removal of *N. tetetzo* in TDF compared to shrubland could be associated with changes in fruit availability (Jordano 1999). In our study area, we observed that birds opened fruits during the day before these open naturally overnight, allowing more birds to remove seeds. This probably limited the nocturnal food resource for bats, which had been reported as effective seed dispersers of this cactus species in other area, lowering attractiveness of the resource and bat abundance (Godínez-Álvarez *et al.* 2002).



TABLE 3. Probability of seed deposition under perennial plant species used for survival experiments of *Neobuxbaumia tetetzo* in tropical deciduous forest. Bg – bare ground; Cp – *Cyrtocarpa procera*; Pr – *Plumeria rubra*; Ca – *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia*; Bs – *Bursera schlechtendalii*; Bm – *B. morelensis*; Pp – *Parkinsonia praecox*; Sw – *Senna wislizenii*; Ct – *Cnidoscopus tehuacanensis*; Es – *Euphorbia schlechtendalii*; Ff – *Fouquieria formosa*; Aa – *Amphypterigium adstringens*; MI – *Mimosa luisana*; Nt – *Neobuxbaumia tetetzo*.

Bird species	Perennial plant species													
	Bg	Cp	Pr	Ca	Bs	Bm	Pp	Sw	Ct	Es	Ff	Aa	MI	Nt
<i>Zenaida asiatica</i>	0	0.012	0.01	0.028	0.001	0.002	0.03	0.002	0.0003	0.0006	0.002	0.015	0.005	0.69
<i>Ara militaris</i>	0	0.01	0.01	0.022	0	0.002	0.028	0.002	0	0	0.002	0.011	0	0.78
<i>Melanerpes hypopolius</i>	0	0.018	0.01	0.041	0	0.0037	0.052	0.0041	0	0	0.0037	0.021	0	0.59
<i>Picoides scalaris</i>	0	0.012	0.01	0.027	0	0.0025	0.034	0.0027	0	0	0.0025	0.014	0	0.73
<i>Taxostoma curvirostre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Icterus pustulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Haemorhous mexicanus</i>	0	0.01	0.01	0.023	0	0.0021	0.029	0.0023	0	0	0.0021	0.012	0	0.77

TABLE 4. Seed dispersal effectiveness of birds that feed on fruits in tropical deciduous forest in Sabino Canyon, measured as the contribution of frugivores to recruitment until one year after germination. The effectiveness values for each bird species were obtained from the sum of the products of removed seeds, probability of seed germination after gut passage, probability of deposition, and microhabitat quality for recruitment until one year after germination.

Bird species	Effectiveness
<i>Zenaida asiatica</i>	0
<i>Ara militaris</i>	0
<i>Melanerpes hypopolius</i>	0.00042
<i>Picooides scalaris</i>	0.000065
<i>Taxostoma curvirostre</i>	0
<i>Icterus pustulatus</i>	0
<i>Haemorhous mexicanus</i>	0

At our site, six bird species feed on the fruits of *N. tetetzo*, five of which have already been reported to consume the fruits of this cactus in shrubland: White-winged Dove, Grey-breasted Woodpecker, Ladder-backed Woodpecker, House Finch (Godínez-Álvarez *et al.* 2002), and Military Macaw in Sabino Canyon (Contreras-González *et al.* 2009). However, Streak-backed Oriole had not been reported to feed on *N. tetetzo* fruits before, although this species has been reported to feed on *N. mezcalaensis* fruits (Castillo 2011). Our analysis of the effectiveness of seed dispersal of *N. tetetzo* by birds in Sabino Canyon showed that only Grey-breasted and Ladder-backed Woodpeckers had values greater than zero on seed dispersal of *N. tetetzo*, as has been reported in shrubland (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). This was due to the effects of gut passage on seed germination, since the percentage of seed germination of *N. tetetzo* passing through the digestive tract of these two woodpecker species were the highest measured; however, the majority of their visits after foraging were made to conspecifics of *N. tetetzo* (59% of visits by Grey-breasted

Woodpeckers and 73% of visits by Ladder-backed Woodpeckers). Similar post-feeding behavior has been reported for these birds visiting *N. tetetzo* (Godínez-Álvarez *et al.* 2002), *N. mezcalaensis* (Castillo 2011), and *N. macrocephala* (Rios 2009) in shrubland. This post-foraging behavior increased the probability of seed deposition under parent plant species, which is obviously inadequate for seedling establishment because seeds deposited under conspecifics experienced high mortality of seedlings during later growth phases (Contreras-González *et al.* in prep.).

Although Curve-billed Thrashers and Streak-backed Orioles were not considered seed predators, these species presented a low visitation frequency to *N. tetetzo* and all their visits after feeding were made to conspecific plants, resulting in a low seed dispersal effectiveness value. The low frequency of visits of these bird to this cactus species can be caused by the low fruit production of this cactus during the studied year, and by the influence of other cacti species producing fruits at the same time as *N. tetetzo* (Contreras-González 2007). In contrast, Godínez-Álvarez *et al.* (2002) reported that Curve-billed Thrashers had a high effectiveness value in shrubland because this species had a higher visitation frequency to *N. tetetzo* fruits, and it mostly visited shrubs after feeding.

Only some of the birds that feed on *N. tetetzo* fruits leave the seeds intact. This was the case for White-winged Doves, Military Macaws, and House Finches, which destroyed all seeds during gut passage. White-winged Doves and House Finches are also considered seed predators in shrubland (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). Foraging by avian predators on *N. tetetzo* seeds could have negative effects on the recruitment of this cactus especially in non-mast years, since the density of available seeds has been reported as negatively related with predation probability (Hulme 1998, Hulme & Benkman 2002).

In shrubland, the values of seed dispersal effectiveness of birds visiting *N. tetetzo* were similar to our study (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). However, for *N. mezcalaensis* the values of effectiveness in seed dispersal for bird species were higher than in our study (Castillo 2011), mainly due to the high frequency of visits and the deposition of seeds directly into safe sites for establishment of this cactus. We found that seed predation by birds represented 41.4% of total diurnal and nocturnal seed removal. In shrubland, Rios (2009) observed in columnar cactus *N. macrocephala* a high loss of seeds caused by birds. In shrubland, Godínez-Álvarez *et al.* (2002) also found that White-winged Doves had a high frequency of foraging visits to *N. tetetzo*, but the overall seed loss from predation was lower in shrubland, perhaps due to the absence of Military Macaws.

The consumption rate by Military Macaws was similar to that observed by Contreras-González *et al.* (2009) in the 2005 fruiting season in the same study area. This resembles the pattern of consistent seed predation found for Lilac-crowned Parrots (*Amazona finschi*) by Renton (2001). Previous studies have reported high rates of seed predation by parrots with potentially negative effects on plant demography (Galetti & Rodrigues 1992, Coates-Estrada *et al.* 1993, Haugaasen 2008, Francisco *et al.* 2008, Villaseñor-Sanchez *et al.* 2010, Ragusa-Netto 2011). The high pre-dispersal seed predation of *N. tetetzo* found in our study can be explained by the presence of White-winged Doves and Military Macaws in the area, since these species have the highest visitation frequency and the longest foraging time, and they removed the largest number of seeds.

The high level of fruit consumption by Military Macaws may also occur because the fruiting season coincides with the beginning of nesting and egg-laying, high fruit availability of *N. tetetzo* and low fruit availability from

other species in the study area (Rivera-Ortiz *et al.* 2008, Contreras-González *et al.* 2009). Fruits of *N. tetetzo* are rich in proteins and lipids (Contreras-González *et al.* 2009), which are required by birds during the breeding season (Vriends 1991, Koutsos *et al.* 2001).

Birds may deposit seeds of *N. tetetzo* at sites unfavorable for their establishment, as during the first year only seedlings established under six of the 13 nurse plant species studied will survive (Contreras-González *et al.* in prep). Such establishment is a critical stage for the effectiveness of seed dispersal, because not all sites where seeds are delivered provide favorable conditions for their survival (Callaway 1998, Callaway 2007, Calviño-Cancela & Martín-Herrero 2009, Castillo 2011).

Our results suggest that seed dispersal effectiveness could be affected negatively by i) delivering seeds into inappropriate sites for establishment, b) low fruit production, and c) pre-dispersal seed predation, which may decrease the availability of resources to effective dispersers (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Calviño-Cancela & Martín-Herrero 2009, Castillo 2011).

## ACKNOWLEDGEMENTS

We appreciate the revision of this paper by Katherine Renton. Funding assistance for the project was provided by CONABIO DS005 and Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN 217511 to MCA, and by a fellowship to AMC-G (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología: 164991). We thank the Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México for the financial and academic support extended to AMC-G. We also thank the authorities in Santa María Tecomavaca, Oaxaca, Mexico, for the facilities that were provided. Finally, we thank Ezel Galindo, Francisco Rivera, Emanuel Leal, Edson Espinoza, Gabriela de la

Cruz, Gabriel López, Karla Rodríguez, Ricardo Álvarez, Elisa Parra, Carlos Rosas, Angeles López, Jaqueline, Axel Sotomayor, Mauricio Pérez, Berenice Núñez, and Manuel Soberanes for field assistance.

## REFERENCES

- Bollen, A., & L. V. Elsacker. 2004. The feeding ecology of the Lesser Vasa Parrot, *Coracopsis nigra* in south-eastern Madagascar. *Ostrich* 75: 141–146.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México, Volumen. I. Univ. Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Callaway, R. M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82: 202–207.
- Callaway, R. M. 2007. Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Calviño-Cancela, M. 2007. Seed and microsite limitations of recruitment and the impacts of post-dispersal seed predation at the within population level. *Plant Ecol.* 192: 35–44.
- Calviño-Cancela, M., & J. Martín-Herrero. 2009. Effectiveness of a varied assemblage of seed dispersers of a fleshy-fruited plant. *Ecology* 90: 3503–3515.
- Castillo, J. P. 2011. Dispersión biótica de semillas de a cactácea columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis doc, Instituto de Ecología, Univ. Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Castillo, J. P., & A. Valiente-Banuet. 2010. Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *Am. J. Bot.* 97: 1289–1295.
- Coates-Estrada, R., A. Estrada, & D. Meritt Jr. 1993. Foraging by parrots (*Amazona autumnalis*) on fruits of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocynaceae) in the tropical rain forest of los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 9: 121–124.
- Contreras-González, A. M. 2007. Dieta y disponibilidad de alimento de *Ara militaris* en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de maestría, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Univ. Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Contreras-González, A. M., F. A. Rivera-Ortiz, C. A. Soberanes-González, A. Valiente-Banuet, & M. C. Arizmendi. 2009. Feeding ecology of the Military Macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central México. *Wilson J. Ornithol.* 121: 384–391.
- Crawley M. J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. Pp 157–191 in Fenner, M. (ed.). *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford, UK.
- Ducan, R. P., J. M. Diez, J. J. Sullivan, S. Wangen, & A. L. Miller. 2009. Safe sites, seed supply, and the recruitment function in plant populations. *Ecology* 90: 2129–2138.
- Francisco, M. R., V. O. Lunardi, & M. Galetti, 2002. Massive seed predation of *Pseudobombax grandiflorum* (Bombacaceae) by parakeets *Brotogeris versicolurus* (Psittacidae) in a forest fragment in Brazil. *Biotropica* 34: 613–615.
- Francisco, M. R., V. O. Lunardi, P. R. Guimaraes Jr., & M. Galetti. 2008. Factors affecting seed predation of *Eriotheca gracilipes* (Bombacaceae) by parakeets in a Cerrado fragment. *Acta Oecol.* 33: 240–245.
- Galetti, M. 1993. Diet of the Scaly-headed Parrot (*Pionus maximiliani*) in a semideciduous forest in southeastern Brazil. *Biotropica* 25: 419–425.
- Galetti, M., & M. Rodrigues. 1992. Comparative seed predation on pods by parrots in Brazil. *Biotropica* 24: 222–224.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. Offset Larios SA, México, D.F., México.
- Gill, S. J., G. S. Biging, & E. C. Murphy. 2009. Modeling conifer tree crown radius and estimating canopy cover. *For. Ecol. Manag.* 126: 405–416.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet, & A. Rojas-Martínez 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617–2629.
- Harper, J., J. Williams, & G. Sagar. 1965. The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *J. Ecol.* 53: 273–286.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York, New York, USA.

- Haugaasen, T. 2008. Seed predation of *Couratari guianensis* (Lecythidaceae) by macaws in central Amazonia, Brazil. *Ornitol. Neotrop.* 19: 321–328.
- Higgins, M. L. 1979. Intensity of seed predation on *Brosimum utile* by Mealy Parrots (*Amazona farinosa*). *Biotropica* 11: 80.
- Howe, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a Neotropical fruit. 1980. *Ecology* 61: 944–959.
- Hulme, P. E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 1: 32–46.
- Hulme, P. E., & C. W. Benkman. 2002. Granivory. Pp. 132–154 in Herrera, C. M., & O. Pellmyr (eds). *Plant-animal interactions. An evolutionary approach.* Blackwell Science, Oxford, UK.
- Ibañez, I., & E. W. Schupp. 2002. Effects of litter, soil surface conditions, and microhabitat on *Cercocarpus ledifolius* Nutt. Seedling emergence and establishment. *J. Arid Environ.* 52: 209–221.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in the tropical forest. *Am. Nat.* 104: 501–528.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Sys.* 2: 465–492.
- Janzen, D. H. 1972. Escape in space by *Sterculia apetala* seeds from the bug *Dysdercus fasciatus* in a Costa Rican deciduous forest. *Ecology* 53: 350–361.
- Janzen, D. H. 1981. *Ficus ovalis* seed predation by an Orange-chinned Parakeet (*Brotogeris jugularis*) in Costa Rica. *Auk* 98: 841–844.
- Jordano, P. 1999. Fruits and frugivory. Pp. 18–61 in Gallagher, R. S. (ed.). *Seeds ecology of the regeneration in plant communities.* CABI International, London, UK.
- Jordano, P., & E. W. Schupp. 2000. Seed dispersers effectiveness: the quantity component and patterns of rain for *Prunus mabaleb*. *Ecol. Monogr.* 70: 591–615.
- Koutsos, E. A., K. D. Matson, & K. C. Klasing. 2001. Nutrition of the birds in the order Psittaciformes: a review. *J. Avian Med. Surg.* 15: 257–275.
- Kristosch, G. C., & L. O. Marcodes-Machado. 2001. Diet and feeding behavior of the Reddish-bellied Parakeet (*Pyrrhura frontalis*) in an *Araucaria* forest in southeastern Brazil. *Ornitol. Neotrop.* 12: 215–223.
- Louda, S. M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. Pp. 25–51 in Leck, M. A., C. T. Parker, & R. L. Simpson (eds). *Ecology of soil seed bank.* Academia Press, San Diego, California, USA.
- Norconk, M. A., C. Wertis, & W. G. Kinzey. 1997. Seed predation by monkeys and macaws in Eastern Venezuela: Preliminary findings. *Primates* 38: 177–184.
- Peres, C. A. 1991. Seed predation of *Cariniana micrantha* (Lecythidaceae) by Brown capuchin monkeys in Central Amazonia. *Biotropica* 23: 262–270.
- Peres, C. A., & C. Baider. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) in Southeastern Amazonia. *J. Trop. Ecol.* 13: 595–616.
- R Development Core Team 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <http://www.r-project.org>.
- Ragusa-Netto, J. 2011. Pre-dispersal seed predation by Blue-and-Yellow Macaw (*Ara ararauna*, Psittacidae), on fruit crops of the Pequi (*Caryocar brasiliense*, Caruocariaceae). *Ornitol. Neotrop.* 22: 329–338.
- Renton, K. 2001. Lilac-crowned Parrot diet and food resource availability: resource tracking by a parrot seed predator. *Condor* 103: 62–69.
- Renton, K. 2006. Diet of adult and nestling Scarlet Macaws in southwest Belize, Central America. *Biotropica* 38: 280–283.
- Rios, R. M. M. 2009. Limitaciones en el reclutamiento de *Neobuxbaumia macrocephala*: un análisis de interacciones a través del ciclo reproductivo. Tesis de maestría, Instituto de Ecología, Univ. Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Rivera-Ortíz, F. A., A. M. Contreras-González, C. A. Soberanes-González, A. Valiente-Banuet, & M.C. Arizmendi. 2008. Seasonal abundance and breeding chronology of the Military Macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of Central Mexico. *Ornitol. Neotrop.* 19: 255–263.
- Rivera-Ortíz, F. A., K. Oyama, C. A. Ríos-Muñoz, S. Solórzano, A. Navarro-Sigüenza G., & M. C.

- Arizmendi. 2013. Habitat characterization and modeling the potential distribution of the Military Macaw (*Ara militaris*) in Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 84: 1200–1215.
- Schupp, E. W. 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525–530.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 194–202.
- Schupp, E. W., P. Jordano, & J. M. Gómez. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytol.* 188: 333–353.
- Silman, M. R., J. W. Terborgh, & R. A. Kiltie. 2003. Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed predator. *Ecology* 84: 431–438.
- Steenbergh, W. F., & C. H. Lowe. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825–834.
- Trivedi, M. R., F. H. Cornejo, & A. R. Watkinson. 2004. Seed predation on Brazil nuts (*Bertolletia excelsa*) by macaws (Psittacidae) in Madre de Dios, Peru. *Biotropica* 36: 118–122.
- Valiente-Banuet A., & E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *J. Ecol.* 79: 961–971.
- Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez, & L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 12: 103–119.
- Valiente-Banuet, A., L. Solís, P. Dávila, M. C. Arizmendi, P. C. Silva, J. Ortega-Ramírez, C. J. Treviño, S. Rangel-Landa, & A. Casas. 2009. Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Univ. Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Villaseñor-Sánchez, E. I., R. Dirzo, & K. Renton. 2010. Importance of the Lilac-crowned Parrot in pre-dispersal seed predation of *Astronium graveolens* in a Mexican tropical dry forest. *J. Trop. Ecol.* 26: 227–236.
- Vriends, M. 1991. Feeding parrots the right way. *AFA Watchbird* 18: 47–51.

