

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DISPERSION DE LAS SEMILLAS DE NOPAL (*Opuntia* spp.) POR
ANIMALES SILVESTRES Y DOMESTICOS EN "EL GRAN TUNAL",
SAN LUIS POTOSI.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B-I O L O G O

PRESENTA

PEDRO FRANCISCO QUINTANA ASCENCIO

MÉXICO, D. F.

1985



Universidad Nacional
Autónoma de México



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 está 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.

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	1
INTRODUCCION	2
ANTECEDENTES	4
Las semillas como propágulos	4
La depredación y dispersión de semillas	6
Los dispersores de semillas en ambientes desérticos	7
Insectos	7
Reptiles	9
Aves	9
Mamíferos: roedores	10
Otros grupos de mamíferos	11
Interacción entre dispersores/depredadores	12
HISTORIAL NATURAL DEL SISTEMA EN ESTUDIO	14
Descripción de las nopaleras	14
Fenología del aporte de frutos y semillas en la nopalera	14
Los frutos y semillas de <u>Opuntia</u>	15
Las hormigas recolectoras	16
Las aves	17
Los roedores	17
Otros mamíferos	18
OBJETIVOS	20
MATERIALES Y METODOS	21
Descripción del área de estudio	21
Remoción de frutos sobre y bajo la planta	25
Acarreo y expulsión de semillas en los hormigueros	25
Tiempo de estancia y expulsión de las semillas de <u>Opuntia</u> en el hormiguero	26
Captura de roedores	26
Análisis de la captura de roedores	27
Las semillas en los almacenes de los hormigueros y madrigueras	28
Sobrevivencia y duración del paso de las semillas a través del tracto digestivo de los animales	29

	Página
Humanos	29
Bovinos	29
Equinos	30
Jabalines	31
Venados	32
Chivos	32
Carnívoros	33
Aves	33
Sobrevivencia de las semillas	34
Estimación del número de semillas ingeridas	35
Remoción de semillas sobre los hormigueros	35
Remoción de semillas en excremento	36
Remoción de semillas sobre el suelo	37
RESULTADOS	38
La presentación y consumo de los frutos de <u>Opuntia</u> spp.	38
Consumo de semillas por <u>Pogonomyrmex barbatus</u>	42
Semillas recolectadas	42
Semillas expulsadas	47
Tiempo de permanencia de las semillas de <u>Opuntia</u> spp. dentro del hormiguero	52
Abundancia y distribución de los roedores	52
Densidad de las poblaciones de roedores	52
Distribución espacial de las capturas de los roedores	60
Variación estacional de la distribución espacial de las capturas de los roedores	63
Diferencias dentro de las estaciones	63
Diferencias entre estaciones	64
Semillas en los abazones de los heterómidos	65
Expulsión de las semillas de <u>Opuntia</u> spp. ingeridas por mamíferos y aves	65
Semillas expulsadas por mamíferos	65
Semillas expulsadas por aves en cautiverio	73
Viabilidad y germinación de las semillas de <u>Opuntia</u> spp. expulsadas por los animales	74
Remoción de semillas de <u>Opuntia</u> spp. sobre los depósitos periféricos de los hormigueros de <u>P. barbatus</u>	74
Remoción de semillas de <u>Opuntia</u> en excrementos de bovino	76
Remoción de semillas de <u>Opuntia</u> sobre el suelo	79

	Página
DISCUSIÓN	82
Dispersión de semillas por hormigas recolectoras	82
Dispersión de semillas por aves	85
Depredación y dispersión de semillas por roedores	87
Poblaciones de roedores y abundancia estacional de frutos y semillas de <u>Opuntia</u> spp.	89
Población de roedores y abundancia espacial de <u>Opuntia</u> spp.	90
Dispersión y depredación de semillas por otros mamíferos	91
Dispersores, depredadores y la fenología de fructificación de <u>Opuntia</u> spp.	96
INTERPRETACION GENERAL	99
CONCLUSIONES	103
LITERATURA CITADA	104
APENDICE	115

INDICE DE CUADROS

Cuadro	Página
1 Aporte y consumo de frutos de <u>Opuntia robusta</u> y <u>O. streptacantha</u> durante el período de disponibilidad en 1984 (media + una desviación estándar). Sitio 2.	41
2 Número de semillas de <u>Opuntia</u> spp. acarreadas por colonia de <u>P. barbatus</u> por día (media + una desviación estándar).	46
3 Número de semillas de <u>Opuntia</u> spp. expulsadas por colonia de <u>P. barbatus</u> por día (media + una desviación estándar).	51
4 Número de roedores capturado en cada micrositio (SC = sobre <u>O. streptacantha</u> , BC = bajo <u>O. streptacantha</u> , ST = sobre <u>O. robusta</u> , BT = bajo <u>O. robusta</u> , H = en hormiguero, y E = en excremento) durante todo el período de estudio.	61
5 Número de semillas encontradas dentro de los abazones de los heterómidos capturados en los tres sitios durante todo el período de estudio. Entre paréntesis se indica el número de animales por mes.	66
6 Porcentaje de viabilidad (20 semillas por tratamiento) y germinación de las semillas de <u>Opuntia</u> spp. expulsadas en los excrementos de los animales estudiados.	75
7 Remoción de semillas y actividad de los roedores en excrementos de bovino de medio litro con diferentes cantidades de semillas de <u>O. streptacantha</u> durante 12 días de observación. N = 10 excrementos por tratamiento. Sitio 1.	77
8 Remoción de semillas y actividad de los roedores en excrementos de bovino de medio litro con diferentes cantidades de semillas de <u>O. streptacantha</u> durante 12 días de observación. N = 10 excrementos por tratamiento. Sitio 3.	78

APENDICE	Página	
1	Lista no exhaustiva de mamíferos presentes en las nopaleras. Nomenclatura según Hall y Kelson (1959). Las especies de roedores y lagomorfos presentes en la nopalera de estudio se incluyen en el Apéndice 2.	115
2	Lista de especies de roedores y lagomorfos presentes en la nopalera de estudio (con base en González-Espinosa 1982). Nomenclatura según Hall y Kelson (1959).	117
3	Lista preliminar de especies de aves presentes en la nopalera de estudio (E. Mellink comun. pers.) Nomenclatura según Robins, Brunn y Zim (1966) y Peterson y Chaliff (1973).	118
4	Número de noches-trampa/mes para cada micrositio (SC = sobre <u>O. streptacantha</u> , BC = bajo <u>O. streptacantha</u> , ST = sobre <u>O. robusta</u> , BT = bajo <u>O. robusta</u> , H = en hormiguero, y E = en excremento) observado en el estudio.	121
5	Número de semillas y otros alimentos acarreados por las hormigas recolectoras <u>Pogonomyrmex barbatus</u> (media \pm una desviación estándar) por nido por día. Sitio 2.	122
6	Número de semillas y otros alimentos expulsados por las hormigas recolectoras <u>Pogonomyrmex barbatus</u> (media \pm una desviación estándar) por nido por día. Sitio 2.	126
7	Número de roedores capturado en cada micrositio (SC = sobre <u>O. streptacantha</u> , BC = bajo <u>O. streptacantha</u> , ST = sobre <u>O. robusta</u> , BT = bajo <u>O. robusta</u> , H = en hormiguero, y E = en excremento) durante verano (julio y agosto) y otoño (octubre y noviembre).	130
8	Número de semillas de <u>O. robusta</u> expulsadas durante las primeras 72 horas después del consumo de los frutos de estas plantas por tres personas.	131
9	Número de semillas de <u>O. robusta</u> expulsadas durante los cinco días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos vacas y un toro.	132
10	Número de semillas de <u>O. streptacantha</u> expulsadas durante los cinco días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos vacas y un toro.	133
11	Número de semillas de <u>O. robusta</u> expulsadas durante los cuatro días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos caballos (alazán y cara blanca).	134

	Página
12	Número de semillas de <u>O. streptacantha</u> expulsadas durante los cuatro días de observación que siguieron al consumo de estas plantas por dos yeguas (güera y muñeca). 135
13	Número de semillas de <u>Opuntia</u> spp. (<u>O. streptacantha</u> y <u>O. robusta</u>) expulsadas durante los cinco días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos jabalíes (tambor y vieja). 136
14	Número de semillas de <u>Opuntia</u> spp. expulsadas durante los días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos venados (<u>O. robusta</u>) y tres chivos (<u>O. streptacantha</u>). 137
15	Número de semillas de <u>O. streptacantha</u> expulsadas durante los tres días que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por un coyote y dos mapaches. 138
16	Semillas encontradas en los graneros de tres hormigueros de <u>Pogonomyrmex barbatus</u> . Sitio 2. 139
17	Semillas encontradas en las cámaras de las madrigueras de los roedores. Sitio 2. 140

INDICE DE FIGURAS

Figura	Página
1	22
<p>Marcha anual de la temperatura media y la precipitación en la estación meteorológica de Villa de Arriaga, San Luis Potosí. Para la precipitación se muestran promedios mensuales \pm un error estándar, con base en registros de 20 años. Información base obtenida del Servicio Meteorológico Nacional, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México, D. F.</p>	
2	39
<p>Número promedio de frutos maduros e inmaduros por individuo de <u>O. robusta</u> (r, N = 36) y <u>O. streptacantha</u> (s, N = 30) en el sitio 2 durante el período de disponibilidad en 1984.</p>	
3	43
<p>Número promedio de semillas y otros objetos acarreados por día por colonia de <u>Pogonomyrmex barbatus</u> en el sitio 2 durante el período de estudio.</p>	
4	48
<p>Número promedio de semillas y otros objetos expulsados por día por colonia de <u>Pogonomyrmex barbatus</u> en el sitio 2 durante el período de estudio.</p>	
5	53
<p>Porcentaje de semillas de <u>O. streptacantha</u> (N = 18 grupos de 20 semillas cada uno) coloreadas con pintura vegetal azul que acarrearón y expulsaron las obreras de nueve colonias de <u>Pogonomyrmex barbatus</u> durante un ensayo realizado del 22 al 26 de julio de 1984.</p>	
6	56
<p>Número mínimo estimado de roedores vivos por ha. en los sitios durante el período de estudio. A = sitio 1; B = sitio 2; C = sitio 3. Otras especies incluye <u>Neotoma albigula</u>, <u>Reithrodontomys fulvescens</u> y <u>Peromyscus maniculatus</u>.</p>	
7	68
<p>Patrón de expulsión diaria de las semillas de <u>Opuntia</u> spp. en excrementos de humano, bovino, equino, jabalín, venado, chivo y mapache. Véase el texto para los detalles del tamaño de muestra.</p>	
8	80
<p>Probabilidad de remoción de semillas de <u>Opuntia streptacantha</u> (N = 200) sueltas en el suelo. Sitio 1 y 3.</p>	
9	100
<p>Modelo de las posibles relaciones de depredación/dispersión de los frutos y semillas de <u>Opuntia</u> spp. con las especies de animales que habitan las nopaleras del centro de México. Para más detalles véase el texto. F = semillas y/o pulpa de frutos, E = semillas en excrementos, L = semillas sueltas, el sentido de las flechas indican el agente de remoción y/o consumo.</p>	

M = movedor, D = dispersor, P = depredador, el tamaño de la letra indica los niveles de interacción bajo, intermedio y alto). Los dibujos fueron tomados del Libro XI del Códice Florentino.