**CAPÍTULO II. Papel de los frugívoros diurnos y nocturnos que se alimenta de los frutos de *Neobuxbaumia tetetzo*, durante la etapa de dispersión de semillas en el bosque tropical caducifolio.**

**Papel de los frugívoros diurnos y nocturnos que se alimenta de los frutos de *Neobuxbaumia tetetzo*, durante la etapa de dispersión de semillas en el bosque tropical caducifolio.**

Contreras-González, A. M.\* y Arizmendi, M. C.

Laboratorio de Ecología, UBIPRO, FES Iztacala UNAM, Avenida de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlanepantla, Estado de México 05490.

\*corresponding author, e-mail: [acontrerasgonzalez@gmail.com](mailto:acontrerasgonzalez@gmail.com); Telefono: 011+52+5556231130; Fax: 011+52+5556231225



## RESUMEN

La dispersión de semillas actúa como un enlace entre la reproducción de las plantas y el establecimiento de nuevos los individuos, mientras que la depredación puede tener impactos negativos fuertes sobre las poblaciones de plantas. Nosotros evaluamos la efectividad de dispersión de semillas de los frugívoros que se alimentan de los frutos de *Neobuxbaumia tetetzo* en un bosque tropical caducifolio, estimando el producto de los componentes de cantidad y calidad de dispersión. Consideramos la calidad del microhábitat donde las semillas son depositadas y la sobrevivencia de las plántulas hasta los dos años de vida, así como la contribución de los frugívoros a la colocación de semillas de este cactus en diferentes microhábitats en el bosque tropical caducifolio. Los murciélagos son los principales removedores de semillas y son los principales dispersores efectivos de *N. tetetzo*. Las aves no juegan un papel importante, porque tienen una efectividad de dispersión nula, debido a que existe alta depredación de semillas ocasionada por *Zenaida asiatica* y *Ara militaris*, y los carpinteros *Melanerpes hypopolius* y *Picoides scalaris* tienen elevadas frecuencias de visita después de alimentarse a otros individuos de *N. tetetzo*, los cuales son sitios inadecuados para el establecimiento de este cactus.

**Palabras clave:** murciélagos, aves, *Macrotus waterhousi*, *Zenaida asiatica*, *Ara militaris*, reclutamiento, lluvia de semillas.

## INTRODUCTION

La producción y la dispersión de semillas son procesos críticos en la dinámica de poblaciones de las plantas, debido a que estos estadios casi nunca son completados exitosamente (Harper 1977, Howe & Estabrook 1977, Fleming & Sosa 1994).

El vínculo entre la reproducción de las plantas y el establecimiento de nuevos individuos se encuentra influenciado por factores bióticos y abióticos (Loiselle *et al.* 1996). Las especies de plantas que son dispersadas por animales tienden a ser más propensas a tener una distribución específica de las semillas, debido a que las éstas deben de ser colocadas en sitios adecuados para el establecimiento y el crecimiento de las plántulas (Herrera 1985). Sin embargo, no todas las especies de frugívoros pueden proporcionar iguales beneficios a las plantas que consumen, y las diferencias en el comportamiento de éstas pueden representar la diferencia en la eficacia de dispersión, debido a que el patrón de movimientos de los frugívoros con frecuencia no son aleatorios a los microhábitats disponibles (Wenny 1998, 2000, Jordano & Schupp 2000). Es posible cuantificar de manera indirecta el transporte de semillas mediante los patrones de los movimientos de los frugívoros, cuantificando la lluvia de semillas, lo cual proporciona información útil sobre la densidad, riqueza de especies y la distribución espacial de las plantas (Jordano & Schupp 2000, Castillo 2011).

El reclutamiento de plántulas y la distribución espacial de las plantas en bosques tropicales depende en gran medida de los sitios donde son depositadas las semillas, así como de la efectividad de dispersión al colocar las semillas en sitios adecuados para su establecimiento (Calvino-Cancela & Martin-Smith 2009, Cordeiro *et al.* 2009). En los bosques tropicales las plantas perennes juegan un papel importante durante los primeros estadios del ciclo de vida de los cactus, debido a que la disponibilidad de nodrizas se encuentra limitada a pocas especies de plantas perennes (Contreras-González *et al.* en prep.).

La efectividad de dispersión permite evaluar la contribución de los frugívoros al reclutamiento de las plantas y su efecto sobre la dinámica de sus poblaciones (Schupp & Fuentes 1995, Godínez-Álvarez *et al.* 2002). Tradicionalmente, la eficacia de la dispersión se ha estimado a partir del número de semillas dispersadas, abundancia de frugívoros (componente cantidad), el tratamiento que reciben las semillas en el paso por el tracto digestivo, y la probabilidad de que las semillas sean depositadas intactas en los sitios apropiados para su germinación y establecimiento (componente de calidad) (Schupp 1993, Schupp *et al.* 2010). Algunos estudios han unido las fases de dispersión y el reclutamiento, lo que permite cuantificar la contribución de los frugívoros al establecimiento de las plántulas y futura reproducción (Corrêa *et al.* 2009, Calviño-Cancela & Martín-Herrero 2009, Castillo 2011).

Castillo (2011) incorporó dentro del componente de la cantidad la contribución de cada frugívoro en la distribución espacial de semillas de *Neobuxbaumia mezcalaensis*, a través de la lluvia de semillas, y evaluó el efecto de cada frugívoro en la dispersión de semillas hasta la etapa juvenil de este cactus. El autor encontró que los murciélagos son los dispersores efectivos, y durante los primeros tres años de la vida de este cactus la supervivencia es más alta particularmente bajo algunas especies de plantas nodrizas.

El solapamiento de la dieta entre las aves y los murciélagos es bajo, sin embargo en algunos casos ambos grupos consumen las mismas especies (Fleming 1979, Gorchov *et al.* 1995, Palmeirim *et al.* 1989). Un ejemplo es el cactus columnar *Neobuxbaumia tetetzo*, que es consumido por aves y murciélagos (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Valiente-Banuet *et al.* 2002). Este cactus en el matorral xerófilo presenta densidades de *ca.* 1200 individuos/ha (individuos > 1 m de altura; Valiente-Banuet & Ezcurra 1991), mientras que en el bosque tropical caducifolio (BTC) presenta densidades *ca.* 315 individuos/ha (individuos > 1 m de altura) con una baja tasa de reclutamiento (Contreras-González *et al.* en prep.). En el bosque tropical caducifolio las aves

remueven 48.4% de las semillas de este cactus, del cual el 41.44% son depredadas por las palomas de alas blancas (*Zenaida asiatica*), guacamayas verdes (*Ara militaris*), y pinzones mexicanos (*Haemorhous mexicanus*; Contreras-González & Arizmendi 2014).

En matorral xerófilo en el Valle de Tehuacán, Godínez-Álvarez *et al.* (2002) encontraron que el murciélago *Leptonycteris yerbabuena* es una especie clave en la dinámica poblacional del cactus *N. tetetzo* debido a que esta especie remueve gran cantidad de semillas y las deposita en sitios apropiados para su establecimiento. Sin embargo, en el matorral xerófilo la depredación de semillas pre-dispersiva es menor que en el BTC, ya que en el bosque se ha reportado la presencia de otro depredador de semillas, la guacamaya verde (*Ara militaris*), que tiene una alta tasa de remoción de frutos de este cactus (Contreras-González *et al.* 2009). Un cambio en la composición de las comunidades de frugívoros, siendo éstos los depredadores de semillas dominantes, puede afectar a los regímenes de remoción de semillas y por lo tanto modificar la eficiencia en la dispersión de semillas (Schupp *et al.* 2010).

Debido a que en el BTC el reclutamiento de *N. tetetzo* ocurre bajo pocas especies de plantas perennes (Contreras-González *et al.* en prep.), esperábamos que los frugívoros que contribuyen en gran medida en la distribución espacial de semillas, y que además depositan las semillas en sitios adecuados para el establecimiento de este cactus, pudieran considerarse dispersores efectivos de semillas. Sin embargo, la dispersión de semillas se podría ver limitada por la depredación de semillas causada por las aves depredadoras.

El objetivo del presente estudio fue evaluar la efectividad de dispersión de las especies diurnas y nocturnas que se alimentan de los frutos de *N. tetetzo* en el BTC, a través de la efectividad de dispersión tomando en cuenta los componentes de cantidad y calidad propuestos por Schupp (1993). Además, en el componente de calidad consideramos el microhábitat donde se depositan las semillas y su sobrevivencia hasta los dos años, y la contribución de cada

frugívoro a la distribución espacial de semillas mediante la lluvia de semillas en diferentes microhábitats.

## MÉTODOS

*Área de estudio y especie de estudio.* El estudio se realizó durante la temporada de fructificación de *N. tetetzo* desde finales de mayo hasta mediados de junio de 2013, en el suroeste de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, en el centro de México en la localidad de Santa María Tecomavaca, Oaxaca, en una zona cercana a el cañón el Sabino (17 ° 51'44 .60 "N, 97 ° 2'43 .89" W; Fig. 1). La temperatura media anual es de 32 ° C, la altitud es entre 610-885 msnm, con una precipitación media total de 513.2 mm (García 1988). La temporada de lluvias ocurre entre junio y octubre, y la estación seca dura hasta siete meses. La vegetación del área de estudio es un BTC. Las especies de árboles predominantes en el área de estudio son: *Cyrtocarpa procera*, *Ceiba aesculifolia*, *Parkinsonia praecox*, *Amphypteringium adstringens*, varias especies de *Bursera*, y arbustos como; *Euphorbia schlechtendalii*, *Cnidoscolus tehuacanensis*, y *Mimosa luisana* (Valiente-Banuet *et al.* 2009, Contreras-González 2007). El sitio se presenta un área en el cual se encuentran agregados de manera dominante los individuos de *N. tetetzo*, y es conocida como 'Tetechera'. La temporada de floración y fructificación de este cactus se produce entre abril y junio, justo antes de la temporada de lluvias (Valiente-Banuet *et al.* 1996). Los individuos llegan a medir hasta 10 m de alto, la especie se llega a reproducir desde que alcanzan una altura de 3.5 m, tiene frutos dehiscentes con síndrome de dispersión por murciélagos (quiropterocoría; Bravo-Hollis 1978, van der Pijl 1982).

### *Efectividad de dispersión*

La efectividad de dispersión de semillas fue calculada para las especies de los frugívoros diurnos y nocturnos que se alimentan de los frutos de *N. tetetzo*. Ésta fue calculada como el producto del componente de cantidad y calidad de dispersión propuesta por Schupp (1993). El componente de cantidad se estimó a partir del número total de semillas removidas por cada especie, mediante el producto del número de semillas removidas por visita, frecuencia de visitas, proporción de semillas removidas durante el día para las aves y durante la noche para los murciélagos, abundancia de los frugívoros, y la lluvia de semillas diurna y nocturna. El componente de calidad se calculó como el producto de la probabilidad de germinación de las semillas que pasaron a través del tracto digestivo, probabilidad de depositar las semillas bajo un microhábitat en particular, y la calidad del microhábitat después de dos años de sobrevivencia.

*Remoción diurna y nocturna.* Cuantificamos el porcentaje de remoción de frutos de cada grupo (aves y murciélagos) durante el día y la noche. Durante 5 días realizamos experimentos de remoción en la 'Tetechera', que consistieron en excluir con bolsas de nylon a frutos maduros disponibles durante el día. Al final del día los frutos fueron expuestos a los murciélagos de 19:30 hasta 06:00 hrs. Del mismo modo, durante cinco noches frutos maduros fueron excluidos de los murciélagos, y fueron expuestos a las aves desde 06:30 hasta 19:00 hrs. Debido a que los frutos de *N. tetetzo* maduran gradualmente durante la corta temporada de fructificación, el número de frutos utilizados para cada tratamiento varió según el número de frutos disponibles cada día con un total de 13 frutos para las aves y 18 para los murciélagos. Para cada grupo se estimó el número de semillas removidas a través de la proporción de pulpa y las semillas removidas por fruto, determinando el porcentaje de fruto consumido. Por otra parte, se calculó el número de semillas consumidas por fruto, como el producto del porcentaje de fruto consumido y el número

promedio de semillas por fruto (Godínez-Álvarez *et al.* 2002), el cual fue calculado contando directamente el número de semillas de 15 frutos maduros seleccionados al azar, colectados directamente de individuos de *N. tetetzo*.

*Observaciones de forrajeo.*- Durante el día realizamos observaciones en los períodos de mayor actividad de las aves (07:00-09:30 y 15:00-19:00 hrs.). Las observaciones fueron hechas simultáneamente en al menos 5 individuos de *N. tetetzo* con frutos maduros, mediante binoculares y / o telescopio, con un total de 44 horas de observación. Se registraron las especies de aves que se alimentan de los frutos de este cactus, la frecuencia de visitas, número de frutos / semillas consumidas por visita, duración de cada visita, número de individuos alimentándose, y movimientos después de forrajear (para calcular la probabilidad de deposición de semillas, que se explica más adelante). De la misma manera, durante la noche realizamos observaciones en un total de 15 individuos de *N. tetetzo* con frutos maduros, con un total de 11 horas de la observación.

*Abundancia de frugívoros.*- La abundancia de las aves fue evaluada mediante puntos de conteo realizados en la ‘Tetechera’ de 07:00-10:00 hrs, para lo cual se trazaron dos transectos, debido a que la ‘Tetechera’ presenta una distribución restringida a una pequeña área en el Cañón el Sabino, solo se colocaron 10 puntos en cada transecto con intervalos de 250 m de distancia entre cada punto. En cada punto, las aves que fueron observadas durante un periodo de 10 minutos se registraron y contaron. En cada punto los registros fueron realizados dos veces, en días diferentes, y los puntos fueron visitados en orden inverso en la segunda visita.

Para calcular la abundancia de los murciélagos durante la temporada de fructificación, cerca de los individuos de *N. tetetzo* con frutos maduros se colocaron seis redes de niebla (18 x

2.6 m, 12 x 2.6 m y de 9 x 2.6 m), las cuales fueron abiertas entre las 20:00 a 24:00 hrs., con un esfuerzo total de captura para este período de muestreo de 421.5 red / m / hora.

*Efecto del paso de semillas por el tracto digestivo sobre la germinación de las semillas.-*

Los datos sobre el efecto sobre las semillas al ser consumidas por las aves fueron tomados de Contreras-González y Arizmendi (2014).

Los murciélagos capturados con redes de niebla empleadas para evaluar su abundancia fueron puestos en bolsas para colectar sus heces, y posteriormente fueron puestos en libertad. Las semillas fueron separadas y colocadas en bolsas de papel para su transporte al laboratorio, donde se pusieron a germinar en condiciones de laboratorio (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo & Valiente-Banuet 2010).

En el laboratorio, las semillas obtenidas a partir de las heces fueron colocadas en cajas de Petri con papel de filtro (Whatman N° 1), y además se estableció un tratamiento control, que consistía en 10 semillas obtenidas directamente de frutos de este cactus. La germinación se llevó a cabo a temperatura ambiente y bajo condiciones de luz natural (Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 1998, Godínez-Álvarez *et al.* 2002). Diariamente se registró el número de semillas germinadas. El criterio utilizado para considerar una semilla germinada fue la emergencia de la radícula (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo & Valiente-Banuet 2010).

Debido a que no se capturaron individuos *L. yerbabuena* y de *S. liliu* en las redes de niebla, la probabilidad del paso de las semillas a través del tracto digestivo de *L. yerbabuena* empleada fue la que encontraron Godínez-Álvarez *et al.* (2002) y la probabilidad del paso de las semillas a través del tracto digestivo para *Sturnira liliu* se empleó la registrada por Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet (2009). Sin embargo, la probabilidad empleada para esta última



especie fue la obtenida para *Mytillocactus geometrizans*, debido a que no se ha reportado que esta especie de murciélago se alimente de los frutos de *N. tetetzo*.

*Probabilidad de depositar las semillas bajo un microhábitat en particular*-. Durante las observaciones de forrajeo, se registró la frecuencia con que las aves perchan en un microhábitat en particular después de forrajear (árboles, arbustos o cactus). La probabilidad de que los frugívoros coloquen las semillas en cada microhábitat para cada ave, fue calculada a partir de la proporción del número de visitas a un microhábitat en particular utilizado como una percha después de alimentarse de frutos de *N. tetetzo*, con respecto al número total de visitas de aves registradas para cada microhábitat (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo & Valiente-Banuet 2010).

*Calidad del microhábitat*. Evaluamos la calidad del microhábitat sobre la sobrevivencia de *N. tetetzo* hasta dos años después de haber germinado. Los datos de la calidad de los microhábitats para 12 especies de plantas perennes, así como para *N. tetetzo* y en espacio abierto hasta los dos años después de la germinación, fueron obtenidos del estudio de Contreras-González *et al.* (en prep.).

Los experimentos de calidad de microhábitat fueron realizados en la ladera sureste del Cañón el Sabino, en el área conocida como la 'Tetechera'. El modelo utilizado consiste de un diseño factorial con dos factores; 1) microhábitat, y 2) depredación. El factor microhábitat con 14 niveles, los cuales consisten de 13 especies de plantas perennes, espacio abierto y *N. tetetzo*. Y el factor depredación tiene dos niveles; tratamientos excluidos y tratamientos sin excluir de los depredadores. Los microhábitat seleccionados consisten en las especies de plantas perennes empleadas para los experimentos de sobrevivencia fueron las más abundantes, y presentaban un

mayor número de individuos jóvenes de *N. tetetzo* (< 1 m de altura) creciendo por debajo de sus copas. Las especies empleadas fueron: *Cyrtocarpa procera*, *Plumeria rubra*, *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia*, *Bursera schlechtendalii*, *B. morelensis*, *N. tetetzo*, *Parkinsonia praecox*, *Senna wislizenii*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Cnidosculus tehuacanensis*, *Fouquieria formosa*, *Amphypteringium adstringens* y *Mimosa luisana*.