RESUMEN

Varias especies de Opuntia (Cactaceae) forman grupos densos que aún cubren considerables extensiones en las zonas semiáridas del centro de México. Sus frutos y semillas constituyen el principal alimento de roedores, y en menor proporción, de hormigas recolectoras, aves y otros mamíferos. O. robusta y O. streptacantha difieren en su fenología reproductiva, forma de presentación y otras características de sus frutos y semillas, lo cual puede tener consecuencias diferentes sobre las interacciones de depredación/dispersión de sus semillas con el mismo grupo de animales. En este trabajo se reportan múltiples interacciones entre estas plantas y diversos taxa animales. Los resultados sugieren un balance cambiante de la facilitación de la interacción de depredación/dispersión que varía con la abundancia de recursos, el nivel de perturbación del hábitat y la marcada estacionalidad del sistema.

INTRODUCCION

En las zonas semiáridas del centro de Zacatecas, el oeste de San Luis Potosí y algunas áreas adyacentes de Durango, Aguascalientes, Jalisco y Guanajuato todavía se puede observar un paisaje típicamente mexicano formado por asociaciones vegetales dominadas por poblaciones del género Opuntia, tradicionalmente conocidas con el nombre de "nopaleras". Miranda y Hernández-Xolocotzi (1963) clasifican estas asociaciones bajo el término de "nopaleras" y Rzedowski (1966, 1978) como uno de los tipos de "matorral crasicaule".

Desde la época prehispánica diversos grupos indígenas ocuparon estas regiones, dedicados principalmente a la recolección y la caza (Piña 1967). Los primeros pobladores españoles de la altiplanicie llegaron a partir de 1546. Los colonizadores eran mineros por excelencia y tuvieron que luchar por la pacificación de los indios guachichiles hasta 1600 (Powell 1977). Hacia 1840, debido a las condiciones del clima, la ganadería representó la principal actividad de las haciendas establecidas en la región, aunque Bazant (1975) menciona otras actividades como la agricultura en pequeñas áreas irrigadas, y la recolección de tunas cardonas y otras plantas. Actualmente, el irracional uso del suelo y la explotación desmedida de la flora y fauna en el altiplano pone en peligro la permanencia de las nopaleras. Estas comunidades ofrecen alimento y hogar para animales silvestres y domésticos, su cubierta vegetal evita la erosión, y el consumo directo y la recolección de sus productos para el mercado forman una parte importante en la economía de los pobladores del centro de México (Hernández-Xolocotzi 1970).

Los estudios ecológicos nos acercan a la comprensión de los mecanismos de interacción biológica que han mantenido la estructura y funcionamiento de las comunidades. Este entendimiento nos puede llevar, por un lado, a conocer los alcances del efecto de la perturbación sobre la dirección y tasa de cambio de la comunidad, y por otro, a ofrecer un apoyo para alternativas de uso más racional de los recursos.

Las semillas y frutos de muchas plantas de las zonas semiáridas constituyen el alimento de diversos animales, y posiblemente la relación con ellos proporciona el principal mecanismo para la dispersión de sus semillas. Las características específicas de los propágulos y de sus plantas progenitoras, las fluctuaciones ambientales, y las relaciones de los frugívoros y granívoros con otros organismos pueden contribuir a determinar los patrones de dispersión de las semillas (Howe y Smallwood 1982). Estos patrones pueden afectar las tasas de mortalidad de las semillas y su probabilidad de ubicación en hábitats adecuados para la germinación y el establecimiento con consecuencias sobre el fenómeno de sucesión en estos ambientes.

En este trabajo se examinan las relaciones de depredación y dispersión de diversos insectos, aves y mamíferos con frutos y semillas de dos especies de Opuntia: O. robusta Wendland ("nopal tapón") y O. streptacantha Lemaire ("nopal cardón"). Se analiza el efecto de la variación estacional y espacial de los recursos sobre los patrones de dispersión de las semillas de Opuntia spp. por estos animales. Finalmente, se interpreta el efecto potencial de los animales como factores de selección de la fenología reproductiva y de diversos atributos de presentación de frutos y semillas de Opuntia.

ANTECEDENTES

Las semillas como propágulos

Los frutos y las semillas de muchas plantas de los desiertos de Norteamérica son consumidos por diversos grupos de animales, ya sea como parte principal de su dieta o como complemento de otros alimentos (Pulliam y Brand 1975, Brown, Reichman y Davidson 1979, O'Dowd y Hay 1980, Inouye, Byers y Brown 1980, González-Espinosa 1982). El cálculo del consumo de semillas a partir de estimaciones del tamaño de las poblaciones de granívoros, de sus requerimientos metabólicos, y tasas de remoción observadas, sugiere que los animales consumen la mayoría de las semillas producidas en los hábitats del desierto (Brown, Reichman y Davidson 1979, González-Espinosa 1982). Sin embargo, aún entre los organismos esencialmente granívoros (hormigas recolectoras, roedores heterómidos y aves granívoras) existe la posibilidad de que algunas semillas sean removidas sin daño y de esta manera se lleve a cabo su dispersión (Reichman 1979).

Howe y Smallwood (1982), en su revisión sobre la ecología de la dispersión de semillas han propuesto tres tipos de ventajas para la planta como resultado del movimiento de sus propágulos:

1. Escape de las semillas y plántulas de la muerte en las cercanías del individuo progenitor. La dispersión efectiva de los propágulos puede ocasionar una mayor diversidad de especies vegetales por unidad de área, que a su vez puede resultar en una menor incidencia de herbivoría y enfermedades en plantas individuales (p. ej. Tahvanainen y Root 1972, Bach 1980, Risch 1981, Augspurger y Kelly 1984). La dispersión puede también reducir el número de individuos de una sola especie por unidad de área,

disminuir la competencia en el seno de la cohorte de plántulas y con el individuo progenitor (Handel 1976), y aminorar la mortalidad dependiente de la densidad debida a depredación por insectos y roedores (O'Dowd y Hay 1980, Pudlo, Beattie y Culver 1980, Heithaus 1981, Herrera 1982a, Janzen 1982a).

2. Colonización continua de hábitats inestables. La dispersión puede ser tan extensa y ocurrir durante un período tan largo que algunas semillas pueden encontrar un sitio favorable una vez que se realiza. También, durante la diseminación, algunas pueden incorporarse al banco de semillas del suelo en espera de que una perturbación permita el establecimiento de las plántulas (Keeley 1977, Rabinowitz y Rapp 1980, Rabinowitz 1981).

3. Localización de microhábitats adecuados para el establecimiento. El transporte de semillas a los hormigueros puede favorecer su establecimiento. Estos pueden ser micrositios particularmente favorables para la emergencia de plántulas, ya que pueden contener más nutrientes y presentar condiciones de humedad menos severas que el suelo que los rodea (Beattie y Culver 1981, 1983, Davidson y Morton 1981, 1984). El acarreo de semillas a los depósitos superficiales de los roedores parece favorecer su germinación (MacAdoo et al 1983). Cuando por alguna causa los depósitos no son relocalizados por los roedores, las semillas que contienen pueden tener una mayor probabilidad de establecimiento (Reynolds 1958, West 1968, Smythe 1970, Reichman 1979).

Estos tres beneficios pueden alcanzarse con la dispersión por animales mediante tres mecanismos diferentes (van der Pijl 1972, Kozłowski 1972): (1) los animales ingieren las semillas o los frutos y luego expulsan las semillas a través de la defecación o la regurgitación (endozoocoria),

(2) las semillas son transportadas adheridas a la piel o las plumas, debido a espinas, ganchos, substancias pegajosas, o cuando caen en el lodo y este se pega a las patas de los animales (epizoocoria), y (3) las semillas son colectadas y transportadas a un lugar donde se las almacena y consume (sinzoocoria).

La depredación y dispersión de semillas

La principal función adaptativa del conjunto de características morfológicas, químicas, nutricionales y fenológicas del fruto tiene que ver con la protección de las semillas y su dispersión a sitios seguros (Snow 1965, 1971, 1981, Janzen 1971, 1977, Herrera 1982a). En la evolución de un mecanismo de dispersión, es común que varias características del propágulo sean seleccionadas por su valor relativo a muchos atributos aparentemente poco relacionados entre sí, aunque en su conjunto tengan consecuencias sobre el proceso mismo de dispersión. La densidad, peso, forma y volumen de las semillas pueden ser seleccionados en relación con las reservas de alimentos para la plántula, para evitar el daño por las muelas de los animales durante la masticación, o para influir sobre el tiempo del paso de la semilla a través del sistema digestivo del animal (Janzen 1984).

Se ha sugerido que las presiones de selección que pueden resultar de las interacciones mutualistas entre organismos no necesariamente conducen a una coadaptación (Janzen 1980, Dirzo 1983, Schemske 1983). En particular se ha llegado a proponer que la dispersión no necesita de una coadaptación muy estrecha (Harper 1977, Herrera 1982a, 1985, Beattie 1983, Howe 1984). La coevolución, en este sentido, cuando ocurre, refleja

interacciones a través de un largo período de tiempo evolutivo entre categorías más amplias que el género o la especie (Howe y Smallwood 1982). Aún las plantas con menor número de grupos de consumidores de frutos y semillas incluyen entre éstos a especies con afinidades taxonómicas bastante diferentes (Howe y Smallwood 1982).

El que un consumidor de propágulos sea un depredador o un agente de dispersión, depende, en gran parte, de si consume el fruto o las semillas, y de su eficiencia en la digestión de éstas (Janzen 1971). Cualquier población de animales que utilice los frutos y semillas de una planta puede simultáneamente contener depredadores de semillas, agentes de dispersión y miembros neutrales (Janzen 1971).

La dispersión por animales puede depender de las características de la población de plantas progenitoras tales como su patrón de distribución espacial, y la forma de presentación y morfología de los propágulos (McKey 1975, Howe y Estabrook 1977, Heithaus 1981), la clase de animal (McKey 1975), diversas condiciones ambientales como la estación del año y la abundancia (González-Espinosa 1982), la competencia entre los grupos animales (Pulliam y Brand 1975, Inouye, Byers y Brown 1980, Davidson y Morton 1981, González-Espinosa 1982), y la perturbación del ambiente (Thompson y Willson 1978, Pudlo, Beattie y Culver 1980).

Los dispersores de semillas en ambientes desérticos

Las semillas de muchas plantas de los desiertos pueden ser dispersadas por insectos, reptiles, aves y mamíferos.

Insectos. Las hormigas recolectoras son los principales granívoros no migratorios en las zonas áridas y semiáridas (Davidson 1977, Brown,

Reichman y Davidson 1979). En los desiertos de Norteamérica las hormigas granívoras más especializadas pertenecen a los géneros Pogonomyrmex, Pheidole, Veromessor, y otros miembros de la subfamilia Myrmicinae (Brown, Reichman y Davidson 1979, Beattie 1983).

El patrón de actividad de forrajeo de las hormigas recolectoras puede ser afectado por la disponibilidad del alimento (Santana-Sepúlveda 1981) y por diversos factores físicos, principalmente temperatura y humedad (Whitford y Ettershank 1975). La hibernación, la estivación y el almacenamiento de las semillas, permite a las hormigas recolectoras persistir en hábitats con fluctuaciones estacionales en la intensidad de los factores físicos y la disponibilidad de alimento (Davidson 1977).

Las semillas, en el suelo, son localizadas por las hormigas y transportadas al nido (Beattie y Culver 1981). La inclusión de semillas en la dieta de las hormigas puede depender del tamaño y forma de la semilla y de su abundancia relativa (Pulliam y Brand 1975, Whitford 1978, Inouye, Byers y Brown 1980, González-Espinosa 1982).

Las hormigas recolectoras frecuentemente llevan al nido frutos completos (gramíneas, compuestas, etc.) y semillas con apéndices carnosos (Whitford, Johnson y Ramirez 1976). Dentro del nido se separa la semilla de las partes no comestibles, y el arilo, elaiosoma o la pulpa adherida a estas se remueve para su digestión (Whitford 1978, O'Dowd y Hay 1980, Beattie y Culver 1981). Las semillas sin los apéndices son mordidas, y si la testa se abre, su contenido se mastica y una vez digerido se reparte a los miembros de la colonia mediante trofalaxis (Goetsch 1957, Wilson 1971, Brown, Reichman y Davidson 1979, Beattie y Culver 1981). Cuando la semilla permanece intacta debido a la dureza de su testa, es depositada en una

galería abandonada o sacada del nido (Berg 1975, Beattie y Culver 1981).

Aunque las hormigas recolectoras se alimentan de muy diversos grupos de semillas pueden funcionar como agentes eficientes y predecibles de dispersión, una vez que la presa ha desarrollado mecanismos que evitan o disminuyen significativamente el daño que la infringen (O'Dowd y Hay 1980).

Los escarabajos del estiércol (subfamilia Scarabaeinae) dispersan y contribuyen a la germinación cuando transportan y entierran excrementos con semillas (van der Pijl 1972, Beattie y Culver 1982). La inclusión de las semillas en las bolas de excremento formadas por estos escarabajos puede favorecer su establecimiento, ya que las semillas son enterradas en el suelo dentro de una matriz que retiene más humedad y contiene más nutrientes que el suelo que la rodea (Wicklow, Kuwar y Lloyd 1984).

¶

Reptiles. Entre los reptiles del desierto, las tortugas (p.ej. Gopherus agassizi, G. flavomarginatus) y las lagartijas herbívoras (p.ej. Sauromalus obesus, Sceloporus orcutti) pueden contribuir a la dispersión de semillas cuando consumen los frutos y depositan las semillas en los excrementos (Stebbins 1966, Racine y Downhower 1974, Grenot 1983).

Aves. Brown, Reichman y Davidson (1979) mencionan en su revisión que en los desiertos de Norteamérica hay pocas especies de aves granívoras especializadas, y que en la mayoría de estos hábitats se encuentran una especie de codorniz y otra de paloma que se alimentan principalmente de semillas durante el año. Las aves paserinas inmigran hacia estos lugares en época de lluvias y consumen grandes cantidades de semillas y frutos (Pulliam y Brand 1975, Brown, Reichman y Davidson 1979). Algunas aves

insectívoras (p. ej. las especies de Toxostoma) pueden consumir cantidades considerables de semillas y frutos cuando su alimento preferido es escaso (Brown, Reichman y Davidson 1979, obs. pers.). En ciertas épocas del año los frutos pueden constituir hasta la mitad de la dieta de los cuervos (Corvus spp.). Estos animales consumen la pulpa pero rechazan las semillas, principalmente como bolitas regurgitadas (McAtee 1947).

La mayoría de las aves de las zonas áridas y semiáridas (Passerinae) tienen dietas amplias y pueden ser consideradas "oportunistas" (sensu McKey 1975). Cuando no consumen las semillas, las aves pueden ser eficientes dispersores debido a la amplitud de sus áreas de actividad y movimientos migratorios (McAtee 1947). No obstante, este efecto puede atenuarse debido a la tendencia de algunas aves de perchar en grupos sobre árboles y arbustos, lo cual puede resultar en una acumulación de los propágulos arrojados en las heces bajo las plantas (Glyphis, Milton y Siegfried 1981).

Mamíferos: roedores. En los desiertos de Norteamérica los roedores granívoros más especializados pertenecen a la familia Heteromyidae. Estos roedores tienen abazones externos y riñones altamente eficientes como adaptaciones relacionadas con la dieta (Einsenberg 1963). Otro grupo de roedores en estos hábitats, los Cricetidae, son omnívoros, principalmente insectívoros en los meses de verano, pero su dieta incluye una alta proporción de semillas cuando su comida preferida no está accesible durante otras épocas del año (Brown, Reichman y Davidson 1979). En términos de biomasa de semillas consumidas, los roedores sólo son comparables con las hormigas recolectoras (Brown, Reichman y Davidson 1979, Reichman 1979).

Los roedores granívoros son recolectores nocturnos y pasan la mayor parte de su vida en sus guaridas subterráneas (Kenagy 1973, Brown, Reichman y Davidson 1979). Durante el forrajeo los roedores dedican la mayor parte de su tiempo a la recolección de semillas distribuidas sobre el suelo o enterradas a poca profundidad, aunque algunos (p.ej. Neotoma spp.) colectan frutos enteros (Spencer y Spencer 1941, Reynolds 1958, Brown, Reichman y Davidson 1979). Los roedores pueden depredar selectivamente sobre las semillas de las especies que dominan la comunidad en términos de biomasa (Inouye, Byers y Brown 1980). Cuando las semillas están disponibles, los roedores colectan grandes cantidades y las almacenan, ya sea en despensas dentro de la guarida, o en pequeños depósitos enterrados superficialmente (Tappe 1941, Reynolds 1950, Eisenberg 1963).

En hábitats con temporada de crecimiento estacional los roedores probablemente no son agentes de dispersión en todo el año debido a que no almacenan semillas sino hasta que estas son abundantes (Smythe 1970, Heithaus 1981). No obstante, reducen la densidad y alteran la distribución de las semillas disponibles. Cuando la depredación no llega a extinguir los propágulos, los roedores pueden reducir la competencia entre plántulas (Reichman 1979).

Otros grupos de mamíferos. Varios otros grupos de mamíferos pueden dispersar las semillas de las plantas de los desiertos de Norteamérica. El hombre, y algunos representantes silvestres y domésticos de lagomorfos, perisodáctilos, artiodáctilos, y carnívoros tienen dietas amplias que incluyen frutos y semillas (Sowls 1971, Zervanos y Handley 1973, Berg y Chesness 1978, Andrus y Bogges 1978, Bock y Bock 1979, McAdoo y Young 1980, Janzen 1981a. 1981b. 1981c. Bissonette 1982). Estos animales pueden transportar las semillas en sus

canales digestivos y más tarde expulsarlas en sus excrementos, siempre y cuando no ocurra "depredación digestiva" (sensu Janzen 1981c). La sombra de semillas generada por estos animales no es homogénea (Janzen 1983), y puede resultar en una acumulación de semillas debido a la deposición simultánea de muchas de ellas en los excrementos (Janzen 1971, 1981a, 1981b, 1981c), o por el uso repetido de un mismo sitio de deyección (véase revisión de Janzen 1983). Otros mamíferos con dietas más especializadas, como los murciélagos frugívoros que habitan estos ambientes, también pueden contribuir a dispersar las semillas de los frutos que consumen (Dalquest 1953, van der Pijl 1972).

Interacción entre dispersores/depredadores. La disponibilidad de frutos y semillas puede limitar las poblaciones de granívoros y frugívoros en el desierto (Brown, Reichman y Davidson 1979). Sin embargo, la competencia entre las clases de animales puede ser minimizada por una variedad de interacciones que involucren las formas y tamaños de semillas y frutos (Pulliam y Brand 1975, Inouye, Byers y Brown 1980), la preferencia por ciertos arreglos de distribución y densidad de semillas (Brown y Davidson 1977, Reichamn 1979), y la actividad estacional y diaria de la depredación (Pulliam y Brand 1975, Davidson, Samson e Inouye 1985).

La interacción de un grupo de animales con los frutos y semillas de una planta puede modificar la presentación y las interacciones subsecuentes de sus propágulos. El consumo incompleto de frutos por parte de algunos animales (principalmente aves y roedores) permite el acceso de otros organismos (insectos, bacterias, etc.) a la pulpa y semillas, lo que puede reducir su probabilidad de interacción con mamíferos de mayor tamaño debido a cambios químicos y morfológicos del fruto (Janzen 1977). Las aves

y mamíferos pueden tirar al suelo gran cantidad de frutos que quedan a disposición de otros animales (Bonaccorso, Glanz y Sandford 1980, Estrada y Coates-Estrada 1984, M. González-Espinosa comun.pers.). Las semillas que sobreviven el paso dentro del tracto digestivo de los animales pueden sufrir depredación por los roedores e insectos cuando encuentran el excremento con el que estas son expulsados (Janzen 1982a, 1982b). Las semillas acumuladas en el disco de grava o sobre el depósito de desechos del hormiguero pueden ser depredadas por otros animales (Tappe 1941, O'Dowd y Hay 1980). La intensidad de la depredación postdispersión de las semillas por un grupo de animales puede reducir el valor de otro animal como dispersor (Janzen 1982a).

HISTORIA NATURAL DEL SISTEMA EN ESTUDIO

Descripción de las nopaleras

En el suroeste del Desierto Chihuahuense se encuentran las asociaciones vegetales conocidas como nopaleras (Miranda y Hernández-Xolocotzi 1963). Las nopaleras son formaciones vegetales dominadas por especies del género Opuntia. Las especies dominantes más abundantes son Opuntia streptacantha Lemaire en la parte sur del área de distribución, y Opuntia leucotricha De Candolle en la porción norte (Velázquez 1962). En estas comunidades Yucca decipiens puede formar un estrato de eminencias, mientras que a niveles inferiores se encuentran muchos arbustos micrófilos, como por ejemplo, especies de Mimosa, Acacia, Dalea, etc. (Rzedowski 1978). El estrato herbáceo lo dominan especies anuales y perennes de gramíneas, compuestas y leguminosas (Rodríguez-Zapata 1981, Rivas-Manzano 1984).

Los fenómenos meteorológicos más impredecibles en estas regiones son la frecuencia e intensidad de las heladas invernales, y la frecuencia y magnitud de la precipitación durante el verano. La variación media mensual de la temperatura en la región es un fenómeno regular, marcadamente estacional, con temperaturas más bajas en los meses de invierno y temperaturas más altas el resto del año (González-Espinosa 1982).