Se seleccionaron semillas al azar de 15 frutos maduros colectados durante la temporada de fructificación del 2009. Bajo cada microhábitat seleccionado, se colocaron 20 semillas por tratamiento, y éstos fueron replicados 5 veces. La depredación de semillas por aves y roedores fue prevenido mediante jaulas de alambre (15 x 10 x 7 cm), que fueron fijadas al suelo. Y para evitar la depredación por invertebrados, se colocó Tanglefoot e insecticida (Ant Stop Plus) alrededor de las jaulas después de cada monitoreo. Se registró la sobrevivencia de plántulas cada mes durante dos años.

*Lluvia de semillas diurna y nocturna.*- Durante la temporada de fructificación, evaluamos la proporción de semillas que caen durante el día y la noche bajo un microhábitat en particular, para lo cual se diseñó un experimento factorial con dos factores; 1) grupo de frugívoros, y 2) microhábitats. El factor de grupo de frugívoros con dos niveles: murciélagos y aves. El factor de microhábitats con 14 niveles: que consistió en las especies empleadas en los experimentos de establecimiento y sobrevivencia (incluyendo *N. tetetzo*) y espacios abiertos. Cada tratamiento se replicó cinco veces. Bajo cada microhábitat cuantificamos el número de semillas que caían en una trampa cuadrada de nylon (0.5 x 0.5 m, 0.1 m de profundidad) durante 5 días. Las trampas fueron elevadas a 0.3 m por encima del nivel del suelo para evitar la remoción de semillas por hormigas y roedores. Las trampas fueron revisadas dos veces al día, a las 06:30 horas, antes de la actividad de aves para cuantificar la lluvia de semillas nocturna, y a

las 19:30 horas, antes de la actividad de murciélagos, para cuantificar la lluvia de semillas diurna.

*Análisis de datos*-. Los datos de remoción de semillas durante el día y la noche, el tiempo de forrajeo, el número de semillas consumidas por cada especie de ave en cada visita, y la frecuencia de las visitas de cada especie de ave, se analizaron mediante modelos lineales generalizados (GLM). Los datos de la frecuencia de las visitas y el tiempo de búsqueda de alimento por visita de cada especie de ave se analizaron utilizando una distribución de Poisson, mientras que los datos de remoción de semillas diurna y nocturna y el número de semillas consumidas por cada especie de ave en cada visita, se analizaron utilizando la distribución Quasipoisson. Todos los análisis se realizaron con el programa R (R Development Core Equipo 2008).

## **RESULTADOS**

*Remoción diurna y nocturna*.- De la remoción diurna y nocturna durante la temporada de fructificación, observamos que la mayor proporción de los frutos fueron removidos durante la noche (94.3%) por murciélagos, los cuales removieron  $946.9 \pm 14.6$  semillas por fruto (N=18 frutos), mientras que durante el día las aves removieron 6.46% del fruto, es decir  $64.85 \pm 25.6$  semillas por fruto, mientras que el promedio de semillas por fruto para la temporada de fructificación del 2013 fue de  $1003 \pm 84.3$  semillas.

*Observaciones de forrajeo*.-Durante las observaciones de forrajeo en la noche se registraron hasta 148 visitas de murciélagos ( $22.9 \pm 10.2$  individuos / planta / noche; N = 390 visitas), sin embargo no fue posible determinar la especie visitante durante las observaciones.

Durante el día observamos a cuatro especies de aves alimentarse de los frutos de *N. tetetzo*. Durante la temporada de fructificación del 2013 observamos que todas las especies se alimentan de la pulpa y las semillas de frutos maduros de este cactus (Cuadro 1). La especie que se alimentó con mayor frecuencia de los frutos del cactus fue la paloma de alas blancas (*Zenaida asiatica*), seguida de la guacamaya verde (*Ara militaris*). Durante cada visita, la guacamaya verde fue la especie que se alimentó de un número significativamente mayor de frutos ( $10.8 \pm 0.005$  frutos / visita;  $F_{3,100} = 397, P < 0.0001$ ). Esta especie generalmente forrajea en grupos (1-12 individuos;  $2.15 \pm 0.034$  individuos / visita), mientras que el resto de las especies se alimentan de manera solitaria ( $F_{3,122} = 26.96, P < 0.0001$ ). La guacamaya verde también fue la especie que pasó más tiempo alimentándose en los frutos de este cactus ( $10.3 \pm 0.28$  min / visita; Cuadro 2). No obstante, no se encontraron diferencias significativas en el tiempo de forrajeo entre las especies ( $F_{3,142} = 6.12, P = 0.1$ ).

*Abundancia de frugívoros.*- Durante la noche se registraron tres especies de murciélagos (*Leptonycteris yerbabuena*, *Macrotus waterhousi* y *Stunira lilium*), de las cuales *M. waterhousi* fue la especie más abundante durante la noche con una abundancia relativa de 0.92, siendo el visitante a los cactus más abundante de todos los frugívoros que se alimentaron de los frutos de este cactus (Cuadro 1). En cambio, las otras especies de murciélagos tuvieron una abundancia relativa muy baja (Cuadro 1), con únicamente un registro para *L. yerbabuena*, y dos registros para *Stunira lilium*.

La paloma de alas blancas fue el visitante diurno, con mayor abundancia relativa (0.63), mientras que la guacamaya verde presentó una abundancia relativa de 0.18 y el resto de las especies que se alimentan de los frutos de este cactus tuvieron una abundancia menor que 0.05 (Cuadro 1).

*Efecto del paso de semillas por el tracto digestivo sobre la germinación de las semillas.-*

De las especies de murciélagos capturadas, solo en las excretas de un individuo de *M. waterhousi* se encontraron semillas de *N. tetetzo*, las cuales tuvieron un porcentaje de germinación del 71.4%, mientras que el tratamiento control fue del 95%.

*Probabilidad de depositar las semillas bajo un microhábitat en particular.* Durante las observaciones de forrajeo, registramos que las aves se perchan en siete microhábitats, y los movimientos de éstas después de forrajear fueron principalmente a árboles y a otros individuos de *N. tetetzo*. La probabilidad de que *Z. asiatica* y *A. militaris* a pesar de que perchan en árboles y en otros individuos de este cactus después de forrajear fue nula, debido a que estas aves dañan a las semillas que consumen. Los carpinteros *M. hypopolius* y *P. scalaris* tuvieron mayor probabilidad de depositar las semillas bajo *N. tetetzo* (Cuadro3). En el caso de los murciélagos, durante las observaciones nocturnas no fue posible determinar los sitios donde se mueven después de forrajear.

*Calidad del microhábitat.* - Después de dos años únicamente sobrevivieron los cactus en los tratamientos excluidos de los depredadores, sin embargo la sobrevivencia fue muy baja (0.01%). Los individuos sobrevivientes se encontraron bajo tres microhábitats (*C. procera*, *E. schlechtendalii* y *M. luisana*), con una probabilidad de sobrevivencia de 0.025, 0.035 y 0.033, respectivamente.

*Lluvia de semillas diurna y nocturna.* - Con respecto a la proporción de semillas depositadas bajo cada microhábitat, durante la noche los murciélagos fueron los principales

organismos que depositaron semillas en las trampas de semillas (89% de las semillas colectadas), y éstas fueron depositadas bajo todos los microhábitats donde se colocaron las trampas de semillas, mientras que durante el día fue menor, y las aves depositaron semillas en 12 de los 14 microhábitats. Del total de la lluvia de semillas durante la noche bajo la planta parental hubo una mayor cantidad de semillas (17%), seguida por *C. tehuacanensis* (13.2%), *S. wislizenii* (13.3%), y *M. luisana* (12.9%). Los microhábitats con mayor número de semillas depositadas durante el día fueron bajo *S. wislizenii* (1.8%), *A. adstringens* (1.7%), *B. morelensis* (1.5%) y *C. procera* (1.6%), mientras que el resto de los microhábitats tuvieron un porcentaje de semillas menor a uno (Fig. 1).

Acorde a la proporción de semillas depositadas bajo cada microhábitat, a la frecuencia de visitas después de forrajear y a la abundancia relativa de las especies, *M. waterhousi* durante la noche y *M. hypopolius* durante el día, serían las especies estarían distribuyendo mayor cantidad de semillas (24.9% y 52.8% respectivamente; cuadro 4). Un gran número de semillas removidas durante el día son depredadas por *Z. asiatica*, y por *A. militaris*, por lo cual, a pesar de percharse en seis especies de plantas perennes, los valores de estas fueron de cero. Los carpinteros *M. hypopolius* y *P. scalaris* depositaron las semillas en 12 de los 14 microhábitats evaluados, no obstante, principalmente depositan las semillas bajo otros individuos de *N. tetetzo* (Cuadro 4).

*Efectividad de dispersión.* Encontramos que tres de las siete especies que se alimentan de los frutos de *N. tetetzo* son dispersores efectivos, siendo éstos los murciélagos los principales dispersores efectivos, con valores de efectividad de dispersión de 0.054 para *L. yerbabuena*, de 58.72 para *M. waterhousi*, y de 0.16 para *S. liliium*. Debido a que estas especies presentaron los mayores valores de frecuencias de visitas a sitios apropiados después de forrajear los frutos

de *N. tetetzo* (Cuadro 3 y 4). El murciélago *M. waterhousi* fue la especie que presentó los valores más altos de efectividad de dispersión (Cuadro 1), debido a su elevada abundancia en el sitio de estudio (Cuadro 1), y a la alta probabilidad de depositar las semillas en sitios adecuados para su sobrevivencia (Cuadro 3).

Las especies más abundantes de aves que se alimentan de los frutos de *N. tetetzo* tuvieron un valor de efectividad de dispersión nula, ya que *Z. asiatica* y *A. militaris* dañan las semillas que pasan por su tracto digestivo, por lo que se consideran depredadoras de semillas pre-dispersivas. En el caso de los carpinteros *M. hypopolius* y *P. scalaris* no afectan las semillas que pasan por su tracto digestivo, sin embargo tuvieron una baja abundancia relativa (Cuadro 1), presentaron baja frecuencia de visitas (Cuadro 2), y tuvieron una mayor probabilidad de percharse después de forrajear en otros individuos de *N. tetetzo*, los cuales son sitios inadecuados para el establecimiento.

## DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que el reclutamiento de nuevos individuos es afectado por la dispersión de semillas del cactus columnar *N. tetetzo* en el BTC. Los murciélagos jugaron un papel importante en el proceso de dispersión de semillas de este cactus durante el año de estudio, depositando las semillas en sitios apropiados para su establecimiento. Las aves durante la temporada de fructificación del año 2013 no tienen efectos positivos en la dispersión de semillas debido a que algunas de éstas depredan las semillas, y otras a pesar de que no dañan las semillas que pasan a través de su tracto digestivo, tuvieron bajas frecuencias de visitas a los frutos de este cactus, por lo que removieron pocas semillas, y depositaron las semillas en sitios inapropiados para su establecimiento.

El análisis de efectividad de dispersión muestra que los murciélagos son los dispersores efectivos del cactus columnar *N. tetetzo* en el BTC, como ocurre en el matorral xerófilo para esta misma especie y para *N. mezcalaensis* (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo 2011). Los valores de efectividad de dispersión de los murciélagos se encuentra relacionada con la elevada remoción de semillas durante la noche, así como los patrones donde depositan los murciélagos las semillas en diferentes microhábitats, ya que éstos depositan las semillas en sitios adecuados para el establecimiento de esta especie de cactus, como ocurre en el matorral xerófilo para esta especie y para *N. mezcalaensis* (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo & Valiente-Banuet *en prep.*).

El murciélago *M. waterhousi* fue el dispersor efectivo de *N. tetetzo* en el BTC, y *L. yerbabuena* presentó una menor efectividad de dispersión, contrario a lo reportado para el matorral xerófilo, donde esta especie es más abundante y fue dispersor efectivo de *N. tetetzo* (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). Lo que nos indicaría que existe una repartición de este recurso (Pianka 2011) dentro de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán. La elevada dispersión de *M. waterhousi*, está dada principalmente por su abundancia relativa en el área de estudio, como fue el caso de *L. yerbabuena* en el matorral xerófilo (Godínez-Álvarez *et al.* 2002), así mismo, por las elevadas frecuencias de visita de los murciélagos a los frutos de este cactus y porque éstos después de alimentarse se perchan en árboles para alimentarse de la pulpa y las semillas de los frutos, y ésta conducta permite que los murciélagos depositen las semillas en sitios adecuados para el establecimiento de este cactus (Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 2000), ya que en el BTC el establecimiento de este cactus se restringe a pocas especies de plantas, ya que únicamente bajo la copa de *C. procera*, *E. schlechtendalii* y *M. luisana* después de dos años de la germinación existen sobrevivientes de este cactus (Contreras-González *et al.* *en prep.*).



Las especies de aves que se alimentan de los frutos de *N. tetetzo* fueron pocas comparadas con las reportadas para el área de estudio para el año 2009 (Contreras-González & Arizmendi 2014) y con las reportadas para el matorral xerófilo (Godínez-Álvarez *et al.* 2002). Las aves más abundantes fueron *Z. asiatica* y *A. militaris* y estas especies tuvieron valores de efectividad de dispersión nula, debido a que destruyen las semillas que consumen. En el caso de los carpinteros *M. hypopolius* y *P. scalaris* a pesar de que no dañan las semillas, fueron especies que presentaron abundancias bajas, removieron pocas semillas y las depositan en sitios inapropiados para su establecimiento, como ocurre para *N. tetetzo*, *N. mezcalaensis* y *N. macrocephala* en el matorral xerófilo, donde después de forrajear estas especies se perchan principalmente en otros individuos de *N. tetetzo* (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Rios 2009, Castillo 2011). Sin embargo, se observó que algunos organismos como las hormigas remueven las semillas que se encontraban en el suelo, y éstas podrían redistribuir las semillas a otros sitios, ya que se ha reportado que estos organismos pueden actuar como dispersores secundarios (Howe & Smallwood 1982).

Los valores nulos de efectividad de dispersión de las aves encontrados en el presente estudio, se explica por el daño a las semillas cuando son consumidas, a que depositan las semillas en sitios inapropiados para el establecimiento de este cactus, y a la baja sobrevivencia de *N. tetetzo* durante los dos primeros años, ya que al multiplicar éstos valores con el resto de los componentes, los datos resultantes son bajos o nulos. Lo anterior durante el año de estudio afectó a la interacción planta-frugívoro, ya que existe muy poca disponibilidad de sitios seguros para el establecimiento (Contreras-González *et al.* en prep.), lo cual tiene una limitación en el reclutamiento de nuevos individuos, afectando la regeneración de la planta en el bosque tropical caducifolio (Gaines & Roughgarden 1985, Cornell & Lawton 1992, Albrecht *et al.* 2012).

El presente estudio muestra que el enlace entre la lluvia de semillas y el reclutamiento, permite entender la actividad de los frugívoros sobre los patrones donde las semillas son depositadas (Castillo 2011, Calviño-Cancela 2007). La baja sobrevivencia de los cactus jóvenes y el reducido reclutamiento de individuos (Contreras-González *et al.* en prep.), son las fases del ciclo de vida que pueden afectar a su dinámica poblacional, como ocurre con *N. macrocephala* en el matorral xerófilo, donde la germinación de semillas y el reclutamiento de plántulas parecen ser cuellos de botella que afectan a la dinámica poblacional de la especie (Esparza-Olguín *et al.* 2002). Es necesario evaluar la dispersión de semillas durante varias temporadas de fructificación, así como evaluar sus efectos sobre la dinámica poblacional de *N. tetetzo* en el BTC, debido a que esta especie es de vida larga y una temporada de fructificación representa solo una pequeña parte de su ciclo de vida.

## **AGRADECIMIENTOS**

El financiamiento para el proyecto fue otorgado por CONABIO DS005, y el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT, UNAM, IN 217511), para M. C. Arizmendi. Y la beca de manutención otorgada a A. M. Contreras-González (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología: 164991). Agradecemos al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por el financiamiento y apoyo escolar otorgado a A.M. Contreras-González. También agradecemos a las autoridades de la comunidad de Santa María Tecomavaca, Oaxaca, México, por las facilidades otorgadas durante la toma de datos de campo. Y finalmente agradecemos a Gabriel López, Ezel Galindo, Javier Robles, Francisco A. Rivera, Karla Rodríguez, Andrea Cerón, Héctor Ortega, Sergio Díaz, Andrea López, Erick López y Rodrigo, quienes ayudaron durante la toma de datos en el campo.

## LITERATURE CITED

- Albrecht, J., Neuschulz, E. L. & Farwig, N. 2012. Impact of habitat structure and fruit abundance on avian seed dispersal and fruit predation. *Basic Applied in Ecology* 13: 347-354.
- Bravo-Hollis , H. 1978 . Las cactáceas de México, vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Calviño-Cancela, M. 2007. Seed and microsite limitations of recruitment and the impacts of post-dispersal seed predation at the within population level. *Plant Ecol.* 192: 35-44.
- Calviño-Cancela, M., & Martín-Herrero, J. 2009. Effectiveness of a varied assemblage of seed dispersers of a fleshy-fruited plant. *Ecology* 90: 3503-3515.
- Castillo, J. P. 2011. *Dispersión biótica de semillas de a cactácea columnar Neobuxbaumia mezcalaensis (Bravo) Backeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla.* Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Castillo, L., J. P., & Valiente-Banuet, A. 2010. Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *Am. J. Bot.* 97:1289-1295.
- Cornell, H. V., & J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *J. Anim Ecol.* 61:1-12.
- Contreras-González, A. M. 2007. *Dieta y disponibilidad de alimento de Ara militaris en la Reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán.* Tesis de Maestría. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Contreras-González, A. M., Rivera-Ortíz, F. A. Soberanes-González, C. A. Valiente-Banuet, A., & Arizmendi. M. C. 2009. Feeding Ecology of the Military Macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central México. *Wilson J. Ornithol.* 121: 384-391.