Fenología del aporte de frutos y semillas en la nopalera

Las plantas del género Opuntia fructifican de junio a noviembre de cada año (Rodríguez-Zapata 1981). Aunque se presenta un considerable traslapo, se puede distinguir una secuencia fenológica de fructificación para el género Opuntia como la siguiente: O. robusta, O. cochinera, O. streptacantha

O. leucotricha (Rodríguez-Zapata 1981). Los eventos fenológicos que dan lugar a la fructificación de Opuntia ocurren más temprano, y son relativamente independientes de las condiciones climáticas responsables de la producción de semillas por la mayoría de las otras especies de plantas perennes y anuales (González-Espinosa 1982). De esta manera, se pueden definir dos formas independientes de aporte de semillas en este hábitat: una por las especies de Opuntia, determinada en la primavera y la otra, en otoño, por las demás plantas de la comunidad y determinada por las lluvias del verano. Cualquiera de las cuatro posibles combinaciones de abundancia y escasez de semillas pueden ocurrir en un año dado (González-Espinosa 1982).

Los frutos y semillas de Opuntia

Los frutos y semillas de Opuntia spp. presentan diferencias específicas en su morfología, fenología y forma de presentación, características que pueden provocar respuestas diferentes por parte de los depredadores-dispersores. El fruto en el subgénero Opuntia es una baya de forma globosa en el que las aréolas conservan algunas espinas y abundantes glóquidas (Bravo-Hollis 1978). En las primeras etapas de su desarrollo el fruto presenta el mismo color de la planta, y al madurar su color varía, según la especie, desde el verde amarillo (O. leucotricha) o anaranjado, hasta el rojo (O. streptacantha) o púrpura (O. robusta), colores contrastantes con el fondo verde que presenta la planta. El fruto es no-climatérico y cuando sufre abscisión una vez maduro, se pudre con facilidad (Lakshminarayana y Estrella 1978). En general, en O. streptacantha y O. leucotricha los frutos son de menor tamaño y se presentan en mayor número por planta que en O. robusta (obs. pers.).

En las especies de Opuntia el crecimiento puede ser arbóreo (p. ej. O. streptacantha y O. leucotricha), si presenta un tronco bien definido, alcanzando hasta 5 m de altura; arbustivo (p. ej. O. robusta), si presenta el tronco más o menos definido, y de 1 a 2 m; y rastrero (p. ej. O. rastrera) cuando carece de tronco (Britton y Rose 1963). En los individuos más altos muchos de los frutos quedan fuera del alcance de la mayoría de los mamíferos presentes en la nopalera, y solo se hacen accesibles hasta su abscisión.

En el género Opuntia el funículo que rodea la semilla se endurece fuertemente (Britton y Rose 1963), su grosor puede variar entre especies y para diversas condiciones ambientales (Racine y Downhower 1974). Aunque el número de semillas en los frutos de las especies de Opuntia es muy variable (R. Mauricio com. pers.), las semillas de O. streptacantha y O. leucotricha se presentan en un número menor por fruto que en los frutos de O. robusta (Delgado 1985).

Las hormigas recolectoras

Los frutos maduros de Opuntia que caen y se dañan son pronto visitados y vaciados por las hormigas recolectoras del género Pogonomyrmex. Los frutos intactos no son atractivos para estas hormigas. Los vertebrados pueden hacerlos accesibles a las hormigas mediante el consumo incompleto de los frutos, o al defecar las semillas intactas. Los frutos no son atractivos para las hormigas del género Pogonomyrmex después de 5-6 días de que comienzan a pudrirse (González-Espinosa 1982).

La recolección de las semillas de Opuntia por las hormigas del género Pogonomyrmex se lleva a cabo en un radio de 10 a 12 m a partir de la entrada

al nido. Las hormigas llevan a los nidos algode pulpa adherida a las semillas. Las semillas permanecen en los hormigueros por un tiempo indeterminado. Se han observado las testas vacias y algunas semillas intactas sobre el disco de grava del hormiguero, pero no plántulas de Opuntia (González-Espinosa 1982). La acumulación de semillas en el disco de grava puede atraer la atención de otros granívoros.

Las colonias de Pogonomyrmex son capaces de forrajear eficientemente sobre una amplia gama de densidades del recurso para obtener una cosecha máxima durante los restringidos períodos de actividad de recolección (6-7 meses por año). Su capacidad de cambiar de forrajeo en grupo o columna a forrajeo individual, dependiendo de las condiciones de abundancia de semillas, puede incrementar su habilidad competitiva (González-Espinosa 1982).

Las aves

Las aves paserinas pueden consumir el funículo que rodea a las semillas de Opuntia y ocasionalmente romper la testa y digerir el contenido (Racine y Downhower 1974, Grant y Grant 1981, Millington y Grant 1983). Los cuervos consumen los frutos de Opuntia pero no destruyen las semillas. Es posible que estos animales dispersen las semillas, ya sea en sus deyecciones, o a través de sus regurgitaciones (Obs. pers.). En las nopaleras de San Luis Potosí y Zacatecas las aves granívoras generalmente remueven menos del 20% de las semillas disponibles sobre el suelo (González-Espinosa 1982).

Los roedores

En las nopaleras se encuentran roedores representantes de los heterómidos (Perognathus, Dipodomys y Liomys) y los cricétidos (Peromyscus, Reithrodontomys y Neotoma). Los roedores consumen las semillas y la pulpa

de la fruta de Opuntia (Spencer y Spencer 1941, Reynolds 1950, González-Espinosa 1982). Las especies de tamaño pequeño consumen los frutos donde caen. La mayoría de las semillas obtenidas se llevan a la guarida, pero algunas son consumidas in situ o son acarreadas cerca de la entrada del nido, donde se almacenan o consumen (Tappe 1941, Reynolds 1950, González-Espinosa 1982). Neotoma albigula y N. mexicana llevan los frutos a la entrada de sus madrigueras (González-Espinosa 1982). En estos roedores, el consumo diario de Opuntia, ya sea como pencas o frutos, se aproxima al 60% de su peso (Spencer y Spencer 1941). Las acumulaciones de semillas destruidas, con los embriones y el endospermo removidos, indican consumo por roedores (González-Espinosa 1982).

Otros mamíferos

La mayoría de los mamíferos presentes en las nopaleras (Apéndice 1) consumen los frutos de Opuntia, y en ocasiones pueden llegar a destruir las semillas (M. González-Espinosa, comun. pers.). Los animales domésticos como reses, caballos, burros, cabras y ovejas, y el hombre, se alimentan de los frutos y pencas de Opuntia. (Glendening 1952) Sin embargo, la dureza y la forma de la semilla, parecen impedir su destrucción. Se han observado plántulas de Opuntia en sus excrementos (M. González-Espinosa, comun.pers.) Los animales silvestres como liebres (Lepus spp.), conejos (Sylvilagus spp.), murciélagos, coyotes, zorras, zorrillos, tejones y mapaches presentan una dieta variada que incluye frutos de Opuntia (Cook 1942, Dalquest 1953, Fogden, Fogden y Peña 1978). Las semillas que se encuentran en sus excrementos parecen no presentar daño (Cook 1942, obs. pers.). La dieta principal del venado cola blanca la constituyen las hojas de arbustos, árboles y hierbas

(Fogden, Fogden y Peña 1978), y consume los frutos de Opuntia cuando están disponibles (M. González-Espinosa, comun. pers.). Las pencas y los frutos de Opuntia pueden constituir hasta un 50% de la dieta de los jabalíes (Sowls 1971, Zervanos y Handley 1973, Bissonette 1982). La estructura del aparato dental del jabalín permite romper la testa de las semillas de Opuntia, por lo que es probable que sus contenidos sean digeridos, (obs. pers.).

La calidad, forma y distribución que presentan los excrementos, y la duración de las semillas dentro del canal digestivo, son diferentes para cada grupo de mamíferos mencionados (Sowls 1971, Janzen 1982c). Estas diferencias pueden afectar la probabilidad de depredación postdispersión de las semillas de Opuntia en los excrementos.

OBJETIVOS

1. Definir los grupos de animales potencialmente dispersores de las semillas de Opuntia spp. en las nopaleras del centro de México.
2. Determinar las diferencias entre los animales como dispersores y depredadores de frutos y semillas de Opuntia spp.
3. Determinar las diferencias entre las relaciones de depredación/dispersión de los animales con dos especies de Opuntia; O. streptacantha y O. robusta.
4. Determinar la variación de la relación de depredación/dispersión de frutos y semillas de Opuntia spp. en función de la variación estacional y espacial de la disponibilidad de recursos.
5. Interpretar el efecto potencial de los animales como factores de selección de la fenología reproductiva y de los atributos de presentación de frutos y semillas de Opuntia spp.

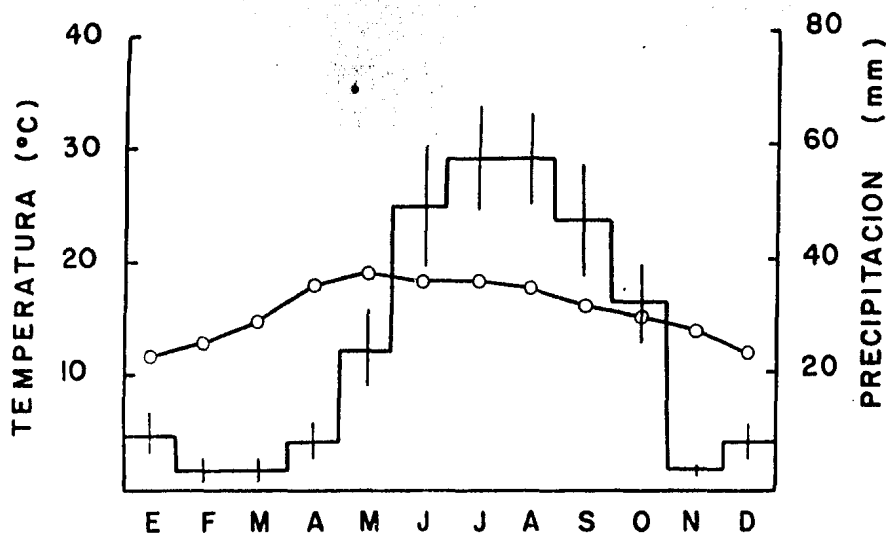
MATERIALES Y METODOS

Descripción del área de estudio

Se seleccionaron tres sitios ubicados en el Rancho El Palmar, Villa de Arriaga, San Luis Potosí, (21° 55' latitud norte y 101° 12' longitud oeste) que representan las condiciones de las nopaleras en la parte más sureña de su distribución. En este lugar se han desarrollado varios trabajos sobre ecología de Opuntia y sucesión de agostaderos degradados (Santana-Sepúlveda 1981, Rodríguez-Zapata 1981, González-Espinosa 1982, García-Sánchez 1984, Orea-Rosas, en prep., Vázquez-Hernández, en prep.). El terreno tiene una altitud entre los 1800 y los 2200 m. Los suelos son aluviales, derivados de rocas volcánicas, de color rojizo y textura arenosa (Carta Edafológica CETENAL F-14-C13). Según la clasificación de Köppen, modificada por García (1973), el clima en la localidad es del tipo BS_oKw(e)g, semiárido con lluvias de verano, temperatura media anual de 16.1°C y 250-350 mm de precipitación total anual (Fig. 1). Las especies vegetales dominantes de los estratos más altos son O. streptacantha (arbórea) y O. robusta (arbustiva). Otras especies frecuentes del estrato arbóreo son Yucca decipiens y Acacia schaffneri. En el estrato arbustivo destacan Dalea bicolor, Mimosa biuncifera, Bouvardia ternifolia, Agave salmiana spp., crassispina y Trixis angustifolia. En el estrato herbáceo dominan las gramíneas como Bouteloua gracilis, Leptochloa dubia, Bouteloua simplex, y Microchloa kunthii. Otras especies abundantes en este estrato son Bahia schaffneri, Crotalaria pumila y Jatropha spathulata. Una descripción completa de la vegetación y flora del área se encuentra en los trabajos de Rodríguez-Zapata (1981) y Rivas-Manzano (1984).