- Contreras-González, A. M. & Arizmendi A. M. C. 2014. Pre-dispersal seed predation of columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* (Cactaceae) by birds, in central México. *Ornitol. Neotrop.* 25: 373-387.
- Cordeiro, N. J., Indangalasi, H. J., McEntee, J. P., & Howe, H. F. 2009. Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. *Ecology* 90:1030-1041.
- Corrêa, C. M., Cazetta, E., Staggemeier, V. G., & Galetti, M. 2009. Linking frugivore activity to early recruitment of a bird dispersed tree, *Eugenia umbelliflora* (Myrtaceae) in the Atlantic rainforest. *Austral Ecol.* 34: 249-258.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., & Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Boil. Conserve.* 103: 349-359.
- Fleming, T.H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? *Am. Zool.* 19:1157-1172.
- Fleming, T. H., & Sosa, V. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *J. Mammal.* 75: 845-851.
- Gaines, S., & J. Roughgarden. 1985. *Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone.* Proceedings of The National Academy of Sciences (USA) 82:3707-3711.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. D.F. México.
- Godínez-Álvarez, H. & Valiente-Banuet, A. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-31.

- Godínez-Álvarez, H. & Valiente-Banuet, A. 2000. Fruit feeding behavior of *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica* 32: 552-556.
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. & Rojas-Martínez A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83:2617-2629.
- Gorchov, D.L., Cornejo, F., Ascorra, C.F., & Jaramillo, M. 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian amazon. *Oikos* 74: 235-250.
- Harper JL .1977. Population Biology of Plants. Academic Press, New York.
- Herrera, C. M. 1985. Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. In pp 341-365. Habitat selection in birds (M. L. Cody ed.). Academic press Orlando, Florida. U.S.A.
- Howe, H. F., & Estabrook, G. F.1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *Am. Nat.*111:817-832.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. 1982. Ecology of Seed Dispersal. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Hulme, P. E., & Benkman, C. W. Granivory. 132- 154. In: *Plant animal interactions. An evolutionary approach* (Herrera, C. M & Pellmyr, O. Eds) Blackwell Science. Oxford, U.K.
- Jordano, P., & Schupp E. W. 2000. Seed Disperser Effectiveness: The Quantity Component and Patterns of Seed Rain for *Prunus mahaleb*. *Ecol. Monogr.* 70:591-615.
- Loiselle, B. A. Ribbens, E., & Vargas, O. 1996. Spatial and Temporal Variation of Seed Rain in a Tropical Lowland Wet Forest. *Biotropica* 28: 82-95.

- Pérez-Villafaña, M. G., & Valiente-Banuet, A. 2009. Effectiveness of dispersal of an ornithocorous cactus *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) in a Patchy Environment. *The Open Biology Journal* 2: 101-113.
- Pianka, E. R. Evolutionary ecology. 7a. Ed. Harper & Row. New York, U.S.A.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Rios, R. M. 2009. Limitaciones en el reclutamiento de *Neobuxbaumia macrocephala*: un análisis de interacciones a través del ciclo reproductivo. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 194-202.
- Schupp, E. W. & Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2: 267-275.
- Schupp, E. W., Jordano, P., & Gomez, J. M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytol.* 188:333-353
- Valiente-Banuet A., & Ezcurra E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *J. Ecol.* 79:961-971
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, A. M. del C., Rojas-Martínez, Casas, A., Godínez-Álvarez, H. Silva, C. & Dávila-Aranda, P. 2002. Biotic Interactions and Population Dynamics of Columnar Cacti. 225-240 pp. In Fleming, T., & Valiente-Banuet, A. Columnar Cacti and Their Mutualism. Evolution, Ecology, and Conservation. The University of Arizona Press Tucson. E.U.

- Valiente-Banuet, A., Solís, L., Dávila, P., Arizmendi, M. C., Silva, P. C., Ortega-Ramírez, J., Treviño, C. J., Rangel-Landa, S., & A. Casas. 2009. Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán-Cauicatlán. Univ. Nacional Autónoma de México, D.F., México
- Van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlang. Berlín. Alemania.
- Wenny, D. G. 1998. Seed dispersal and postdispersal seed fate of four tree species in a neotropical cloud forest. Dissertation. University of Florida, Gainesville, Florida, U.S.A.
- Wenny, D, G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecol. Monogr.* 70: 331-351.

CUADRO 1. Especies que se alimentan de los frutos de *N. tetetzo* en el bosque tropical caducifolio. Parte consumida por las especies y abundancia relativa por gremio, número total de semillas removidas, y valores de efectividad de dispersión en el bosque tropical caducifolio. <sup>a</sup>Parte consumida/ estadio de desarrollo del fruto: p – pulpa, s – semilla, m – maduro. <sup>b</sup>Número total de semillas removidas calculada a partir de: (frecuencia relativa de visitas) x (número de semillas removidas por visita) x (número total de semillas removidas por las aves).

<b>Gremio</b>	<b>Especie</b>	<b>Parte consumida</b>	<b>Abundancia relativa</b>	<b>Número de semillas removidas <sup>b</sup> (%)</b>	<b>Efectividad de dispersión</b>
Aves	Paloma de alas blancas ( <i>Zenaida asiatica</i> )	p, s/m	0.63	742.23	0
	Guacamaya verde ( <i>Ara militaris</i> )	p, s/m	0.18	4092.42	0
	Carpintero pecho gris ( <i>Melanerpes hypopolius</i> )	p, s/m	0.02	231.54	0
	Carpintero mexicano ( <i>Picoides scalaris</i> )	p, s/m	0.02	32.8	0



Murciélagos	Murciélago hocicudo de curazao <i>(Leptonycteris yerbabuena)</i>	-	0.02	10.13	0.054
	Murciélago orejón mexicano <i>(Macrotus waterhousi)</i>	-	0.92	14640.94	58.72
	Murcielago de charreteras menor <i>(Sturnira lilium)</i>	-	0.04	40.55	0.16

---

CUADRO 2. Tiempo promedio de forrajeo de las aves, número de semillas removidas por visita, frecuencia de visitas (Visitas/hr), y número de individuos promedio alimentándose por visita, de las especies que se alimentan de *N. tetetzo*.

<b>Especie</b>	<b>Tiempo de forrajeo</b>	<b>Frecuencia relativa de visitas</b>	<b>Número de individuos en promedio</b>
<i>Zenaida asiatica</i>	4.03 ± 0.09	0.42	2.15 ± 0.24
<i>Ara militaris</i>	10.2 ± 2.1	0.37	1
<i>Melanerpes hypopolius</i>	1.9 ± 0.6	0.15	1
<i>Picoides scalaris</i>	1.2 ± 0.63	0.03	1

CUADRO 3. Probabilidad de depositar las semillas consumidas por las especies de aves, bajo 13 especies de plantas perenes y en espacio abierto en el bosque tropical caducifolio. EA – Espacio abierto; Cp – *Cyrtocarpa procera*; Pr – *Plumeria rubra*; Ca – *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia*; Bs – *Bursera schlechtendalii*; Bm – *B. morelensis*; Pp – *Parkinsonia praecox*; Sw – *Senna wislizenii*, Ct – *Cnidoscopus tehuacanensis*; Es – *Euphorbia schlechtendalii*; Ff – *Fouquieria formosa*; Aa – *Amphyterigium adstringens*; MI – *Mimosa luisana*; Nt – *Neobuxbaumia tetetzo*.

		Especies de plantas perennes												
Especies de aves	EA	Cp	Pr	Ca	Bs	Bm	Pp	Sw	Ct	Es	Ff	Aa	MI	Nt
<i>Z. asiatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. militaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. hypopolius</i>	0	0.07	0.072	0.077	0.22	0.125	0.25	0.4	0.114	0.026	0.052	0.398	0.17	0.625
<i>P. scalaris</i>	0	0.014	0.015	0.016	0.05	0.08	0.5	0.1	0.024	0.005	0.011	0.083	0.03	0.5

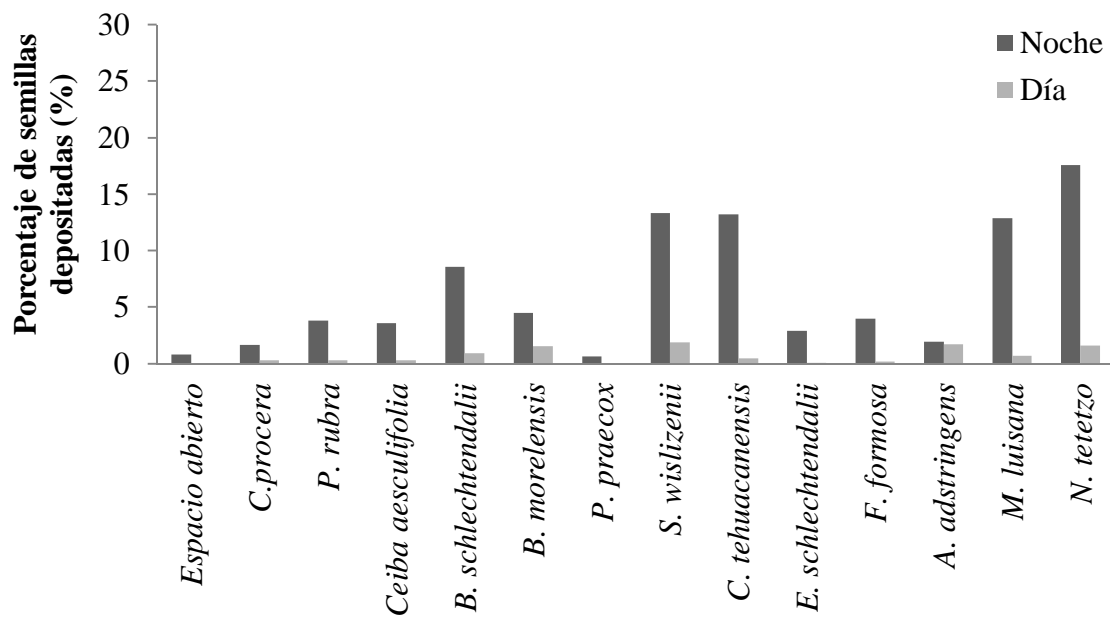
CUADRO 4. Patrones de lluvia de semillas que los frugívoros que se alimentan de los frutos de *N. tetetzo* depositan en las trampas de semillas bajo un microhábitat en particular. Calculados a partir de la frecuencia de visitas a cada micorhábitat y a la abundancia relativa de cada especie. EA – Espacio abierto; Cp – *Cyrtocarpa procerá*; Pr – *Plumeria rubra*; Ca – *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia*; Bs – *Bursera schlechtendalii*; Bm – *B. morelensis*; Pp – *Parkinsonia praecox*; Sw – *Senna wislizenii*, Ct – *Cnidosculus tehuacanensis*; Es – *Euphorbia schlechtendalii*; Ff – *Fouquieria formosa*; Aa – *Amphyterigium adstringens*; MI – *Mimosa luisana*; Nt – *Neobuxbaumia tetetzo*.

Especies de aves	Especies de plantas perennes													
	OS	Cp	Pr	Ca	Bs	Bm	Pp	Sw	Ct	Es	Ff	Aa	MI	Nt
<i>Z. asiatica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. militaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. hypopolius</i>	0	0.458	0.955	0.907	2.183	0.484	0	3.247	3.153	0.705	0.978	0.846	3.214	7.412
<i>P. scalaris</i>	0	0.096	0.2	0.189	0.455	0	0	0.812	0.664	0.136	0.207	0.176	0.567	5.93
<i>L. yerbabuena</i>	0.024	0.021	0.023	0.022	0.022	0.018	0.024	0.021	0.024	0.023	0.023	0.013	0.023	0.022
<i>M. waterhousi</i>	0.927	0.783	0.857	0.848	0.835	0.687	0.927	0.813	0.893	0.893	0.878	0.491	0.878	0.849
<i>S. lilium</i>	0.049	0.041	0.045	0.045	0.044	0.036	0.049	0.043	0.047	0.047	0.046	0.026	0.046	0.045

FIGURA 1. Porcentaje de semillas depositadas bajo 14 microhábitats durante el día y la noche.

FIGURA 2. Estructura estable de tamaños predicho por el modelo matricial de Lefkovitch construido para la población de *N. tetetzo* en el BTC.

FIGURA. 1.



**CAPITULO III.** Competition by understory species better explains the competitive effects in more productive sites along a stress gradient

**Será sometido a Plant Ecology**

**COMPETITION BY UNDERSTORY SPECIES BETTER EXPLAINS THE COMPETITIVE EFFECTS IN MORE PRODUCTIVE SITES ALONG A STRESS GRADIENT<sup>1</sup>**

ANA MARÍA CONTRERAS-GONZÁLEZ<sup>2, 4</sup>, MARÍA DEL CORO A. ARIZMENDI<sup>2</sup> AND ALFONSO VALIENTE-BANUET.<sup>3</sup>

<sup>2</sup>Laboratorio de Ecología, Unidad de Biología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala UNAM, Avenida de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México 05490; and <sup>3</sup>Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, UNAM, Circuito Exterior S/N, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México D.F. 04510.

Manuscript received \_\_\_\_\_; revision accepted \_\_\_\_\_.



<sup>1</sup>The authors thanks to Posgrado en Ciencias Biológicas of Universidad Nacional Autónoma de México for financial and scholar support to A.M. Contreras-González. Financial assistance was provided by projects CONABIO DS005, and Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN 217511, to M. C. Arizmendi, and by a fellowship to A. M. Contreras-González (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología: 164991). This paper is part of Ph. D thesis. We thank the local authorities of Santa María Tecomavaca, Oaxaca, Mexico for their facilities. And finally we thank to Ezel Galindo, Edson Espinoza, Gabriela de la Cruz, Francisco Rivera, Veronica Garcia, Jorge Mendoza, Leopoldo Vázquez, Daniel Sánchez, Carlos Rosas, Berenice Núñez, Axel Sotomayor, and Mauricio Pérez, who helped during field work.

<sup>4</sup> Author for correspondence, e-mail: [acontrerasgonzalez@gmail.com](mailto:acontrerasgonzalez@gmail.com)

## Abstract

- *Premise of the study:* The stress gradient hypothesis proposes that along a stress gradient, positive interactions are more important in stressful environments, whereas negative interactions are stronger under more benign environmental conditions. Some studies have found inconsistencies with this hypothesis, possibly because they have focused on pairwise species interactions along the environmental gradient, in isolation from the community context. We tested this hypothesis by studying the factors that determine the low density and recruitment rate of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in a mesic area. We tested the role of the nurse plant species, light, and understory species on the establishment and survival of young cactus in tropical dry forest.
- *Methods:* We conducted field experiments of the establishment and survivorship of *N. tetetzo* under 13 dominant perennial species and in open space, which were categorized as dense-canopy, sparse-canopy, and open space. We correlated the number of species, density and cover of understory species, with the survivorship of *N. tetetzo*.
- *Key results:* Survivors were present only beneath densely canopied perennial plant species. whereas under sparse-canopied species the number of individuals, which in turn have more understory individuals, the survivorship was lower decreasing significantly with the percentage of cover of understory species.
- *Conclusions:* Understory species rather than the nurse species are exerting the competitive effects, emphasizing the importance to include the multispecific interactions at the community level.

**Key words:** Stress gradient hypothesis; *Neobuxbaumia tetetzo*; establishment; early survivorship; light; tropical deciduous forest.

The balance between positive and negative interactions which act simultaneously and bidirectionally affects the distribution and abundance of species, as well as population dynamics and community organization (Pugnaire et al., 1996; Callaway et al., 2002; Callaway, 2007; Brooker et al., 2008). The balance depends on the severity of abiotic stress (Bertness and Callaway, 1994; see He et al., 2013 for a recent meta-analysis). Thus, the stress gradient hypothesis (“SGH” hereafter) proposes that along a stress gradient, competition increases in the most productive sites, whereas facilitation is stronger under harsh environmental conditions (Bertness and Callaway, 1994; Callaway, 2007; He et al., 2013). Although, this hypothesis has been widely demonstrated for a plethora of ecosystems (Levine et al., 1998; Tielbörger and Kadmon, 2000; Pugnaire and Luque, 2001; Callaway et al., 2002; Wipf et al., 2006; le Roux and McGeoch, 2010; Jean-Paul et al., 2012; Liu et al., 2013), Lortie and Callaway (2006) reported that some studies have found contradictory or neutral effects of neighbors along the gradient. These apparently contradictory results may be due to the weak stress gradient analyzed (Lortie and Callaway, 2006). However, one little considered aspect which may explain these inconsistencies is that most studies have focused on pairwise interactions along the gradient (Maestre et al., 2009; He et al., 2013), in isolation from the community context. This would imply that the positive or negative effects of a species along the gradient depend only on the isolated subsystem analyzed, precluding the effects of other neighbors

In the Tehuacán Valley, in south-central Mexico, columnar cacti are highly diversified with varying abundance along a precipitation gradient. In areas with *ca.* 380 mm of rain, cacti show high densities of *ca.* 1200 individuals/ha in shrublands (individuals > 1 m height), with high recruitment rates (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991). In contrast, in mesic areas as in the tropical deciduous forest (TDF) with *ca.* 513.2 mm annually, this species has lower densities of *ca.* 315 individuals/ha (individuals > 1 m height) with very low recruitment rates. A previous

study proposed that the SGH may successfully explain this pattern, and experimentally demonstrated that removal of the largest neighbors to *Neobuxbaumia tetetzo* resulted in decreased performance of this columnar cactus under stressful conditions, and increased performance in mesic areas (Ruiz and Valiente-Banuet, submitted). This suggests that in mesic areas of the gradient, the columnar cactus, *Neobuxbaumia tetetzo* is highly affected by competitive interactions according to the SGH. Nevertheless, the effect of the interactions of the other neighbors (understory species) within the community has not been evaluated.

Facilitation plays a central role for cacti recruitment and early survivorship in shrublands (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Castillo and Valiente-Banuet, 2010). However, recruitment patterns for columnar cacti in tropical deciduous forest are unknown, also in this environment SGH has been tested very little (He et al., 2013).

This study evaluated the effect of the interactions of plants perennial species and understory species on the establishment and early survival of *N. tetetzo* in a TDF, in which we tested the SGH in this environment. We expected that in TDF the competitive interactions were predominant as indicate the SGH.