La vegetación está sometida al pastoreo por bovinos y equinos, y los

FIGURA 1. Marcha anual de la temperatura media y la precipitación en la estación meteorológica de Villa de Arriaga, San Luis Potosí. Para la precipitación se muestran promedios mensuales \pm un error estándar, con base en registros de 20 años. Información base obtenida del Servicio Meteorológico Nacional, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, México, D. F.



pobladores del lugar obtienen diversos esquilmos. Varias especies de roedores y lagomorfos (Apéndice 2; González-Espinosa 1982); y representantes de varios grupos de aves (Apéndice 3; E. Mellink comun. pers), y reptiles (p.ej. Sceloporus spp., Crotalus spp.) habitan la nopalera. En las áreas menos perturbadas aún se encuentran lince, coyote, zorra, mapache, tejón y zorrillo. El trabajo de campo requerido para el estudio se realizó de mayo a noviembre de 1984.

Sitio 1. Potrero Tortugas. Comprende una nopalera densa (1182 ind/ha; las estimaciones de densidad fueron obtenidas con el método de cuadrantes centrados en un punto como lo describe Cox 1980), en la que Opuntia streptacantha (82 %), O. robusta (15 %) y Opuntia spp. (3 %) constituyen las especies de nopal más abundantes. Este sitio se mantiene aislado de la perturbación que provoca el pastoreo desde el año de 1980 (González-Espinosa 1982). La cubierta vegetal, en el área protegida, es mayor, y algunas especies herbáceas se presentan en densidades y proporciones significativamente diferentes a aquellas de los lugares aledaños bajo pastoreo (Rivas-Manzano 1984). El terreno presenta un ligero desnivel de exposición este con una pendiente menor al 10 %. Es importante mencionar que en esta nopalera, y por causas desconocidas, no se presentaron frutos en ninguna especie de Opuntia durante todo el período de estudio.

Sitio 2. Potrero Las Lagunas. En este sitio O. streptacantha (57 %) y O. robusta (23 %), junto con otras especies de Opuntia (O. rastrera 18 % y O. leucotricha (1 %) componen una nopalera abierta (276 ind/ha). La cubierta vegetal está expuesta a intenso pastoreo, y las plantas herbáceas se concentran debajo de las especies espinosas de mayor tamaño. El lugar está

en un nivel inferior sobre la misma ladera del sitio 1, y tiene una pendiente mayor. El terreno se encuentra erosionado y presenta extensas áreas con suelo y roca desnuda. Esta nopalera incluyó algunos de los pocos individuos de Opuntia que fructificaron durante el año en el área de estudio.

Sitio 3. Potrero San Ramón. Dentro de este potrero grupos de O. robusta (68%) e individuos aislados de O. streptacantha (32%) forman una nopalera muy abierta (209 ind/ha). La vegetación está sometida a un pastoreo moderado que afecta principalmente a las herbáceas que cubren parte del terreno. El sitio no presenta un desnivel apreciable. En este lugar se observaron algunos pocos individuos de Opuntia con frutos.

Remoción de frutos sobre y bajo la planta

Esta evaluación sólo se realizó en el sitio 2. En la primera semana de junio, antes de la maduración de los frutos de cualquier especie de Opuntia, se marcaron 30 individuos de O. streptacantha y 36 de O. robusta. Para ello se eligió sucesivamente el individuo más cercano de la misma especie con frutos. En cada día de evaluación se contó, por individuo marcado, el número de frutos intactos y parcialmente consumidos sobre las plantas, el número de frutos maduros, y el número de frutos bajo la planta en un radio de 1 m alrededor de su tronco.

Acarreo y expulsión de semillas en los hormigueros

La única especie de hormiga que se ha observado colectando semillas de Opuntia en el área de estudio es Pogonomyrmex barbatus (González-Espinosa 1982). En el mes de junio se localizaron dentro del sitio 2 todos los hormigueros de P. barbatus en una hectárea, y se eligieron al azar 8 nidos.

En julio el número de hormigueros evaluados se redujo a 5. El abandono de un nido en el mes de septiembre limitó la evaluación a sólo 4 hormigueros en los siguientes meses. En cada hormiguero seleccionado se despojó a las hormigas que entraban y salían de los objetos que cargaban en las mandíbulas, excepto grava y espinas, durante 15 min, dos veces al día, en los períodos de actividad de recolección matutina y vespertina. La recolección se obtuvo durante cinco días cada mes, de junio a noviembre. El número diario de muestreos dependió del horario de actividad de las hormigas. El tiempo de muestreo se distribuyó semanalmente, de tal manera que permitió cubrir, para cada hormiguero, el período diario de actividad. El material colectado fue llevado al laboratorio para su identificación.

Tiempo de estancia y expulsión de las semillas de Opuntia en el hormiguero.

En el mes de julio, en el sitio 2, se escogieron al azar 9 hormigueros de P. barbatus, diferentes a los de la evaluación anterior. En los dos nopales más cercanos se expusieron, en cada uno, 20 semillas de Opuntia coloreadas con pintura vegetal azul (McCormick). Como se observó en ensayos preliminares, la pintura no parece afectar la elección de las semillas por las hormigas. Las semillas se colocaron dentro de un cubo de malla de alambre (0.63 mm de grueso) de 5 cm de lado para evitar la remoción de las semillas por otros aniamles. A partir de este día se registró el número de semillas coloreadas removidas de cada caja, y el número de aquellas depositadas en el área periférica de desechos o el círculo de grava de los hormigueros.

Captura de roedores

En cada sitio de estudio se colocaron durante tres noches consecutivas por mes (véase Análisis de las capturas de los roedores), trampas plegables de aluminio Sherman (23 x 9 x 7.5 cm), con cebo de avena, en los siguientes

micrositios elegidos al azar:

1. Sobre individuos de O. streptacantha; en las pencas exteriores de cada planta a una altura de 1.5 - 2.0 m sobre el suelo.
2. Sobre individuos de O. robusta; en las pencas más altas de cada planta.
3. Bajo individuos de O. streptacantha; en un radio de 0.5 m alrededor del tronco.
4. Bajo individuos de O. robusta; en un radio de 0.5 m alrededor de cada planta.
5. En la periferia del círculo de grava de hormigueros de P. barbatus.
6. Parcialmente encima de excrementos de bovinos. Cada excremento con un volumen de 0.5 litros y 300 semillas de Opuntia spp. mezcladas. El excremento y las semillas de Opuntia (O. robusta y O. streptacantha) utilizadas se obtuvieron de manera similar a la descrita en el apartado Remoción de semillas en excrementos.

Debido a la falta de frutos, en el sitio 1, sólo se colocaron trampas en las últimas dos posiciones.

Se registró mensualmente, de julio a noviembre, la especie de cada individuo capturado y se marcó mediante la eliminación selectiva de falanges, para su identificación en caso de recaptura. Los abazones de los roedores heterómidos se revisaron en busca de semillas.

Análisis de las capturas de los roedores

El número de trampas para cada micrositio, sitio y mes no pudo mantenerse constante. Estos números pueden consultarse en el Apéndice 4. El número

de roedores en cada micrositio por mes se estimó con base a 45 trampas/micrositio/sitio/mes (método de proporción directa, Kolman y Shapiro 1980), ya que fue el número más frecuentemente utilizado. Para ello se sumaron los roedores de cada especie que fueron capturados en cada micrositio en cualquiera de las tres noches consecutivas de observación de cada mes. Los individuos que fueron capturados más de una noche en un mismo micrositio en cada mes sólo se consideraron una vez; si se capturaban en diferentes micrositios se les consideraba también para estos.

El número mínimo total de roedores presentes por ha se estimó con base a 270 trampas/sitio/mes (método de proporción directa, Kolman y Shapiro 1980) en los sitios 2 y 3. Para ello se sumaron todos los individuos diferentes capturados durante cualquiera de las tres noches consecutivas de cada mes. Para los datos del sitio 1 se aplicó la regresión $Y = 1.68X + 17.36$ ($N = 9$, $r = 0.887$, $P < .002$, Zar 1974) obtenida para la relación del número estimado de roedores diferentes capturados en hormiguero y excremento en cada mes contra el número total estimado de roedores diferentes en cada mes en los sitios 2 y 3.

Las semillas en los almacenes de los hormigueros y madrigueras

Se obtuvo una muestra de las semillas sobre el círculo de grava y en los almacenes de los hormigueros de P. barbatus. En un hormiguero en mayo, y dos hormigueros en julio, se levantó la capa de grava sobre el hormiguero y se depositó en bolsas de plástico. Posteriormente se tomó el 12.5% del peso total de cada muestra, y se cernió en tamices de 0.25 y 1 mm. Los grupos que no pasaron los tamices se revisaron en un microscopio estereoscópico en busca de semillas. Una vez eliminada la grava se escarbó

el nido. Aproximadamente a 20 cm, de la entrada se realizó un pozo de 50 cm. de profundidad, procurando mantener el frente hacia la entrada del hormiguero con el mínimo de daño. De esta manera, se expusieron varias cámaras hasta que se encontraron los almacenes, de donde se extrajeron todas las semillas. De estas semillas se tomó al azar un gramo, para la identificación de las especies.

De manera similar, en junio, se abrió una madriguera de Neotoma albigula y otra de un roedor pequeño, de las que se tomó una muestra del piso en algunas cámaras. Este suelo se tamizó y se revisó en busca de semillas.

Sobrevivencia y duración del paso de las semillas a través del canal digestivo de los animales.

Humanos. En la mañana del 23 de julio dos personas más y yo ingerimos 12 frutos de O. robusta cada uno. La parte comestible (pulpa y semillas), sin la cáscara, de cada fruto se ingirió de un solo bocado. Ninguno de nosotros probó frutos de Opuntia spp. durante treinta días antes del día del consumo, ni en los tres días que siguieron a esta actividad. Los excrementos que cada uno arrojó en el período comprendido entre el día anterior al consumo de los frutos y el tercer día después de ello fueron colectados en bolsas de plástico y llevados al laboratorio para su examen. Las heces se pasaron sobre una coladera para separar las semillas y se estimó su número mediante un frasquito cuya capacidad para contener semillas se conocía (348 ± 10 semillas, $n = 20$) y mediante conteo directo.

Bovinos. El 29 de julio dos vacas gestantes y un toro de un establo de la ciudad de Salinas, S. L. P. se introdujeron en un corral. Estos animales tenían cuando menos seis meses sin consumir frutos de Opuntia spp. En la

mañana del 31 del mismo mes se proporcionó con la mano a cada uno de los bovinos 25 frutos maduros de O. robusta que ingirieron enteros y de un solo bocado, masticándolos y tragándolos rápidamente. Durante los días de observación los animales fueron alimentados con alfalfa y rastrojo de maíz. Diariamente a partir del día 30 de julio y hasta el 5 de agosto se removieron los excrementos de estos animales. El volumen de cada deyección se midió con una cubeta de plástico graduada (\pm 175 ml) con capacidad para 2000 ml y se tomó una muestra de 170 ml. Las muestras se secaron dentro del invernadero del CREZAS-CP, y una vez secas se examinaron para buscar las semillas. El número total de semillas por excremento se estimó mediante una proporción directa.

El 29 de agosto el mismo toro y dos terneras fueron introducidas al corral utilizando en el ensayo anterior. Las terneras no habían consumido frutos de Opuntia spp. desde el año anterior. El 31 de agosto se proporcionó a cada animal 25 frutos de O. streptacantha, los cuales consumieron enteros y de un solo bocado. Durante el período de estudio los animales fueron provistos de alfalfa y rastrojo de maíz. De manera similar al ensayo anterior, los excrementos que los animales arrojaron en el período comprendido entre el 30 de agosto y el 5 de septiembre se removieron y se midieron. De cada excremento se tomó una muestra de 170 ml que se secó en el invernadero y se evaluó el número de semillas.

Equinos. El 2 de agosto se introdujeron dos caballos adultos en un corral en la población de El Alegre, S.L.P. Estos animales tenían aproximadamente 30 días sin consumir frutos de Opuntia spp. el 4 de agosto se les proporcionó 10 frutos de O. robusta a cada uno. que ingirieron enteros y de un solo bocado. Durante el período de observación los animales

fueron alimentados únicamente con rastrojo de maíz. Los excrementos que los caballos arrojaron entre el día anterior al consumo de los frutos y cuatro días después de ello, se removieron y se midieron con la cubeta descrita en el apartado anterior. De cada excremento se tomó una muestra de 170 ml. la cual se llevó al invernadero para secarla y una vez seca se contó el número de semillas que contenía. El número total de semillas por excremento se estimó mediante proporción directa.

El 1 de septiembre se proporcionaron 10 frutos maduros de O. streptacantha a dos yeguas adultas que tenían cuando menos 6 meses sin consumir frutos de Opuntia spp. Estos animales permanecieron dentro de un corral en el municipio de Mexquitic, S.L.P., desde el 30 de agosto hasta el 4 de septiembre donde se les proporcionó rastrojo de maíz, alfalfa y pasto recién cortado. Diariamente desde el día anterior al consumo de los frutos y hasta 4 días después de ello, los excrementos fueron removidos, mezclados y se midió su volumen total. De la mezcla se tomó una muestra de 340 ml que se secó y se evaluó .

Jabalines. El 30 de julio se limpió la jaula donde se encontraban una pareja de jabalines adultos que no habían consumido frutos de Opuntia spp. durante el mes anterior. El 2 de agosto los jabalines, un macho y una hembra, ingirieron de un solo bocado 9 y 8 frutos maduros y enteros de O. robusta respectivamente. Durante el período de estudio los jabalines fueron alimentados con hierbas, pencas de nopal y alfalfa. Cada día, en el período comprendido entre el día anterior al consumo de los frutos y cinco días después de ello, se removieron las heces con una espátula, se depositaron en una bolsa de plástico y se llevaron al invernadero donde se secaron y se

pesaron. De los excrementos de cada día se tomó una muestra de 50 g de la que se contó el número de semillas que contenía. El número total de semillas por cada día se calculó mediante proporción directa.

De manera similar, el 2 de septiembre estos mismos jabalines consumieron (el macho 15 frutos, la hembra 10 frutos) frutos maduros y enteros de O. streptacantha. Los excrementos que los jabalines arrojaron entre el día anterior al consumo y 5 días después se recogieron, se secaron y se tomó una muestra de 50 g en cada día para estimar el número de semillas expulsadas.

Venado. El 4 de agosto se ofrecieron frutos maduros de O. robusta a dos venados hembra (6 a una de ellas y 3 a otra). Ellas consumieron los frutos enteros y de un solo bocado. Durante el período de estudio se proporcionó a las venadas hierbas, pasto y concentrados. Diariamente, entre el día anterior al consumo y 4 días después de ello, los excrementos de las venadas fueron reunidos y mezclados, se midió el volumen total con la cubeta descrita para los bovinos y se tomó una muestra de 340 ml. Estas muestras se secaron y se contó el número de semillas que contenían. El número de semillas expulsadas diariamente se estimó mediante proporción directa.

Chivos. El 30 de agosto se introdujeron tres chivos (dos hembras y un macho) en un corral de un establo de la ciudad de Salinas, S.L.P. Durante el período de estudio los animales fueron alimentados con hierbas, rastrojo de maíz y alfalfa. Ninguno de los tres animales habían probado frutos de Opuntia spp. desde el año anterior. Dos días después los chivos ingirieron de un solo bocado 5 frutos maduros de O. streptacantha cada uno. Los excrementos que estos animales arrojaron entre el día anterior al consumo y

5 días después de ello se removieron. Cada día, los excrementos se reunieron, se mezclaron, se midió su volumen total con la cubeta descrita para los bovinos y se tomó una muestra de 340 ml. Las muestras se secaron, se contó el número de semillas que contenían y se estimó el número total expulsado diariamente mediante proporción directa.

Carnívoros. El 14 de octubre se proporcionaron frutos maduros y enteros de O. streptacantha a un coyote macho (5 frutos) y a una pareja de mapaches (3 frutos a cada animal) que tenían cuando menos un año en cautiverio en el parque zoológico "Benito Juárez" de la ciudad de Morelia, Mich. El coyote y los mapaches aplastaron los frutos con sus patas e ingirieron la pulpa y las semillas dejando la cáscara sobre el suelo. Durante el período de estudio se proporcionó a los animales su dieta normal que consistía de carne de caballo y alimentos concentrados. Los excrementos que estos animales arrojaron entre el 14 y el 17 de octubre se colectaron y se pasaron por una coladera para separar las semillas, las cuales se contaron directamente.

Aves. El 14 de octubre se colocaron frutos maduros de O. streptacantha en las jaulas de aves del parque zoológico "Benito Juárez" de la ciudad de Morelia, Mich. de la siguiente manera: 15 (8 frutos con cáscara y 7 frutos sin ella) en la jaula de las aves granívoras (Carpodacus mexicanus, Passerculus sandwichensis, Ammodramus savannarum, Cardinalis cardinalis y otras especies de paserinas no identificadas; y una paloma Columbina, inca), 15 frutos enteros en la jaula de las urracas (Aphelocoma ultramarina), y 15 frutos enteros en la jaula de los cuervos (Corvus cryptoleucus). El mismo día, en la jaula de las aves granívoras y en la de las urracas se observó durante períodos de 30 min en la mañana y en la tarde la interacción de las

aves con los frutos y se colectaron los excrementos que arrojaron durante estos intervalos. Al día siguiente se observaron los frutos para conocer la intensidad de remoción de pulpa y semillas. El día 15 se colectaron de la jaula de los cuervos los excrementos que contenían semillas.

El 4 de septiembre se colocaron dos frutos enteros de O. streptacantha en una jaula que contenía un pitacoche (Toxostoma curvirostre). Durante tres días se colectaron los excrementos que este animal arrojó con semillas.

Sobrevivencia de las semillas. De las semillas de O. robusta extraídas de los excrementos de humano, jabalín, bovino, y equino; y de las de O. streptacantha extraídas de las heces de bovino, jabalín, aves granívoras, cuervos, y mapaches se tomaron 20 semillas de cada grupo para realizar un ensayo de viabilidad. Las semillas se colocaron en agua destilada durante 24 h, se cortaron por la mitad, y las semillas divididas se colocaron en cajas petri que contenían una solución de cloruro de 2, 3, 5 trifeniltetrazolio al 1%. Después de 3 h en una estufa a 24°C se revisaron bajo el microscopio para observar su respuesta al reactivo.

Algunas de las semillas extraídas de los excrementos de los animales estudiados se sometieron a un ensayo de germinación. Se eligieron al azar semillas de O. robusta que se obtuvieron de excrementos de humano (100), bovino (100), equino (100), jabalín (100) y venado (41); y semillas de O. streptacantha obtenidas de los excrementos de bovino (100), equino (50), jabalín (100), chivo (100), mapache (100), coyote (100), aves granívoras (44) y cuervos (70). Se eligieron al azar además 100 semillas obtenidas de 12 frutos maduros de O. robusta y 100 semillas obtenidas de 20 frutos maduros de O. streptacantha. Las semillas se separaron de la pulpa y fueron

puestas a secar; posteriormente se pusieron a germinar junto con aquellas extraídas de los excrementos.

Las semillas se depositaron en vasos de plástico (20 semillas/vaso) que contenían vermiculita y se regaron según lo requirieron para permanecer húmedas. Los vasos se mantuvieron al aire libre en la ciudad de México. Las semillas de O. robusta se pusieron a germinar el 2 de septiembre. Las de O. streptacantha se pusieron en dos grupos, aquellas extraídas de los excrementos de bovinos, equinos, jabalínes y chivos, y las de los frutos se colocaron en los vasos el 16 de septiembre; aquellas extraídas de los excrementos de cuervos, aves granívoras, coyotes y mapaches se introdujeron en los vasos el 9 de noviembre.

Estimación del número de semillas ingeridas. El número de semillas que ingirió cada animal se estimó mediante la aplicación de una regresión lineal calculada para la relación del número de semillas contra el peso fresco del fruto maduro en cada especie de Opuntia. La regresión se calculó por el método de mínimos cuadrados y las ecuaciones son las siguientes: O. robusta $Y = 8.9 X - 170.1$, ($r = .93$, $N = 12$, $P < .001$, Zar 1974); O. streptacantha (S.L.P.), consumida por los bovinos, caballos, jabalínes y chivos, $Y = 2.75 X - 6.1$ ($r = .84$, $N = 20$, $P < .001$, Zar 1974) O. streptacantha (Gto.), consumida por las aves, el coyote y los mapaches, $Y = 2.68 X - 82.5$, ($r = .75$, $N = 20$, $P < .001$, Zar 1974).

Remoción de semillas sobre los hormigueros

En el mes de agosto, en el sitio 1, se eligieron 20 hormigueros de p. barbatus. Al atardecer del 27 se colocaron 20 semillas coloreadas con pintura vegetal azul sobre el depósito de desechos de cada nido. En 5

de estos hormigueros las semillas fueron cubiertas por una caja de alambre (0.61 mm grueso) de 5 cm de lado. En la mañana siguiente se contaron las semillas pintadas que permanecieron sobre el depósito.