We tested the role of neighbors (nurse plant species) and whether they have direct negative effects on *N. tetetzo* recruitment and survival. However, as light is a limiting factor in the TDF affecting establishment and survival (Khurana and Singh, 2001; Cabin et al., 2002a; b; McLaren and McDonald, 2003) we analyzed whether dense-canopies species, could be more limiting for the establishment of cacti than under sparse-canopies species. We expected that beneath sparse-canopies species establishment and survivorship will be higher than beneath dense-canopies species which limit the amount of light reaching the ground. However, we also examined indirect effects of canopies by analyzing whether sparse-canopied individuals may facilitate the establishment of more understory species and/or individuals which in turn may

limit light reaching the ground (Adkison and Gleeson, 2004; Chen et al., 2004; Tsvuura et al., 2012).

## MATERIALS AND METHODS

***Study area and species***—The study was conducted in TDF of the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, located in Santa María Tecomavaca, Oaxaca, Mexico, at a site called the Sabino canyon (17°51'44.60" N, 97°2'43.89" W; Fig. 1). Elevation ranges from 610 to 885 m a.s.l., with hills and mountains dominating the landscape. The annual mean temperature is 32°C, with a mean total rainfall of 513.2 mm (García, 1988). The rainy season occurs between June and October, and the dry season lasts up to seven months.

The TDF is dominated by trees up to 10 meters high. Tree species lose the leaf cover in the dry season (Murphy and Lugo, 1986, Valiente-Banuet et al., 2009). Dominant tree species are *Neobuxbaumia tetetzo*, *Cyrtocarpa procera*, *Ceiba aesculifolia* var *parvifolia*, *Parkinsonia praecox*, *Amphypteringium adstringens*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Cnidoscolus tehuacanensis*, *Mimosa luisana* and several species belonging of genus *Bursera* (Valiente-Banuet et al., 2009).

*N. tetetzo* is a highly branched columnar cactus, endemic to Puebla and Oaxaca in central Mexico, growing to a height of 10 m (Bravo-Hollis, 1978). The flowering and fruiting season occur from April to June, just before the rainy season (Godínez-Álvarez et al 2000). In shrubland the successful establishment of this cactus species only occur beneath the canopies of perennial nurse plant (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991).

***Seedling establishment and survivorship***—A factorial experimental design was conducted, with two factors: (1) predation with two levels in which *N. tetetzo* seeds were placed

in predator exclusion and non-exclusion treatments, and (2) microhabitat with 14 levels, including 12 of the most abundant perennial plant species of the community, *N. tetetzo*, and open space. Plant species were grouped according to their canopy architecture of dense or sparse canopy. Dense-canopied species produced homogeneous shade under the vertical projection of the crown, and included: *Cyrtocarpa procera*, *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia*, *Bursera schlechtendalii*, *B. morelensis*, *Parkinsonia praecox*, *Senna wislizenii*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Cnidoscopus tehuacanensis*, *Amphypteringium adstringens*, and *Mimosa luisana*. Sparse-canopied species produced little shade, and consisted of plants with two to three stems rising from the ground, with either large leaves only at the top of the stems (*Plumeria rubra*), or small leaves along the stems (*Fouquieria formosa*).

Each experimental unit consisted of 20 seeds which were randomly collected from 15 ripe fruits of *N. tetetzo*; each treatment was replicated five times. For the predation exclusion experiment we used a wire-net cage and frame (15 x 10 x 7 cm), with the base of netting buried in the ground to prevent vertebrate predation (birds and rodents), and invertebrate predators were excluded using tanglefoot and chlorine insecticide powder (Ant Stop Plus). Observations were conducted to detect animals that were removing the seeds from the non-exclusion treatments. Survival of young cacti was monitored monthly during two years.

In order to assess if understory species around of young cacti had an effect on survival of *N. tetetzo*, we quantified the density and cover of these species in each experimental unit in a plot (1 x 1 m) for a total of 43 m<sup>2</sup> for dense-canopied species and 15 m<sup>2</sup> for sparse-canopied species. We counted the number of species and individuals growing beneath the canopy of each perennial plant species, and measured the cover of each understory species. The crown of each understory species was assumed to be an ellipse, whose axis is the crown radii to the center of the coverage and the crown radii perpendicular to that point (coverage =  $\pi \times \text{major radius} \times$

minor radius; Gill *et al.* 2009). We determine if survival of young cacti depended on the number of species, density and cover of understory species.

### ***Data analyses***

*Seedling establishment*—The number of established individuals in TDF was compared for two contextual variables: canopy type (dense or sparse) and predation (exclusion or non-exclusion). These data were analyzed by fitting generalized linear models (GLM), using a Poisson link distribution.

*Survivorship*—We calculated survival curves for each of the microhabitats based on Kaplan-Meier estimates, and statistical differences among survival curves were assessed by Log-Rank test (Pyke and Tompson, 1986; Fernández, 1995; Letón and Zuluaga, 2006).

To determine if the canopy type of the perennial plant species determined the density of understory species, we compared the number of species and individuals, as well as percent cover of understory species beneath canopy of perennial plant species with dense and sparse canopy, by GLM using a Poisson link distribution for the number of species and individuals and a Binomial distribution for percent cover of understory species.

To determine if the density and percent cover of understory species found beneath the canopy of perennial plant species influenced on survival of young cactus, we applied binomial logistic regression of *N. tetetzo* survival after two years (1 = survived, 0 = failed) with the number of species and individuals of understory growing under dense and sparse plant perennial species with survival of *N. tetetzo* after two years, using Binomial logistic regression. For the relationship between the percent of cover of understory species growing under plant perennial species and survival of *N. tetetzo* after two years, we employed a Quasibinomial logistic



regression. The number of species, number of individuals and percentage of cover of understory as independent variables and variable dependent is variable binary of death or survival of individuals of *N. tetetzo* after two years. All analyses were performed with R (R Development Core Team 2008).

## RESULTS

*Understory species richness, density and cover*—The total cover of understory species differed significantly under sparse and dense-canopies perennial plant species ( $F_{1,56} = 45.03$ ,  $P < 0.0001$ ; Table 1). There was higher  $49.2 \pm 0.02\%$  understory vegetation cover beneath sparse-canopies plant species, compared to  $37.6 \pm 0.005\%$  understory cover beneath dense-canopied species. The density of understory individuals was higher under sparse-canopies than under dense-canopies species ( $4.8 \pm 0.04$  vs.  $7.5 \pm 0.08$  species, and  $5.3 \pm 0.12$  vs.  $7.2 \pm 0.48$  individuals respectively). This was significantly different for the density of understory individuals ( $F_{1,55} = 36.81$ ,  $P < 0.001$ ), but not for the density of understory species ( $F_{1,55} = 0.42$ ,  $P > 0.05$ ).

*Seedling establishment*—In the not excluded treatment, we observed seedling establishment during the first month only under *C. procera* and *E. schlechtendalii*, while in the other microhabitats, there was no seedling establishment (Table 1). In the predator exclusion treatments, *N. tetetzo* seedlings established in all microhabitats, with the highest number of established individuals under dense-canopied than sparse-canopied tree species ( $X^2 = 67.64$ ,  $df = 121$ ,  $P = 0.014$ ). In contrast, there was a low seedling establishment of *N. tetetzo* in open space and under conspecifics (Table 1).

Low recruitment in non-excluded treatments can be associated to seed predation, because in not excluded treatments, we observed high seed removal mainly by the ant *Pogonomyrmex barbatus*. The number of seedlings established differed significantly between excluded and non-exclusion treatments ( $X^2 = 600$ ,  $df = 122$ ,  $P < 0.0001$ ; Table1), indicating high rates of seed predation. There was no significant interaction of predation and microhabitat ( $X^2 = 6.28$ ,  $df = 96$ ,  $P > 0.05$ ), indicating that predators acted homogeneously in each microhabitat (Table1).

*Survival after two years*—Individuals of *N. tetetzo* presented a type III survivorship curve, in which initial mortality is very high, and then decreases with time (Fig. 2). The Kaplan-Meier analysis found significant differences among survival curves for each microhabitat (LR = 43.6,  $df = 13$ ,  $P < 0.0001$ ), demonstrating that the highest survival occurred under dense-canopied tree species, except beneath *B. morelensis* and *S. wislizenii* where all seedlings died after 270 and 210 days, respectively. Beneath dense-canopied species of *C. tehuacanensis* and *C. aesculifolia* var. *parvifolia* all individuals died at 690 and 540 days, respectively after seedling emergence. In particular, survival after two years occurred only beneath *C. procera*, *E. schlechtendalii* and *M. luisana* (1, 2 and 2 individuals, respectively; Fig 2).

In contrast, survival was extremely low under sparse-canopied species. For example, seedlings established beneath *P. rubra* survived only 210 days after emergence, and 240 days after emergence under *F. formosa*. No survivors were found after two years in open space and under conspecifics, where seedlings did not survive for more than 60 days (Fig. 2). Similarly, in treatments without predator-exclusion, individuals did not survive for more than 60 days, regardless of the microhabitat.

*Survival in relation to understory vegetation*—The density and coverage of understory species negatively influenced the survival of young cacti after 730 days, indicating that the survival probability of *N. tetetzo* seedlings decreases with increases in the number of individuals and coverage of understory species (number of individuals vs. survivorship:  $X^2 = 12.59$ ,  $df = 49$ ,  $P = 0.00038$ ; coverage vs. survivorship:  $X^2 = 3.2$ ,  $df = 49$ ,  $P = 0.05$ ). However, the density of understory species did not influence survival of *N. tetetzo* ( $X^2 = 0.48$ ,  $df = 49$ ,  $P > 0.05$ ; Table 2).

## DISCUSSION

The main finding of this study is that early stages of the life cycle of the cactus *N. tetetzo* in the TDF are characterized by a lower survivorship than those found in shrublands, despite the fact that tropical deciduous forest has a more mesic condition. Although these results can be associated with high seed predation, which is quantitatively similar to that occurs in the shrublands of the Valley (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Castillo and Valiente-Banuet, 2010), and competitive effects during the seedling stage exerted mainly by the understory community but not necessarily exerted by the focal nurse species explain this pattern. Which emphasize the importance of considering multispecies interactions which might be responsible for competitive effects, and therefore pairwise interactions isolated from the community context may lead to unrealistic interpretations.

Contrary to our expectations the establishment and early survival of young cacti were higher beneath dense-canopies species than in sparse-canopies species. This might be related to indirect effects in which sparse-canopies or dense-canopies nurse species may allow or reduce, respectively the amount of light reaching the ground, allowing the establishment of understory species. Different studies have emphasized that understory species are highly competitive for

light and nutrients (Adkison and Gleson, 2004; Harms et al., 2004; Dupuy and Chazdon, 2008), and our results strongly suggest that understory species affect young cacti negatively by reducing the amount of light reaching the ground. Actually, the compensation point is a good proxy to predict the performance of species with Crassulacean Acid Metabolism (CAM) such as cacti, because it requires a minimum amount of light during the day ( $3 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ) for the uptake of carbon dioxide through photosynthetic pathways during the night, releasing oxygen through respiration, and therefore the accumulation of organic acids, (Nobel, 1988; Nobel and Hatsock; 1983, Barker and Adams, 1997; Lüttge, 2004). In fact, Andrade and Nobel (1996) found that in tropical forest in the CAM epiphytic cactus grew under a photosynthetic photon flux of  $4 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , their nocturnal acidity increase and total net  $\text{CO}_2$  uptake were twice as much as for plants growing at  $2.4 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  and higher ( $7.7 \text{ mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) photosynthetic photon fluxes. Dupuy and Chazdon (2008) report that in a lowland forest in Costa Rica, periodic clipping of the understory vegetation reduced tree seedling mortality, attributing this result to an enhancement of the availability of resources, especially light.

Dense-canopies species that reduce light penetration to the ground, may limit the establishment of understory species thereby reducing competitors for young cacti. Our study demonstrated that focal nurse plant species such as *Mimosa luisana* had the highest numbers of cacti seedlings established and surviving in high productivity site of tropical dry forest as those results reported for the low productivity site of shrublands (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991). This does not therefore, follow the prediction of differing interaction effects of the stress gradient hypothesis.

Our results do not preclude the occurrence of negative effects of belowground biota such as pathogens, because no survivorship occurred beneath conspecifics, suggesting that pathogens might be affecting young cacti (Janzen, 1970; Connell, 1971; Wright, 2002), as occurs with

other plant species in mesic environments (rainforest and tropical wet forest; Augspurger and Kelly, 1984; Webb et al., 2006; McCarthy-Neumann and Kobe, 2010).

In short, one of the main assumptions of the SGH is that the same species distributed along a stress gradient may play opposite roles. While this is supported in some cases (Pugnaire and Luque, 2001; Wang et al., 2008; Jung et al., 2009; He et al. 2012), our results claim for a community context of the positive interactions under high stress and negative under low stress. However, studies that have proven the stress gradient hypothesis, have considered only pairwise interactions, in isolation from their community context. The results of our study show that a focal nurse-species does not necessarily have opposite interaction effects at different ends of the stress gradient, but rather that a third interacting understory species can influence the outcome of the interaction.

#### LITERATURE CITED

- ADKISON, G. P., AND S. K. GLEESON. 2004. Forest understory vegetation along a productivity gradient. *Journal of the Torrey Botanical Society* 131: 32–44.
- ANDRADE, J. P., AND P. S. NOBEL. 1996. Habitat, CO<sub>2</sub> uptake and growth for the CAM epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus* in a Panamanian tropical forest. *Journal Tropical Ecology* 2: 291–306.
- AUGSPURGER, C. K., AND C. K. KELLY. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61: 211–217
- BARKER, D. H. AND W. W. III. ADAMS. 1997. The xanthophyll cycle and energy dissipation in differently oriented faces of the cactus *Opuntia macrorhiza*. *Oecologia* 109: 353–361.

- BERTNESS, M. D., AND R. CALLAWAY 1994. Positive interactions in communities. *Trends Ecology and Evolution* 9: 191–193
- BRAVO-HOLLIS, H. 1978. *Las cactáceas de México, Vol. I*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- BROOKER, R., W. F. T. MAESTRE, R. M. CALLAWAY, C. L. LORTIE, L. A. CAVIERES, G. KUNSTLER, P. LIANCOURT, et al. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18–34.
- CABIN, R. J., G. STEPHEN, D. WELLER, D. H. LORENCE, S. CORDELL, L. J. HADWAY, R. MONTGOMERY, et al. 2002a. Effect of light, alien grass, and native species additions on Hawaiian dry forest reforestation. *Ecological Application* 12: 1595–1610.
- CABIN, R. J., S. G. WELLER, D. H. LORENCE, S. CORDELL, AND L.J. HADWAY. 2002b. Effects of microsite, water, weeding, and direct seeding on the regeneration of native and alien species within a Hawaiian dry forest preserve. *Biological Conservation* 104: 181–190
- CALLAWAY, R. M. 2007. *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, Dordrecht, Netherlands. U.S.A.
- CALLAWAY, R. M., R. W. BROOKER, P. CHOLER, Z. KIKVIDZE, C. J. LORTIEK, R. MICHALET, L. PAOLINI, et al. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417: 844–848.
- CASTILLO J. P., AND A. VALIENTE-BANUET. 2010 Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany* 97: 1289–1295.
- CHEN, H. Y. H., S. LÉGARÉ, AND Y. VES BERGERON. 2004 Variation of the understory composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of northern British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Botany* 82: 1314–1323.

- CONNELL, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer PJ, Gradwell GR (eds). *Dynamics of populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- DUPUY, J. M., AND R. L. CHAZDON. 2008. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. *Forest Ecology Management* 255: 3716–3725.
- FERNÁNDEZ, S. P. 1995. Análisis de supervivencia. *Cadaten Primaria* 2: 130–135.
- GARCÍA, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen*. México DF.
- GILL, S. J., G. S. BIGING, AND E.C. MURPHY. 2009. Modeling conifer tree crown radius and estimating canopy cover. *Forest Ecology Management* 126: 405–416.
- HARMS, K. E., J. S. POWERS, AND R. A. MONTGOMERY. 2004. Variation in small sapling density, understory cover, and resource availability in four neotropical forests. *Biotropica* 36: 40-51.
- HE, Q, M. D. BERTNESS, AND A. H. ALTIERI. 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters* 16: 695–706.
- KHURANA, E, AND J. S. SINGH. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28: 39–52.
- JANZEN, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in the tropical forest. *American Naturalist* 104: 501–528.
- JEAN-PAUL, M., Y. LE BAGOUSSE-PINGUET, L. MARCHAND, B. TOUZARD AND R. MICHALET. 2012. The interplay of stress and mowing disturbance for the intensity and importance of plant interactions in dry calcareous grasslands. *Ann. Bot.* 110: 821–828, 2012.

- JUNG, V., C. MONY, L. HOFFMANN, AND S. MULLER. 2009. Impact of competition on plant performances along a flooding gradient: a multi-species experiment. *Journal Vegetation Science* 20: 433–441.
- LE ROUX, P. C. AND M. A. MCGEOCH. 2010. Interaction intensity and importance along two stress gradients: adding shape to the stress-gradient hypothesis. *Oecologia* 162: 733–745.
- LETÓN E, AND P. ZULUAGA. 2006. Cómo elegir el test adecuado para comparar curvas de supervivencia. *Medicina Clinica* 127: 96–99.
- LEVINE, J.M., J. S. BREWER, M. D. BERTNESS. 1998. Nutrients, competition and plant zonation in a New England salt marsh. *Journal of Ecology* 86: 285–292
- LIU, N., H. REN, S. YUAN, Q. GUO, AND L. YANG. 2013. Testing the stress-gradient hypothesis during the restoration of tropical degraded land using the shrub *Rhodomyrtus tomentosa* as a nurse plant. *Restoration Ecology* 21: 578–584.
- LORTIE, C. J., AND R. M. CALLWAY. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal Ecology* 94: 7–16.
- LÜTTGE, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany* 93: 629–652.
- MAESTRE, F. T., R. M. CALLAWAY, F. VALLADARES, C. LORTIE. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 99–205.
- MCCARTHY-NEUMANN, S., AND R. K. KOBE. 2010. Conspecific plant-soil feedbacks reduce survivorship and growth of tropical tree seedlings. *Journal of Ecology* 98: 396–407.
- MCLAREN, K. P., AND M. A. MCDONALD. 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology Management* 183: 61–75.



- MURPHY, P. G., AND A. E. LUGO. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67–88
- NOBEL, P. 1988. Environmental Biology of Agaves and *Cacti*. Cambridge University Press. Cambridge, U.K.
- NOBEL, P. S., AND T. L. HARTSOC. 1983. Relationships between photosynthetically active radiation, nocturnal acid accumulation, and CO<sub>2</sub> uptake for a crassulacean acid metabolism plant, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology* 71: 71–75.
- PUGNAIRE, F. I., P. HAASE, AND J. PUIGDEFÁBREGAS. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420–1426.
- PUGNAIRE, F. I., AND M. LUQUE. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42–49.
- PYKE, D. A., AND J. N. THOMPSON. 1986. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecology* 67: 240–245.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- TIELBÖRGER, K. AND R. KADMON. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 1544–1553.
- TSVUURA, Z., M. E. GRIFFITHS, AND M. J. LAWES. 2012. Density effects of a dominant understory herb, *Isoglossa woodii* (Acanthaceae), on tree seedlings of a subtropical coastal dune forest. *Biotropica* 44: 163–170.
- VALIENTE-BANUET, A., AND E. EZCURRA. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961–971.

- VALIENTE-BANUET, A., L. SOLÍS, P. DÁVILA, M. C. ARIZMENDI, P. C. SILVA, J. ORTEGA-RAMÍREZ, C. J. TREVIÑO, et al. 2009. Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- WANG, Y., CH. CHUA, F. T. MAESTRE, AND G. WANG. 2008. On the relevance of facilitation in alpine meadow communities: An experimental assessment with multiple species differing in their ecological optimum. *Acta Oecologica* 33: 108–113.
- WEBB, C. O., G. GILBERT, AND M. DONOGHUE. 2006. Phylodiversity-Dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology* 87:S123-S131.
- WIPF, S., C. RIXEN, AND C. P. H. MULDER. 2006. Advanced snowmelt causes shift towards positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology* 12: 1496–1506.
- WRIGHT, S. J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1–14.

TABLE 1. Average number of species and individuals, and percentage of cover of species growing beneath under plant perennial species used for the establishment and survival experiments, and percentage of survival of individuals of *N. tetetzo* established under dense and sparse canopies plant species, in predator exclusion and open plots in the tropical deciduous forest. For understory species mean value  $\pm$  SE.

Canopy architecture	Microhabitat	Understory species			Seedling establishment (%)	
		Number of species	Number of individuals	Cover (%)	Predator exclusion	Predator access
Dense	<i>Cyrtocarpa procera</i>	4.2 $\pm$ 0.3	6.7 $\pm$ 1.1	30.9 $\pm$ 3.8	39	1
	<i>Ceiba aesculifolia</i> var. <i>parvifolia</i>	5.7 $\pm$ 0.5	8.7 $\pm$ 1.3	19.1 $\pm$ 3.5	15	0
	<i>Bursera schlechtendalii</i>	4.8 $\pm$ 0.4	7.6 $\pm$ 0.9	30.9 $\pm$ 1.2	44	0
	<i>B. morelensis</i>	7.5 $\pm$ 0.3	10 $\pm$ 0.8	35.8 $\pm$ 6.7	29	0
	<i>Parkinsonia praecox</i>	4.6 $\pm$ 0.5	9.3 $\pm$ 0.3	37.5 $\pm$ 1	47	0
	<i>Senna wislizenii</i>	4.4 $\pm$ 0.3	9 $\pm$ 0.76	58.5 $\pm$ 6.1	26	0
	<i>Cnidosculus tehuacanensis</i>	3.7 $\pm$ 0.3	5.7 $\pm$ 0.6	29.2 $\pm$ 4.1	59	0
	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	3.5 $\pm$ 0.1	6 $\pm$ 1	53.8 $\pm$ 4.6	56	1
	<i>Amphyterygium adstringens</i>	5.25 $\pm$ 0.5	11 $\pm$ 1	47.5 $\pm$ 8.1	33	0

---

	<i>Mimosa luisana</i>	$4.8 \pm 0.2$	$6.8 \pm 0.5$	$32 \pm 3.4$	60	0
Sparse	<i>Plumeria rubra</i>	$5.2 \pm 0.43$	$10.6 \pm 0.6$	$39.9 \pm 7.3$	21	0
	<i>Fouquieria formosa</i>	$6 \pm 0.2$	$14.4 \pm 2.12$	$60.6 \pm 4.7$	47	0
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	$4.4 \pm 0.2$	$5.8 \pm 0.6$	$36.8 \pm 4.4$	5	0
Open space	Open space	$1.2 \pm 0.1$	$2.2 \pm 0.3$	$16.4 \pm 2$	3	0

---

TABLE 2. Results of the logistic regression applied to evaluate the effect of the number of species, density of individuals and cover of understory species on survival of *N. tetetzo* after two years in the TDF.

	Estimate	DF	Chi-square	<i>P</i>
Number of species	- 0.2	49	0.48	0.46
Density	-0.7	49	12.59	0.0003
Cover	-3.8	49	3.2	0.05

Fig. 1. Study Site location. The Sabino Canyon is situated in the southern part of the Biosphere Reserve Tehuacán-Cuicatlán in central México.



Fig. 2. Survivorship curves of *N. tetetzo* in tropical deciduous forest excluded from predators during 2010 and 2011 under dense-canopied and sparse-canopied perennial plants species and open space during  dry season; and the  rainy seasons.

Fig 1.

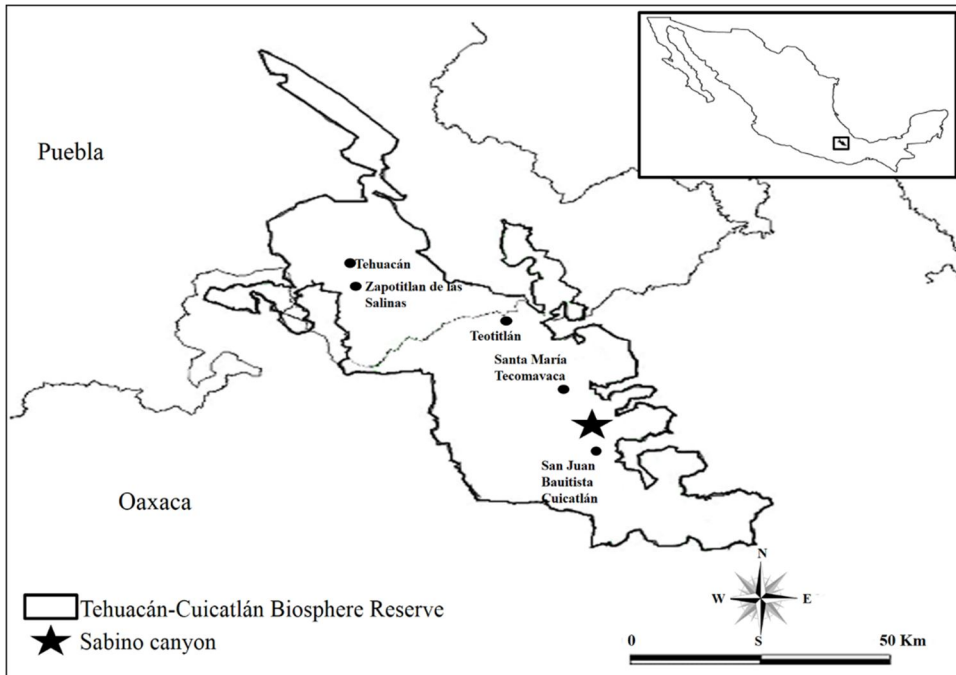
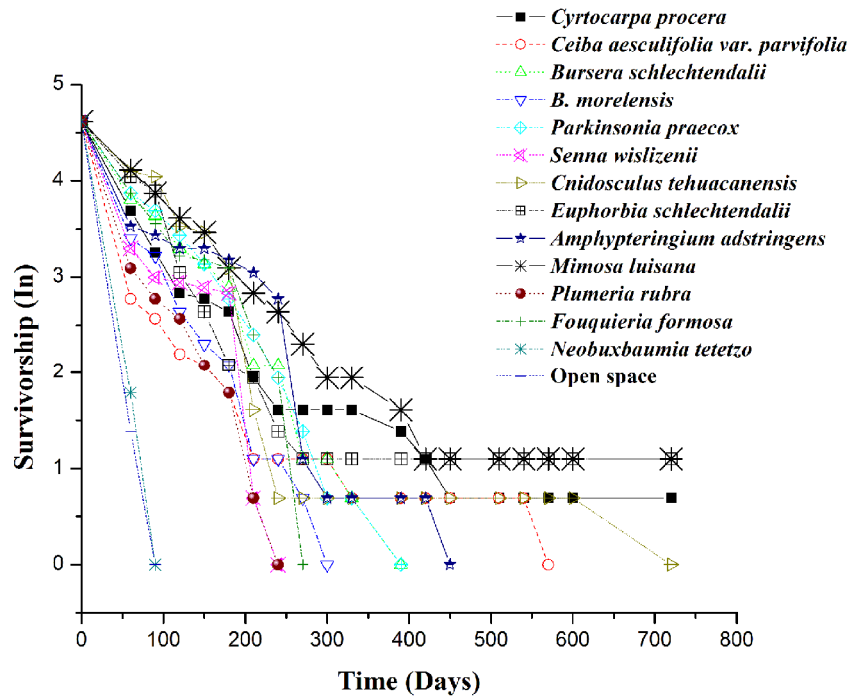


Fig 2





**Capítulo IV. Efecto de la luz en la distribución espacial de *Neobuxbaumia tetetzo* en un bosque tropical caducifolio.**

## Resumen

Existen factores bióticos y abióticos que pueden determinar la distribución de las plantas, como es el caso de la luz, la baja dispersión, la depredación de semillas y la variación en la disponibilidad de recursos. Las plantas que poseen un metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM), realizan la fijación del bióxido de carbono durante la noche y para ello requieren de una cantidad mínima de luz. Nosotros cuantificamos la cantidad de luz en sitios donde se encuentra presente *N. tetetzo* y en sitios donde se encuentra ausente, ya que esta especie no presenta una distribución homogénea en el área de estudio. Además evaluamos si en ambientes con mayor cantidad presentan un mayor número de individuos mediante una. Los resultados muestran que durante la temporada de lluvias existe una menor cantidad de luz en el ambiente, mientras que para la temporada de secas ocurre lo contrario, debido a que durante la temporada de lluvias existe mayor cobertura vegetal y existe crecimiento de especies arbóreas y de sotobosque. Sin embargo no encontramos ninguna relación entre el número de individuos y la cantidad de luz en ambas temporadas.

**Palabras clave:** cactus, radiación fotosintéticamente activa, ambiente lumínico.

Los factores que controlan la distribución de las especies de plantas bajo una misma condición climática son poco entendidos (Gleason 1926), sin embargo se sabe que se encuentran estrechamente influenciados por factores bióticos y abióticos (Ibañez & Schupp 2002).

La selección del hábitat está dada por el ambiente y los patrones de dispersión de semillas (Bazzaz 1991), por lo que la distribución depende del número de nichos en el espacio (May 1988) y la colocación de las semillas en sitios adecuados para el establecimiento de plántulas (Schupp 1995).

Algunos procesos han sido señalados como responsables de la distribución no aleatoria de las poblaciones, tales como; la baja dispersión de semillas lejos de los parches de mayor abundancia de individuos, diferentes requerimientos ambientales en la fase de semillas y plántulas, depredación selectiva, variaciones en la disponibilidad de recursos entre hábitats (Roughgarden & Diamond 1986, Louda 1989 Schupp 1995).

La luz es un factor ambiental que influye en el crecimiento y sobrevivencia de las plantas, el cual es variable en el espacio y tiempo (Ballaré 1994, Canham *et al.* 1990, Valladares 2003). Este recurso puede cambiar de ser un recurso limitante, cuando es escaso, a ser un recurso estresante, cuando es excesivo (Chazdon *et al.* 1996), y sus efectos sobre la vegetación han sido estudiados principalmente en bosques templados y tropicales (Chazdon *et al.* 1996, Nicotra *et al.* 1999).

Las plantas que poseen un metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM) son distintas a las  $C_3$  y  $C_4$ , debido a que estas plantas mediante el metabolismo CAM pueden tener mayor eficiencia del uso del agua, ya que durante el día para evitar la evapotranspiración estas plantas mantiene cerrados sus estomas y durante la noche los abren para poder fijar bióxido de carbono y liberar oxígeno (Nobel 1988). La cantidad de luz absorbida durante el día, influye en el balance

entre la fijación de una molécula de bióxido de carbono, y la liberación de oxígeno mediante la respiración (Nobel 1988, Nobel & Hatsock 1983, Lüttge 1988, Adams *et al.* 1987), por lo que la sombra generada por las nodrizas y por otras plantas del vecindario también afecta en la disponibilidad de luz para los cactus (Nobel 1988).

En los extremos de una gradiente de productividad, Ruiz (2007) evaluó el efecto sobre el desempeño de los cactus columnares *Neobuxbaumia tetetzo* y *Cephalocereus columna-trajani* de las especies de plantas perennes vecinas a los cactus mediante la eliminación del vecino por medio de poda. En el ambiente más estresante, el matorral xerófilo, encontró que cuando es eliminado el vecino, el crecimiento de estos cactus disminuye, y en el ambiente más productivo, el bosque tropical caducifolio (BTC), el crecimiento de estos cactus aumenta. Por otra parte, Ruiz (2007), también analizó la distribución espacial, abundancia y riqueza de especies de cactáceas, donde encontró que en el BTC la riqueza de cactáceas aumenta con la disponibilidad de luz.

Contreras-González *et al.* (en prep.) en el BTC, encuentran que la sobrevivencia de cactus jóvenes *N. tetetzo*, es afectada por la presencia de especies de sotobosque, lo cual es ocasionado principalmente por la limitación de luz por estas, debido a que las especies de sotobosque son altamente competitivas por agua y nutrientes (Adkison & Gleson 2004, Harms *et al.* 2004, Dupuy & Chazdon 2008).

Smith y Huston (1989) plantearon que la respuesta de las plantas a los efectos combinados de la irradiación (PAR: Radiación fotosintéticamente activa) y agua se caracterizan por un equilibrio entre la tolerancia a la sequía y la tolerancia a la sombra. Este “trade-off” se utiliza para predecir el crecimiento y la supervivencia de los diferentes tipos funcionales de plantas a lo largo de gradientes de PAR y la disponibilidad de agua. Lo cual podría explicar algunos patrones naturales de distribución de las plantas (Holmgren 2000).

En el BTC el cactus columnar *Neobuxbaumia tetetzo* no presenta una distribución homogénea y se encuentra principalmente en laderas. Para entender los mecanismos implicados en el proceso de distribución espacial de *N. tetetzo* en el bosque tropical seco nosotros pusimos a prueba el papel de la luz como factor selectivo.

Debido a que se ha descrito que la luz influye en el crecimiento y sobrevivencia de las plantas, y las especies que presentan un metabolismo CAM, requieren de una cantidad mínima para realizar la fotosíntesis (Nobel 1988), y los bosques tropicales secos durante una temporada de lluvias presentan cobertura vegetal que podría limitar la cantidad de luz. Esperábamos que la luz podría explicar los patrones de distribución espacial de *N. tetetzo* en el BTC, en el Cañón el Sabino. Suponíamos que en los sitios donde se establece *N. tetetzo* tuvieran mayores cantidades de luz, que en sitios donde se encuentra ausente. También esperábamos que existiera un menor número de individuos en espacios abiertos en comparación con los sitios iluminados con presencia de plantas perennes, que favorecen el establecimiento de este cactus, debido a que en espacios abiertos los niveles de radiación son excesivos (Contreras-González *et al.* en prep.).

En el presente estudio cuantificamos la cantidad de luz en sitios donde se encuentra presente y en sitios donde se encuentra ausente *N. tetetzo* en el BTC, para conocer si luz, es un factor que determina la distribución espacial de este cactus en el área de estudio. Así mismo, evaluamos si existe una relación entre el número de individuos de *N. tetetzo* y la cantidad de luz.

## **Métodos**

### ***Área de estudio y especie de estudio***

El estudio se llevó a cabo en el bosque tropical seco en la Reserva de Tehuacán-Cuicatlán. El sitio se encuentra ubicado en la localidad de Santa María Tecomavaca, Oaxaca,

México, en la zona denominada Cañón del Sabino (17 ° 51 '44.60 "N, 97 ° 2' 43.89" W). Los rangos de elevación se encuentran entre los 610 a los 885 msnm, la temperatura media anual de es de 32 ° C, y la precipitación media es de 513.2 mm (García 1988). La temporada de lluvias se presenta entre los meses de junio a octubre. Esta área es heterogénea, con colinas y montañas que dominan el paisaje. El tipo de vegetación esta constituido por BTC y las especies de árboles que dominan en la comunidad son: *Cyrtocarpa procera*, *Plumeria rubra*, *Ceiba aesculifolia* var. *parvifolia*, *Bursera schlechtendalii*, *morelensis* B., *Parkinsonia praecox*, *Sebastiania pavoniana*, *Fouquieria formosa*, *Amphypteringium adstringens* y *Caesalpinia melanadenia*. Las especies arbustivas y herbáceas son principalmente: *Euphorbia schlechtendalii*, *Cnidoscolus tehuacanensis*, *Mimosa luisana* y *Lippia alba* (Valiente-Banuet *et al.* 2009). En esta sitio se encuentra área, denominada “La Tetechera”, donde la especie dominante es *Neobuxbaumia tetetzo*. Este cactus presenta densidades de ca. 323 individuos/HA. Los individuos de *N. tetetzo* no se distribuyen homogéneamente en el sitio, creciendo preferentemente en laderas con una inclinación promedio de  $21.52^{\circ} \pm 0.39$  (Contreras-González *et al.* en prep.), y con presencia de rocas lutitas (Valiente-Banuet *et al.* 2009).