Remoción de las semillas en excrementos

En el mes de septiembre, en el sitio 1 y en el sitio 3, se expusieron a la depredación semillas de Opuntia en excrementos de bovino de 0.5 litros. Los excrementos fueron colectados del establo de ordeña de la Escuela de Agricultura de la Universidad de San Luis Potosí. La dieta de los animales durante los días de la colecta del excremento comprendía rastrojo de maíz, leguminosas y concentrados. Los excrementos frescos fueron removidos con una pala procurando evitar la contaminación con suelo, depositados en cubetas con bolsas de plástico hasta el momento de su exposición, aproximadamente tres horas más tarde. Ninguno de los excrementos colectados incluyó semillas de Opuntia spp. antes del ensayo. En cada sitio los excrementos se distribuyeron en los vértices de una red imaginaria de 60 x 135 m, con una distancia entre ellos de 15 m. Los vértices se marcaron con banderas rojas y se señalaron con pintura las plantas más cercanas al punto.

Las semillas utilizadas se extrajeron de frutos maduros de O.streptacantha colectados de diversas plantas. La pulpa y semillas se separaron de la cáscara. La porción comestible se introdujo en una licuadora doméstica dentro de la cual se separó la pulpa de las semillas. Durante la separación, las testas de algunas semillas (< 5%) fueron dañadas; sin embargo, la mayoría de las testas presentaron un aspecto normal. Las semillas sin la pulpa se secaron al sol y una vez secas se depositaron en bolsas de plástico hasta su utilización. Las semillas se añadieron al excremento en las siguientes cantidades: 0, 25, 175, 350 y 700 semillas, 10 repeticiones por

tratamiento por sitio. Las semillas se mezclaron con el excremento hasta que se incorporaban de forma homogénea. Cada una de las 50 heces de cada sitio se colocó al azar dentro de los retículos. Los excrementos se revisaron después de 12 días y se registró el número de semillas que permanecieron en ellos.

Remoción de semillas sobre el suelo

En el mes de septiembre, y mediante el uso de los retículos imaginarios mencionados en la sección anterior, se ubicaron 10 vértices en cada sitio, con una distancia entre ellos de 30 m. Sobre cada vértice se orientó un bastidor cuadrado de 1 m por lado, en el que se localizaron mediante cuerdas 20 puntos escogidos al azar. En cada punto se colocó una semilla de Opuntia junto con un palillo de dientes para marcarla, y se identificó el tipo de sustrato (suelo desnudo, mantillo, y vegetación) en que se depositó. De esta manera se colocaron 200 semillas en cada sitio. Después de 10 días se reubicaron, en cada sitio, los puntos, se buscaron las semillas y se identificó el sustrato. Esta evaluación se repitió 47 días más tarde.

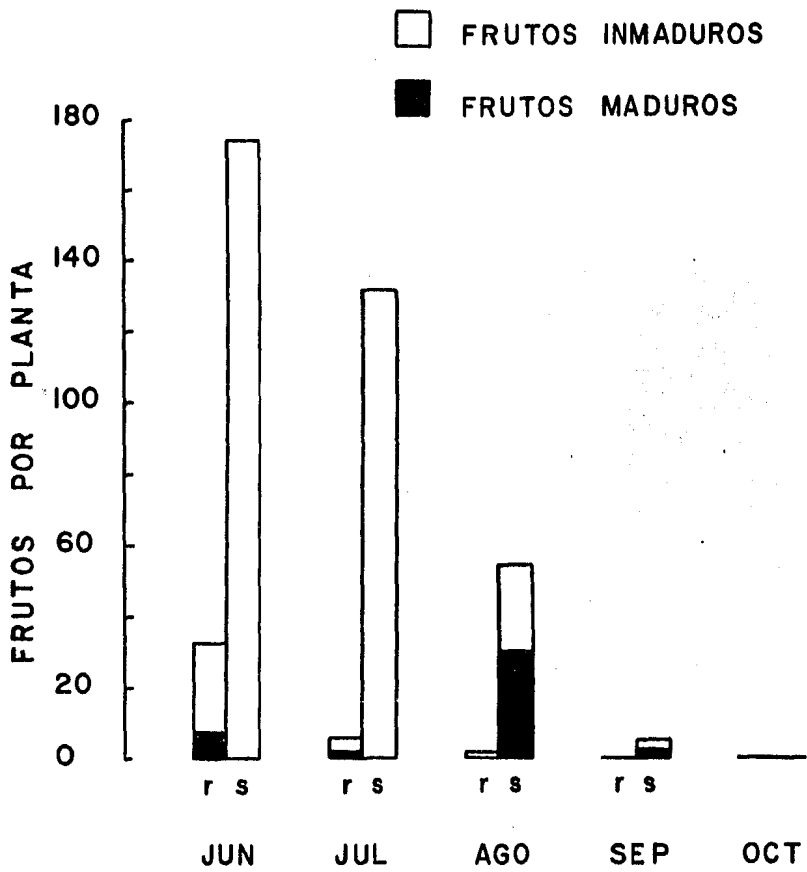
RESULTADOS

La presentación y consumo de los frutos de *Opuntia* spp.

Las plantas de *Opuntia* presentaron frutos de mayo a octubre (Fig. 2). La maduración de los frutos de *O. robusta* fue gradual dentro de la población, y relativamente simultánea dentro de un mismo individuo. El mayor número de frutos maduros de esta especie se presentó al final de junio (Cuadro 1). Los frutos de *O. streptacantha* comenzaron a madurar en julio y mostraron un máximo en la mitad de agosto (Cuadro 1). Los frutos intactos y aquellos parcialmente dañados de ambas especies aparecieron sobre el suelo a partir de junio. Durante toda la temporada estos fueron escasos bajo las plantas de *O. robusta* (Cuadro 1). Debajo de *O. streptacantha* los frutos sobre el suelo se observaron hasta septiembre, presentándose la mayor cantidad en agosto (Cuadro 1).

El consumo de los frutos sobre la penca comenzó a principios de junio (Cuadro 1). La mayor intensidad de consumo se observó poco antes de los máximos de maduración de los frutos en las dos especies de *Opuntia*. En *O. robusta* se incrementó rápidamente hasta alcanzar un pico en la mitad de junio y entonces disminuyó lentamente (Cuadro 1). De manera similar, en *O. streptacantha* el consumo se mantuvo bajo hasta fines de junio y entonces aumentó para alcanzar un máximo al final de julio; posteriormente se redujo hasta que se terminaron los frutos a principios de octubre (Cuadro 1). La proporción del total de frutos observados de *O. robusta* que presentó señales de consumo fue mayor que la de *O. streptacantha* ($\chi^2_1 = 243.7$, $P \ll .001$, Siegel 1956).

FIGURA 2. Número promedio de frutos maduros e inmaduros por individuo de O. robusta (r, N = 36) y O. streptacantha (s, N = 30) en el sitio 2 durante el período de disponibilidad en 1984.



Cuadro 1. Aporte y consumo de frutos de Opuntia robusta y O. streptacantha durante el periodo de disponibilidad en 1984 (media \pm una desviación estándar). Sitio 2.

Fecha	Frutos maduros en cada individuo	Frutos bajo cada individuo	Frutos consumidos sobre cada individuo			
			Roedores	Aves	Otros	Total
<u>O. robusta</u>						
5 junio	1.3 \pm 7.6	0.0	1.9 \pm 6.3	0.05 \pm 0.3	0.08 \pm 0.3	2.0 \pm 6.4
18 junio	7.5 \pm 18.2	0.4 \pm 1.2	4.0 \pm 11.7	0.3 \pm 1.1	0.1 \pm 0.8	5.2 \pm 12.3
20 junio	7.2 \pm 17.4	0.3 \pm 0.9	4.6 \pm 11.3	0.5 \pm 1.2	0.1 \pm 0.8	5.2 \pm 12.3
22 junio	9.1 \pm 23.9	0.2 \pm 0.6	4.0 \pm 8.5	0.5 \pm 1.5	0.0	4.5 \pm 9.8
23 julio	2.1 \pm 4.0	0.5 \pm 1.6	2.3 \pm 5.2	0.1 \pm 0.4	0.0	2.3 \pm 5.2
26 julio	1.6 \pm 2.9	0.1 \pm 0.4	1.6 \pm 0.3	0.4 \pm 0.7	0.0	1.9 \pm 3.2
25 agosto	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<u>O. streptacantha</u>						
5 junio	0.0	0.0	0.4 \pm 2.0	0.0	0.0	0.4 \pm 2.0
19 junio	0.0	0.5 \pm 1.0	0.1 \pm 0.3	0.0	0.5 \pm 1.3	0.6 \pm 1.4
21 junio	0.0	0.3 \pm 0.8	0.2 \pm 0.7	0.0	0.0	0.2 \pm 0.3
23 junio	0.0	0.6 \pm 1.5	0.2 \pm 0.7	0.0	0.6 \pm 1.4	0.8 \pm 1.6
24 julio	0.0	2.8 \pm 7.5	7.4 \pm 10.8	0.6 \pm 1.2	0.0	8.0 \pm 12.0
26 julio	0.0	6.5 \pm 12.7	8.2 \pm 10.5	0.6 \pm 1.3	0.0	8.9 \pm 11.7
25 agosto	34.1 \pm 56.4	9.3 \pm 14.0	4.3 \pm 7.0	0.8 \pm 1.2	0.0	5.1 \pm 7.7
30 agosto	24.1 \pm 43.4	4.4 \pm 8.4	2.7 \pm 4.0	1.1 \pm 2.0	0.0	3.8 \pm 5.3
23 septiembre	1.2 \pm 2.5	0.4 \pm 1.4	1.5 \pm 3.2	0.6 \pm 0.3	0.0	1.6 \pm 3.2
28 octubre	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Los roedores trepadores (Neotoma goldmani y N. albigula) fueron los principales consumidores de frutos sobre las plantas (Cuadro 1). Los frutos con evidencia de consumo por roedor constituyeron el 80-95% de los que se observaron con daño en O. robusta, y el 70-90% de los de O. streptacantha (Cuadro 1). Estos animales frecuentemente depredaron las tunas poco antes de su maduración. En esta etapa los frutos comienzan a "rayarse" con el color púrpura o rojo oscuro que presentan al madurar y la consistencia y color de la pulpa, y el tamaño y forma de las semillas, que contienen, no son aparentemente diferentes de los que se pueden observar en frutos completamente maduros.