*Neobuxbaumia tetetzo* es un cactus columnar ramificado, endémico del centro de México de los estados de Puebla y Oaxaca, crece hasta 10 m de altura, (Bravo-Hollis, 1978). La época de floración y fructificación ocurren de abril a junio, justo antes de la temporada de lluvias. Este cactus sólo recluta con éxito bajo el dosel de las plantas perennes (Valiente-Banuet *et al.* 1991, Valiente Banuet, *et al.* 1996, Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Contreras-González *et al.* en prep.).

El presente estudio se llevó a cabo en la ‘Tetechera’ y en áreas cercanas a esta, en sitios donde *N. tetetzo* se encuentra ausente, en áreas con pendientes menos pronunciadas y que se encuentran en los mismos rangos de altitud y tipo de suelo en la ladera sureste.

### ***Medición de la cantidad de luz.***

Cuantificamos la cantidad de luz en el ambiente mediante radiación fotosintéticamente activa (PAR) mediante la toma de fotografías hemisféricas, ya que las fotografías hemisféricas permiten evaluar las características del dosel, como la apertura de éste, y la transmitancia de luz (Rich 1990, Kuusipalo 1985, Hale 2002, Hale & Edwards 2002). Con la finalidad de evaluar la cantidad de luz que se encuentra en el ambiente, en los sitios donde se encuentra *N. tetetzo* presente ('Tetechera') y en los sitios donde se encuentra ausente este cactus, trazamos al azar 5 transectos lineales de 50 m, y cada 10 metros tomamos fotografías hemisféricas con una cámara digital colocada horizontalmente sobre un tripie, con un objetivo gran angular de 180°. La toma de fotografías se realizó a una altura de 40 cm del nivel del suelo. La cámara fue orientada con el pentaprisma hacia el Norte, para tener un punto de referencia al momento de analizar las fotografías. La toma de fotografías se realizó colocando la cámara mirando al dosel. La toma de fotografías se realizó en días nublados durante el día, y en días despejados se realizó entre las 6:30 y 8:00 hrs. y por las tardes entre las 17:00 y las 18:00 hrs., con el fin de evitar el reflejo de los rayos de la luz directa sobre el lente, que pudiera ocasionar que se forme un aro de luz que pudiera modificar la imagen real del dosel, así mismo se evitó tomar fotografías en momentos de viento que pudiera modificar la estructura del dosel (Ruíz 2007). La toma de fotografías se realizó durante la temporada de sequía y durante la temporada de lluvias con el fin de determinar si existen diferencias en la PAR entre temporadas. Las fotografías fueron analizadas mediante el programa WinSCANOPY PROV.

Por otra parte, para evaluar si la luz es un factor que determina la presencia de individuos de *N. tetetzo* a ciertas áreas, en cada punto donde se realizó la toma de fotografías se cuantificó el número de individuos de *N. tetetzo* que se encontraban en un radio de 5 m al punto.

### *Análisis de datos.*

La cantidad de PAR fue comparada entre sitios y entre temporadas para determinar si existen diferencias en la cantidad de luz entre los sitios donde se encuentra presente *N. tetetzo* y en sitios donde se encuentra ausente, así como para determinar si existen diferencias entre temporadas (secas y lluvias), mediante un ANOVA, tomando como factor a) temporada y b) sitio (sitio con presencia de individuos de *N. tetetzo* y sitio sin presencia de individuos de este cactus). Para determinar si existía y una relación entre el número de individuos y la cantidad de PAR, se realizó una regresión lineal, tomando como variable dependiente el número de individuos de *N. tetetzo* y como variable independiente la cantidad de luz (PAR). Todos los análisis fueron realizados mediante el programa R (R Development Core Team 2008).

## **RESULTADOS**

En el BTC, la cantidad de energía fotosintéticamente activa fue diferente entre la temporada de lluvias y secas (secas;  $30.0 \pm 0.14 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$ , lluvias;  $19.23 \pm 0.2 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$ ;  $F_{1,107} = 6.09$ ,  $P = 0.01$ ), siendo más elevados los valores de PAR en la temporada de secas ( $30.1 \pm 1.05 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$ ) que en la temporada de lluvias ( $24.9 \pm 1.03 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$ ). Durante la temporada de secas, los valores más elevados de PAR se encontraron en sitios donde se encuentra ausente *N. tetetzo* que en sitios donde se encuentra presente este cactus (sitios sin presencia de *N. tetetzo*:  $33.29 \pm 0.2 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$ ; sitios con presencia de *N. tetetzo*:  $27 \pm 0.3 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$ ;  $F_{1,55} = 18.73$ ,  $P < 0.0001$ ). Mientras que en la temporada de lluvias valores más bajos se encontraron en sitios donde *N. tetetzo* se encuentra ausente (sitios sin presencia de *N. tetetzo*:  $20.61 \pm 0.37 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$ ; sitios con presencia de *N. tetetzo*:  $16.64 \pm 0.4 \text{ mol m}^2 \text{ día}^{-1}$ ) ( $F_{1,50} = 6.46$ ,  $P = 0.01$ ; Fig. 1).



En la Figura 2 se muestra la relación entre el número de individuos de *N. tetetzo* y la radiación fotosintéticamente activa, sin embargo no se encontró relación significativa entre el número de individuos de *N. tetetzo* y la cantidad de PAR en ambas temporadas (lluvias:  $R^2 = 0.012$ ,  $DF = 50$ ,  $P > 0.05$ ; secas  $R^2 = 0.041$ ,  $DF = 55$ ,  $P > 0.05$ ).

## DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que en el bosque tropical caducifolio, existe una variación estacional en los niveles de luz. Durante la temporada de lluvias el área de estudio se encuentra más homogénea por la presencia de la cobertura vegetal, tanto de especies arbóreas como del sotobosque, lo que puede determinar que durante esta temporada no se encontrara una relación entre el número de individuos de *N. tetetzo* y la cantidad de luz.

Contrario a lo que esperábamos, durante la temporada de secas en los sitios donde hay presencia de individuos de *N. tetetzo* se presentaron valores menores de PAR. Y durante la temporada de lluvias, estos sitios también presentaron valores menores de PAR. Lo cual puede ser explicado porque durante la temporada de secas, las especies de plantas perennes no presentan hojas, y la presencia de individuos de *N. tetetzo* pudo haber determinado que hubiera menor entrada de luz porque ocupaban mayor área en el espacio y el programa registraba a estos individuos como sombras, que en sitios donde no hay presencia de cactus. Los patrones estacionales de lluvias en el BTC, determinan la variación en la cantidad de luz debido a que durante esta temporada se sincroniza patrones de actividad biológica, como el crecimiento y la aparición de las hojas en especies caducifolias, con la disponibilidad de humedad (Murphy & Lugo 1986). La disminución en la cantidad de luz durante la temporada de lluvias, también es un factor que determina un bajo establecimiento de cactáceas, por la limitación de la PAR

(Nobel 1988, Challenger 1998, Ruiz 2007), y este bajo establecimiento ocasionado por la falta de luz, podría estar determinando que no haya individuos de *N. tetetzo* en estos sitios.

Nuestros resultados indican que durante la temporada de secas no existe una relación entre el número de individuos de *N. tetetzo* y la cantidad de luz, a pesar de que se ha documentado que la luz es un factor importante para las plantas que presentan un metabolismo CAM, ya que la cantidad de luz que reciben durante el día afecta a la fijación de bióxido de carbono, lo que influye a su vez su crecimiento y sobrevivencia (Nobel 1988, 2002). Y se ha reportado que el número de especies de cactáceas disminuye cuando la cantidad de luz es menor (Ruiz 2007). Sin embargo, las características de las plantas suculentas les permiten tener una mayor eficiencia del uso de agua en ambientes áridos y semiáridos, y durante los periodos de mayor disponibilidad de agua estas plantas pueden almacenar agua en sus tejidos, que les permiten sobrevivir durante los periodos de sequía (Larcher 2006).

Durante la temporada de lluvias tampoco encontramos una relación entre el número de individuos de *N. tetetzo* con la cantidad de luz que se encuentra en el ambiente, lo cual puede ser explicado porque durante esta temporada existe una mayor cobertura vegetal tanto de especies arbóreas como de sotobosque en el BTC (Murphy & Lugo 1986). Se ha encontrado que las especies de sotobosque también determinan una baja sobrevivencia de los cactus jóvenes de *N. tetetzo* en el BTC (Contreras-González *et al.* en prep.), y algunos estudios muestran que las especies de sotobosque son altamente competitivas por agua, luz y nutrientes (Adkison & Gleson 2004, Harms *et al.* 2004, Dupuy & Chazdon 2008).

En el presente estudio no encontramos correlación entre el número de individuos de *N. tetetzo* y la cantidad de PAR en el bosque tropical caducifolio. Lo cual podría ser explicado porque conoce que los primeros estadios del ciclo de vida de los cactus son los más críticos, y durante estos se presentan las mayores tasas de mortalidad, que pueden ser causados por factores

bióticos y abióticos que son los que podrían limitar la distribución de los cactus jóvenes y que podrían reflejarse en individuos adultos (Steenbergh & Lowe 1969). Los individuos adultos no se ven afectados por la radiación ya que estos pueden reflejar la radiación solar recibida, o la pueden absorber (Ogburn & Edwards 2006). Lo que nos indica que la luz a pesar de ser un factor fundamental en el metabolismo de las plantas CAM (Nobel 1988), lo cual parece indicar que la luz no se encuentra determinando la distribución de la especie en el área de estudio, sino más bien otros factores son los que determinan los sitios donde se establecen estos cactus, como lo podrían ser las interacciones planta-planta (Contreras-González *et al.* en prep.).

### **AGRADECIMIENTOS**

Por la asistencia financiera de los proyectos CONABIO DS005, y Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT IN 217511,UNAM), a MC Arizmendi, y por una beca otorgada a AM Contreras-González (Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología: 164991). Agradecemos al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo financiero y académico otorgado a AM Contreras-González siendo este artículo una parte de su tesis doctoral. Damos las gracias a las autoridades locales de Santa María Tecomavaca, Oaxaca, México, por las facilidades otorgadas durante la toma de datos. Y por último agradecemos a Daniel Sánchez, Sergio Díaz, Edson Espinoza, Cuauhtémoc Gutiérrez, Javier Robles, Andrea Cerón y Héctor Ortega, quienes ayudaron en el trabajo de campo.

### **Literatura Citada**

Bazzaz, F.A. 1991. Habitat selection in plants. *Am. Nat.* 137: 116-130 (Suplemento especial).

- Bravo-Hollis , H. 1978 . Las cactáceas de México, vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- García E.1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen*. 4a. ed. México D. F. 219 pp.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plants association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A., & Rojas-Martínez A. 2002.The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83:2617-2629.
- Hale, S.E., 2002. The effects of thinning intensity on the below-canopy light environment in a Sitka spruce plantation. *For. Ecol. Manage.* 179: 341-349.
- Hale, S. E. & Edwards C. 2002. Comparison of film and digital hemispherical photography across a wide range of canopy densities *Agr. Forest Meteorol.* 112: 51-56
- Ibañez, I., & Schupp, E. W. 2002 .Effects of litter, soil surface conditions, and microhabitat on *Cercocarpus ledifolius* Nutt. Seedling emergence and establishment. *J. Arid Environ* 52: 209-221.
- Kuusipalo, J. 1985. On the use of tree stand parameters in estimating light conditions below the canopy. *Silva Fennica* 19: 185-196.
- Louda, S.M. 1989. Differential predation pressure: A general mechanism for structuring plant communities along complex environmental gradients? *Trends Ecol.Evol.* 4: 158-159.
- Larcher, W. 2006. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 4th ed., Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Nobel, P. 1988 *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. Cambridge, U.K.

- Ogburn, R. M., & Edwards, E. J. 2006. The Ecological Water-Use Strategies of Succulent Plants. *Advances in Botanical Research* 55: 179-225.
- Olivares, E., & Medina, L. 1984. Oscilaciones diurnas de la acidez titulable durante el desarrollo vegetativo temprano de *Fourcroya humboldtiana* Trelease. Pp.130-144. In *Ecofisiología de plantas CAM*, (E. Medina ed.). Ciet (IVIC-UNESCO), Caracas, Venezuela.
- Rich, P.M., 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. In: *Instrumentation for studying vegetation canopies for remote sensing in optical and thermal infrared regions* (Goel N.S. & Norman J.M. Eds). *Remote Sens. Rev.* 5: 13-29.
- Rivera-Ortíz, F. A., Contreras-González, A. M., Soberanes-González, C. A., Valiente-Banuet, A., & Arizmendi, A. M. del C. 2008. Seasonal abundance and breeding chronology of the Military Macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central Mexico. *Ornitol. Neotrop.* 19: 255-263.
- Ruiz, N. N. del C. 2007. *Interacciones ecológicas entre cactáceas columnares y plantas perennes a lo largo de un gradiente de estrés*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. 63p.
- Roughgarden, J., & Diamond, J. 1986. Overview: The role of species interactions. En: Diamond, J. y Case, T.J. Editores. *Community Ecology*. Harper & Row. EUA. pp. 333-343.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82: 399-409.
- Sortibrán, L., Tinoco-Ojanguren, C., Terrazas, T., & Valiente-Banuet A. 2005. Does cladode inclination restrict microhabitat distribution for *Opuntia puberula* (Cactaceae)? *Am. J. Bot.* 92: 700-708.

- Valiente-Banuet, A., & Ezcurra, E. 1991. Shade as a Cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *J. Ecol.* 79:961-971.
- Valiente-Banuet, A, Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Nuñez, H. Bernard, G., & Vázquez, E. 1991. Spatial relationship between cacti and nurse shrubs in a semiarid environment in central México. *J. Veg. Sci.* 2:15-20.
- Valiente-Banuet, A, Arizmendi A. M. del C., Rojas-Martínez, A., & Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *J. Trop. Ecol.* 12:103-119.
- Valiente-Banuet, A., Solís, L., Dávila, P., Arizmendi, M. C., Silva, P. C., Ortega-Ramírez, J., Treviño, C. J., Rangel-Landa, S., & Casas, A. 2009. *Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 206 p.

FIGURA 1. Variación de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) del ambiente, en los sitios donde se encuentra presente *N. tetetzo* y en sitios donde se encuentra ausente en el área de estudio, para la temporada de lluvias y secas.

FIGURA 2. Relación entre el número de individuos con la radiación fotosintéticamente activa durante la temporada de a) secas ( $R^2 = 0.041$ ,  $DF = 55$ ,  $P > 0.05$ ) y b) lluvias ( $R^2 = 0.012$ ,  $DF = 50$ ,  $P > 0.05$ ).

Fig. 1

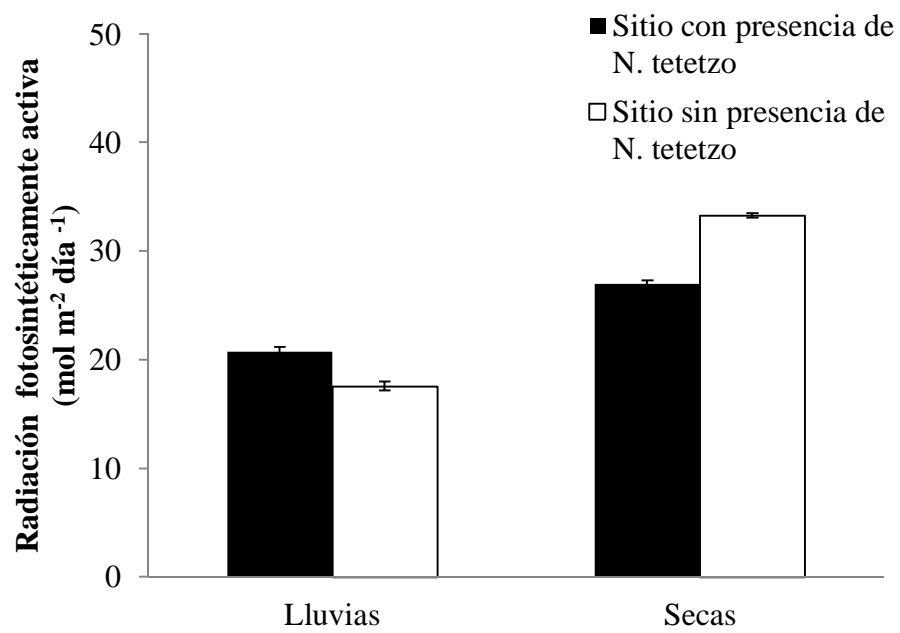
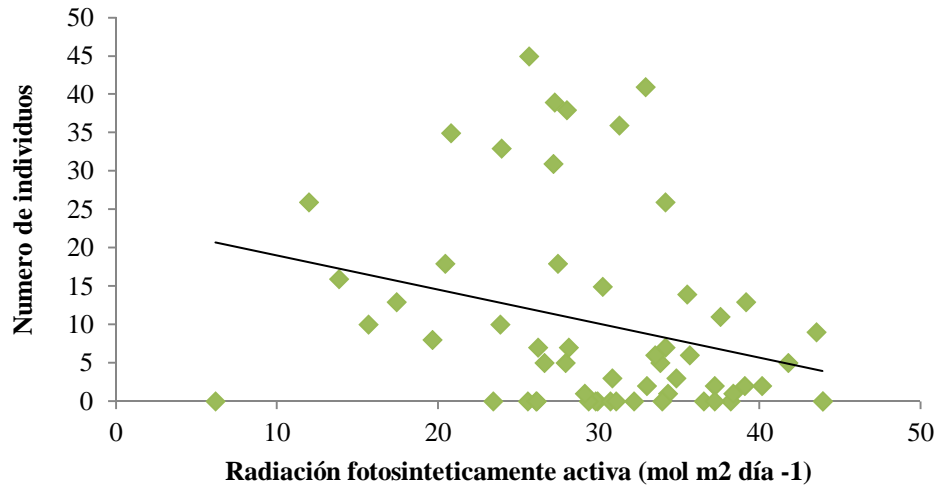


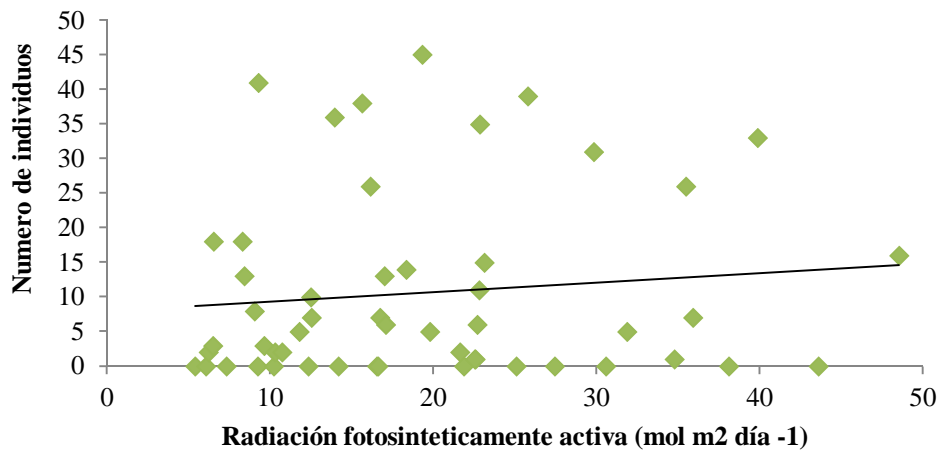
Fig. 2



a)



b)



## **Capítulo V. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES**

En el presente estudio encontramos que la población de *N.tetetzo* en el bosque tropical caducifolio (BTC) de Santa María Tecomavaca es afectada por la elevada depredación de semillas pre-dispersiva, el bajo reclutamiento de individuos, determinado por la elevada mortalidad de plántulas y por la competencia de los cactus jóvenes con sus vecinos inmediatos.

Los resultados obtenidos en el presente estudio muestran que la dispersión de semillas tiene efectos sobre el reclutamiento de nuevos individuos de *N. tetetzo* en el bosque tropical caducifolio, ya que no todos los frugívoros depositan las semillas en los sitios adecuados para el establecimiento de este cactus, ya que no todos los microhábitats favorecen el establecimiento de este cactus en este ambiente.

En el presente estudio se encontró que los murciélagos para el año 2013 jugaron un papel importante en la dispersión de semillas, mostrando los valores más elevados de efectividad de dispersión, con mayores tasas de remoción de semillas que las aves, como ocurre en el matorral xerófilo donde estos organismos juegan un papel fundamental en la dispersión de semillas de esta especie de cactus columnar (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo & Valiente-Banuet 2010). No obstante, en el matorral xerófilo el dispersor efectivo es el murciélago *L. yerbabuena*, y en el BTC esta especie jugo un papel secundario en la dispersión de semillas de *N. tetetzo*, debido a que presenta una abundancia menor que *M. waterhousi*, por lo que presenta menores tasas de remoción el área de estudio en comparación con el matorral xerófilo (Godínez-Álvarez *et al.* 2002, Castillo & Valiente-Banuet 2010). Lo cual nos sugiere que existe una repartición de este recurso alimenticio de los murciélagos en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán (Pianka 2011).

Durante la temporada de fructificación del 2009, en los experimentos de remoción no hubo diferencias en la remoción diurna y nocturna, lo que nos indica que para ese año los

murciélagos no jugaron un papel fundamental en la remoción de semillas de *N. tetetzo*, como ocurrió con *N. macrocephala* en el matorral xerófilo, que también es una especie que presenta frutos con síndrome de quiropterocoría, dónde los murciélagos no jugaron un papel fundamental en la dispersión de semillas, debido a que puede haber una limitación de semillas durante la dispersión de semillas, resultado de la depredación de semillas (Rios 2009). En el BTC durante la temporada de fructificación de *N. tetetzo* en la temporada de fructificación del 2009, durante el día algunas aves se alimentaba de frutos que aún no abrían naturalmente durante la noche, además existió una elevada depredación de semillas por parte de la paloma de alas blancas (*Z. asiatica*), la guacamaya verde (*A. militaris*) y el pinzón mexicano (*H. mexicanus*), lo cual pudo limitar la remoción de semillas por los murciélagos.

Estudios previos han mostrado que los psitácidos tienen elevadas tasas de consumo de semillas, y éstos tienen fuertes impactos sobre las plantas (Francisco *et al.* 2008, Haugaasen *et al.* 2008, Villaseñor-Sánchez *et al.* 2010, Ragussa-Netto 2011) como es el caso de la guacamaya verde en nuestro estudio, donde esta especie tiene una elevada tasa de remoción de semillas. La elevada depredación de semillas causada por las aves, reduce la disponibilidad de semillas a los dispersores efectivos, teniendo consecuencias en el reclutamiento y en la demografía de las plantas (Galetti & Rodriguez 1992, Haugaasen *et al.* 2008, Ragussa-Netto 2011).

Una vez que las semillas son depositadas bajo una planta nodriza, éstas tienen una alta tasa de depredación, lo cual es comparable con lo reportado para otras cactáceas en el desierto y en el matorral xerófilo (Steenbergh & Lowe 1969, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991). Después de dos años de sobrevivencia las plántulas de *N. tetetzo* tienen una baja probabilidad de sobrevivir en el BTC en comparación con lo que ocurre en el matorral xerófilo (Valiente-Banuet & Ezcurra 1992). Esto indica que las interacciones negativas son las que predominan en los

sitios menos estresantes como indica la hipótesis del gradiente de estrés (HGE; Bertness & Callaway 1994). La interacción presente es la competencia por el recurso de las plantas perennes y especies de sotobosque (herbáceas) con los cactus jóvenes, que estas últimas pueden limitar los recursos a los cactus jóvenes (Adkison & Gleason, 2004; Harms et al., 2004; Dupuy & Chazdon, 2008). Encontramos que las plántulas de *N. tetetzo* requieren para su establecimiento crecer bajo una planta perenne, ya que en espacios abiertos existe una elevada mortalidad durante los primeros días y al final del estudio la sobrevivencia fue nula, lo que nos indica que también se encuentra presente la facilitación en el BTC, como ocurre en el matorral xerófilo (Valiente-Banuet & Ezcurra 1991).

Nuestro trabajo es el primero en mostrar que el efecto de la interacción de una especie que se encuentra en ambos extremos de un gradiente ambiental no cambia entre sitios, como predice la HGE, lo cual nos indica que la sobrevivencia no está dada por abundancia diferencial de las plantas nodrizas focales, sino más bien por el vecindario inmediato a los cactus jóvenes (especies de sotobosque), que son especies altamente competitivas por agua, luz y nutrientes (Adikson & Gleason 2004, Harms *et al.* 2004, Dupuy & Chazdon 2008).

El presente estudio muestra que las interacciones juegan un papel muy importante en la estructura de comunidades en bosques tropicales caducifolios. Durante los primeros estadios de vida de esta especie de cactus (establecimiento y sobrevivencia temprana) las interacciones negativas son las que predominan como predice la HGE. El efecto facilitador que tiene en ambos extremos del gradiente ambiental *Mimosa luisana* no cambia, es decir encontramos que la interacción es positiva en ambos extremos del gradiente, lo cual no apoya a la HGE. Esto nos indica que el resultado de estas interacciones se encuentra determinado por el vecindario

inmediato a los cactus jóvenes, más que a la planta nodriza, lo que muestra que es necesario estudiar las interacciones desde un contexto comunitario.

En ambientes menos estresantes, Ruiz (2007) muestra que el exceso de humedad y la menor disponibilidad de luz afectan el establecimiento de los cactus. Las plantas que presentan metabolismo CAM, requieren para su crecimiento una cantidad de luz mayor a  $3 \text{ mol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (Nobel 1988), por lo que la luz en el BTC juega un rol importante en el crecimiento de estas plantas (Ruiz 2007). No obstante, no encontramos una relación entre el número de individuos y la cantidad de luz en el ambiente en el BTC, sino más bien los factores que pueden estar determinando la distribución de los cactus son las interacciones planta-planta que se presentan durante los primeros estadios del ciclo de vida de *N. tetetzo*, o que estas plantas una vez que se han establecido al ser suculentas tienen una mayor eficiencia del uso de agua en ambientes áridos y semiáridos, y durante los periodos de mayor disponibilidad de agua estas plantas pueden almacenar agua en sus tejidos, que les permiten sobrevivir durante los periodos de sequía (Nathan & Muller-Landau 2000, Larcher 2006). En los bosques tropicales, los herbívoros tienen impactos sobre las especies vegetales e humedad existe mayor cobertura vegetal, lo cual a su vez favorece la presencia de herbívoros (Marquis 2005), que pueden afectar a los cactus jóvenes.

Los resultados mostrados en los primeros dos capítulos documentan el papel que tienen los frugívoros que se alimentan de los frutos de este cactus, a partir de la información generada durante los años de 2009 al 2013, así como el efecto de las interacciones planta-planta durante los primeros estadios del ciclo de vida de *N. tetetzo* en el BTC. Sin embargo las cactáceas son especies de vida larga y lo que encontramos podría representar una parte muy pequeña del ciclo de vida de este cactus en el BTC, lo que nos indica que es necesario realizar estudios durante

varios periodos de fructificación, para tener una panorama más preciso acerca del proceso de dispersión de semillas de un cactus columnar en un bosque tropical caducifolio.

#### REFERENCIAS

- Addicott, J. F. 1986. On the population consequences of mutualism. In: Diamond, J. & Bleher, B., & Böhning-Gaese, K. 2001. Consequences of frugivore diversity for seed dispersal, seedling establishment and the spatial pattern of seedlings and trees. *Oecologia* 129:385-394.
- Bertness, M. D., & Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191-193.
- Bohning-Gaese, K., Gaese, B.H., & Rabemanantsoa, S.B. 1999. Importance of primary and secondary seed dispersal in the Malagasy tree *Commiphora guillaumini*. *Ecology* 80, 821-832.
- Castillo, J. P. 2011. *Dispersión biótica de semillas de a cactácea columnar Neobuxbaumia mezcalaensis (Bravo) Backeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Castillo, L. J. P. & Valiente-Banuet, A. 2010. Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *Am. J. Bot.* 97:1289-1295.
- Clay, K., & Holah, J. 1999. Fungal endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. *Science* 285:1742-1744.
- Contreras-González, A. M., Rivera-Ortíz, F. A. Soberanes-González, C. A. Valiente-Banuet, A., & Arizmendi, A. M. del C. 2009. Feeding Ecology of the Military Macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central México. *Wilson J. Ornithol.* 121:384-391.

- Dalling, J. W., Hubbell, S. P., & Silvera, K. 2001. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *J. Ecol.* 86:674-689.
- Dupuy, J. M., & Chazdon, R. L. 2008. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. *For. Ecol. Manage.* 255: 3716-3725.
- Esparza-Olguín, L., Valverde, T., & Vilchis-Anaya, E. 2002. Demographic analysis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Mexico. *Boil. Conserve.* 103: 349-359.
- Francisco, M. R., Lunardi, V. O., Guimaraes, P. R. Jr., & Galetti, M. 2008. Factors affecting seed predation of *Eriotheca gracilipes* (Bombacaceae) by parakeets in a Cerrado fragment. *Acta Oecologica* 33: 240-245.
- Fuentes, M. 2000. Frugivory, seed dispersal and plant community ecology. *TREE* 15:487-488.
- Galetti, M., & Rodrigues, M. 1992. Comparative seed predation on pods by parrots in Brazil. *Biotropica* 24: 222-224.
- García, A. 1991. La dispersión de las semillas. *Ciencias.* 24:3-6.
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A., & Rojas-Martínez A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83:2617-2629.
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A & Valiente Banuet, L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, México. *Can. J. Bot.* 77:203-208.
- Gomulkiewicz, R., Thompson, J. N., Holt R. D., Nuismer S. L., & Hochberg M. E. 2000. Hot Spots, Cold Spots, and the Geographic Mosaic Theory of Coevolution. *The Am. Nat.* 156: 156-164.



- Gulias, J., Traveset, A., Riera, N., & Mus, M. 2004. Critical stages in the recruitment process of *Rhamnus alaternus* L. *Ann. Bot.* 93:723-731
- Harms, K. E., Powers, J. S., & Montgomery, R. A. 2004. Variation in small sapling density, understory cover, and resource availability in four neotropical forests. *Biotropica* 36:40-51.
- Haugaasen, T. 2008. Seed predation of *Couratari guianensis* (Lecythidaceae) by macaws in central Amazonia, Brazil. *Ornitol. Neotrop.* 19: 321–328.
- Higgins, M. L. 1979. Intensity of Seed Predation on *Brosimum utile* by Mealy Parrots (*Amazonafarinosa*). *Biotropica* 11:80.
- Howell, S. N. G. & Webb S. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press. New York, U.S.A.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. System.* 13:201-228.
- Hutto, R. L., McAuliffe, J. R., & Hogan, L. 1986. Distributional associates of the sahuaro (*Carnegiea gigantea*). *Southwestern Nat.* 31:469-476.
- Hulme, P. E., & C. W. Benkman. 2002. Granivory. Pp. 132–154 in Herrera, C. M., & O. Pellmyr (eds.), Plant-animal interactions. An evolutionary approach. Blackwell Science, Oxford, U.K.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in the tropical forest. *Am. Nat.* 104: 501–528.
- Jordano, P., & Herrera, C.M. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2: 230-237.
- Levins, R., & Lewontin, R. 1985. *The dialectical biologist*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, U.S.A.

- Levin, S. A., & Muller-Landau, H. C. 2000. The evolution of dispersal and seed size in plant communities. *Evol. Ecol. Res.* 2:409-435.
- Marquis R. J. 2005. Impact of herbivores on tropical plant diversity. Pp 328- 346 *In: Biotic Interactions in the Tropics: Their role in the maintenance of species diversity* (Burslem, D., Pinard, M. & Hartley, S. Eds). Cambridge University Press. New York, U.S.A.
- McAuliffe, J. R. 1988. Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *Am. Nat.* 131: 459-490.
- Molinari, J. 1993. The mutualism between frugivores and plants in tropical forest: paleobiological aspects, autoecologies, community role. *Acta Biol. Ven.* 14:1-4.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *TREE* 15: 278-285.
- Nobel, P. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press. Cambridge, U.K.
- Norconk, M. A., Wertis, C., & Kinzey, W.G. 1997. Seed predation by monkeys and Macaws in eastern Venezuela: Preliminary findings. *Primates* 38:177-184.
- Pianka, E. R. *Evolutionary ecology*. 7a. Ed. Harper & Row. New York, U.S.A.
- Polis, G. A. 1991. Desert communities: an overview of patterns processes. *In: The ecology of desert communities* (Polis G. A. Ed.) University of Arizona Press, Tucson. U.S.A.
- Ragusa-Netto, J. 2011. Pre-dispersal seed predation by Blue-and Yellow Macaw (*Ara ararauna*, Psittacidae), on fruit crops of the Pequi (*Caryocar brasiliense*, Caruocariaceae). *Ornitol. Neotrop.* 22: 329-338.
- Rey, P. J., & Alcántara, J. M. 2000. Recruit dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *J. Ecol.* 88:622-633.

- Rios, R. M. M. 2009. *Limitaciones en el reclutamiento de Neobuxbaumia macrocephala: un análisis de interacciones a través del ciclo reproductivo*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.
- Rudgers, J. A., Koslow, J. M., & Clay, K. 2004. Endophytic fungi alter relationship between diversity and ecosystem properties. *Ecol. Lett.* 7:42-51.
- Ruiz, N. N. del C. 2007. *Interacciones ecológicas entre cactáceas columnares y plantas perennes a lo largo de un gradiente de estrés*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. 63p.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 194-202.
- Schupp, E. W., & Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2:267-275.
- Steenbergh, W. F., & Lowe, C. H. 1983. Ecology of the Saguaro: II Reproduction, germination establishment, growth and survival of the young plant. Nat. Park Serv. Sci. Monogr No. 8. Washington DC.
- Traveset, A. 2002. Consecuencias de la ruptura de mutualismos planta-animal para la distribución de especies vegetales en las Islas Baleares. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 117-126.
- Traveset, A., Gulias, J., Riera, N., & Mus, M. 2003. Transition probabilities from pollination to establishment in a rare shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. *J. Ecol.* 91: 427-437.
- Thompson, J. N. 1988. Variation in interespecific interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19:65-67.
- Thompson, N. J. 1999a. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *Am. Nat.* 153: 1-14.
- Thompson, N. J. 1999b. The raw material for coevolution. *Oikos* 84:5-16.

- Thompson, J. N. 2005. *The Geographic Mosaic of Coevolution*. The University of Chicago Press. U.S.A. 443 pp.
- Travis, J. 1996. The significance of geographical variation in species interactions. *Am. Nat.* 148:51-58.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, A. M. del C., Rojas-Martínez, Casas, A., Godínez-Álvarez, H. Silva, C., & Dávila-Aranda, P. 2002. Biotic Interactions and Population Dynamics of Columnar Cacti. 225-240 pp. In Fleming, T. y Valiente-Banuet, A. *Columnar Cacti and Their Mutualism. Evolution, Ecology, and Conservation*. The University of Arizona Press Tucson. U.S.A.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores, H. N., Arizmendi, M. del C., Villaseñor, J., L., & Ortega, R., J. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. México* 67: 24-74.
- Valiente-Banuet, A. & Ezcurra, E. 1991. Shade as a Cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *J. Ecol.* 79: 961-971.
- Vázquez R. L. D. 2007. *Descripción de la comunidad de aves de la selva baja caducifolia y su relación con la estructura del hábitat en Santa María Tecomavaca, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. 89 pp.
- Villaseñor-Sánchez, E. I., Dirzo, R. & Renton K. 2010. Importance of the Lilac-crowned Parrot in pre-dispersal seed predation of *Astronium graveolens* in a Mexican tropical dry forest. *J. Trop. Ecol.* 26: 227-236.