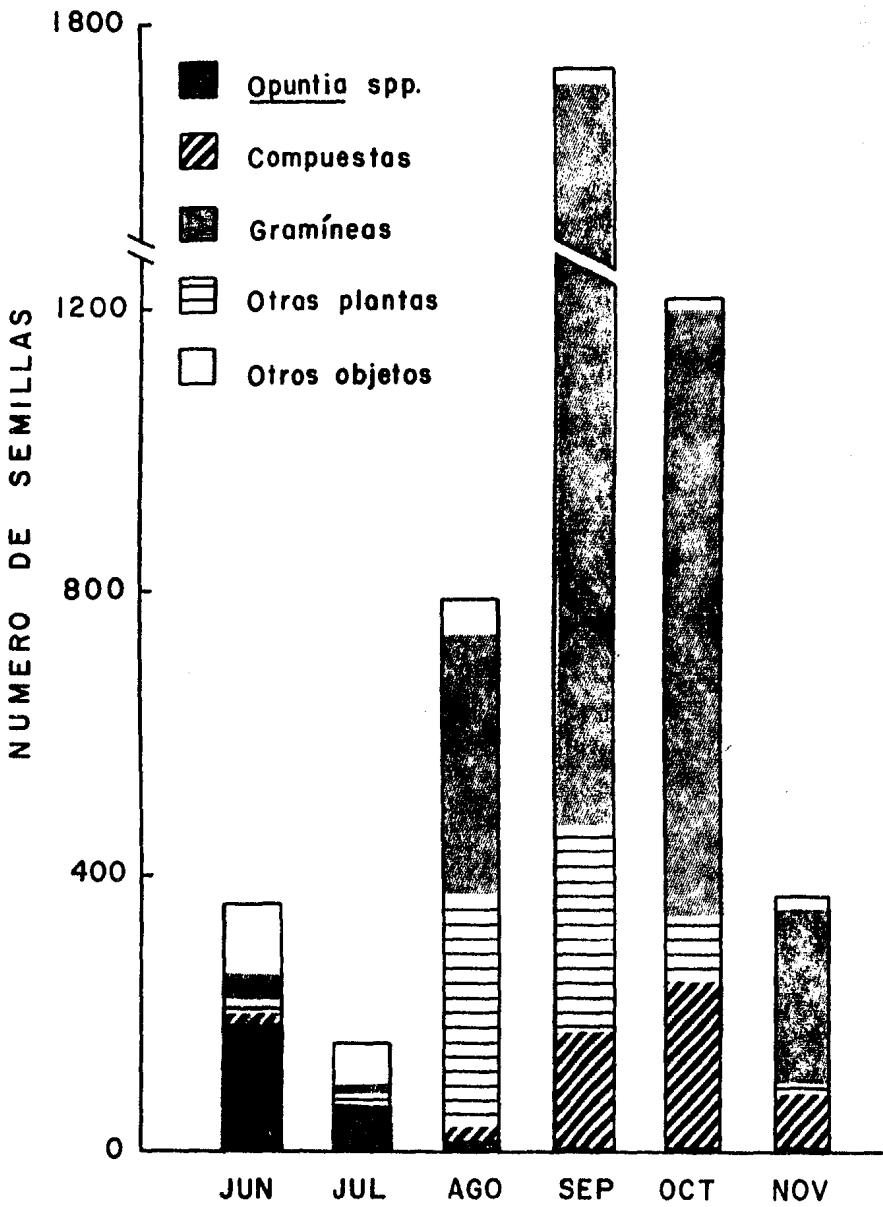
Las aves también visitaron las plantas de Opuntia en busca de alimento. Los frutos maduros con agujeros redondos en la cáscara y sin parte de la pulpa y las semillas formaron el 5-20% de los que se registraron con daño en O. robusta y el 10-30% de los de O. streptacantha (Cuadro 1). Las cáscaras y los frutos parcialmente consumidos sufrieron pronto abscisión y cayeron al suelo. Se observó un consumo proporcionalmente mayor en O. robusta por aves ($\chi^2_1 = 28.0$, $P < .001$, Siegel 1956) y roedores ($\chi^2_1 = 295.0$, $P < .001$, Siegel 1956) que en O. streptacantha.

Las evidencias de consumo por otros mamíferos fueron escasas (Cuadro 1). Estos animales pueden arrancar el fruto entero y de esta manera no dejar señal de su actividad.

Consumo de semillas por Pogonomyrmex barbatus

Semillas recolectadas. La variación estacional en la cantidad de semillas y otros alimentos recolectados por P. barbatus en el sitio 2 se muestra en la Fig. 3 y en el Apéndice 5. La intensidad de acarreo de

FIGURA 3. Número promedio de semillas y otros objetos acarreados por día por colonia de Pogonomyrmex barbatus en el sitio 2 durante el período de estudio.



alimentos a los nidos fue baja en la mayor parte del verano. En julio la reproducción de las colonias de P. barbatus redujo aún más la cantidad recolectada. El aumento en el número de objetos acarreados en agosto coincidió con un cambio en la dieta de estas hormigas (véase abajo). En septiembre la actividad de acarreo se incrementó marcadamente hasta alcanzar su máximo, disminuyó ligeramente en octubre, y se redujo considerablemente con la ocurrencia de bajas temperaturas en noviembre.

Las semillas de Opuntia spp. y los fragmentos de testa de semillas depredadas de estas plantas constituyeron el 7-72% de los objetos recolectados en junio y el 10-67% en julio. En junio y julio el 87-97% del total de las testas rotas y el 54-68% del de las semillas enteras de Opuntia acarreadas tuvieron pulpa adherida (Cuadro 2). Las obreras también llevaron al nido testas rotas y semillas de nopal con vestigios de excremento de bovinos o equinos, y semillas de estas plantas sin pulpa ni excremento adheridos (Cuadro 2). La recolección de fragmentos vegetales (pulpa de frutos, hojas, anteras, pétalos, etc.), alimentos de origen animal (yema de huevo seca, huesos pequeños, artrópodos, etc.) y trozos de excremento de aves y mamíferos contribuyó con el 16-77% de lo transportado por estas hormigas en junio, el 28-72% en julio y el 4-15% en agosto. En este último mes, y durante todo el otoño, las semillas de especies herbáceas formaron el 90-95% de los alimentos acarreados.

Las carióspsides de las gramíneas comprendieron el 4-25% del total recolectado en junio, el 0-7% en julio, el 15-82% en agosto, el 42-93% en septiembre y octubre, y el 53-88% en noviembre. Las carióspsides de Microchloa kunthii (0-74%), Setaria spp. (0-21%) y Panicum spp. (0-60%)

Cuadro 2. Número de semillas de *Opuntia* spp. acarreadas por colonia de *P. barbatus* por día (media \pm una desviación estándar).

		junio ¹	julio ²	agosto ³	septiembre ³	octubre ³	noviembre ³
con pulpa	entera	20.0 \pm 17.6	8.8 \pm 5.9	3.0 \pm 6.0	1.0 \pm 2.0	0.0	0.0
	rota	139.0 \pm 122.6	48.8 \pm 49.4	6.0 \pm 6.9		0.0	0.0
	total	159.0 \pm 137.4	57.6 \pm 55.1	9.0 \pm 8.2	1.0 \pm 2.0	0.0	0.0
sin pulpa	entera	11.5 \pm 6.9	3.2 \pm 4.0	3.0 \pm 3.8	2.0 \pm 2.3	2.0 \pm 4.0	1.0 \pm 2.0
	rota	0.0	2.4 \pm 16.0	0.0	1.0 \pm 2.0	0.0	2.0 \pm 2.2
	total	11.5 \pm 6.9	5.6 \pm 5.4	3.0 \pm 3.8	3.0 \pm 3.8	2.0 \pm 4.0	3.0 \pm 2.0
con excremento	entera	5.0 \pm 9.7	4.0 \pm 10.3	2.0 \pm 2.3	0.0	0.0	0.0
	rota	3.0 \pm 8.5	1.6 \pm 2.2	0.0	0.0	0.0	0.0
	total	8.0 \pm 18.0	5.6 \pm 8.3	2.0 \pm 2.3	0.0	0.0	0.0
total	entera	37.5 \pm 22.8	12.8 \pm 5.2	8.0 \pm 7.2	3.0 \pm 2.0	2.0 \pm 4.0	1.0 \pm 2.0
	rota	142.0 \pm 121.6	56.0 \pm 45.2	6.0 \pm 6.9	1.0 \pm 2.0	0.0	2.0 \pm 2.3
	total	179.5 \pm 140.0	68.8 \pm 42.4	14.0 \pm 12.4	4.0 \pm 3.2	2.0 \pm 4.0	3.0 \pm 2.0

¹Observaciones en 8 colonias.

²Observaciones en 5 colonias.

³Observaciones en 4 colonias.

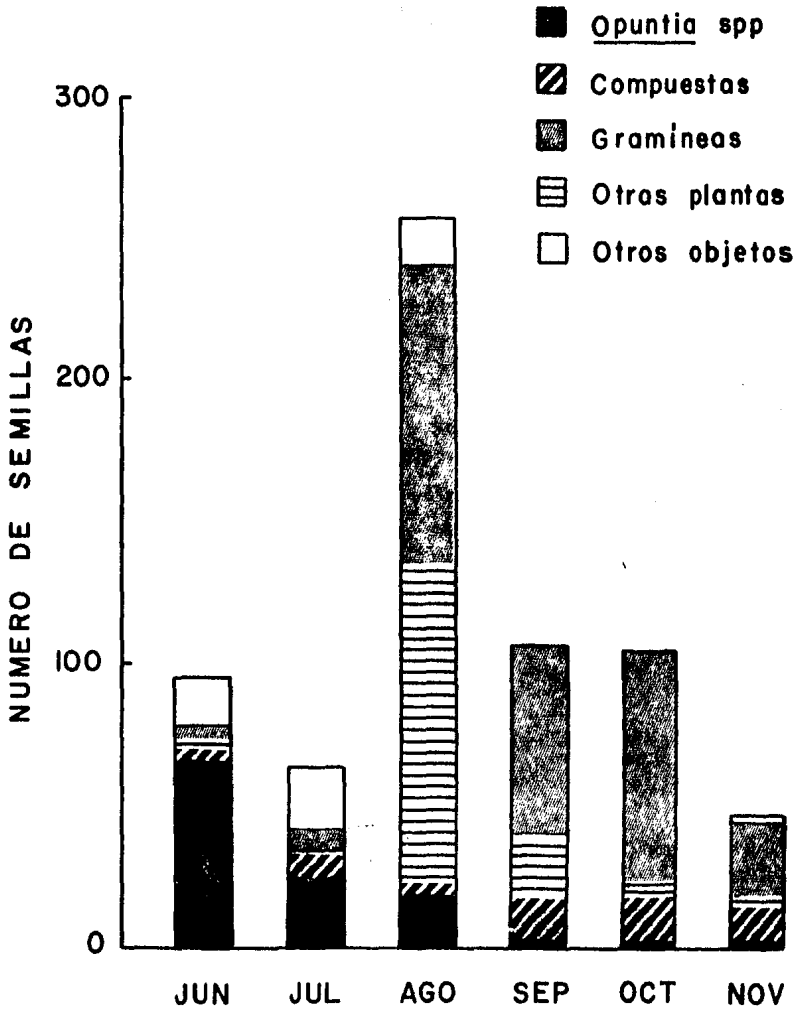
fueron las más abundantemente recolectadas en agosto, mientras que las de Leptochloa dubia (21-91%), Eragrostis spp. (0-8%) y Bouteloua spp. (0-3%) lo fueron en septiembre. Las cariópsides de Bouteloua spp. contribuyeron con el 22-85% del total recolectado en octubre y el 17-61% en noviembre; las de L. dubia con el 5-49% y el 12-23%, respectivamente para los mismos meses.

Los aquenios de las compuestas comprendieron menos del 1% del total transportado en agosto, el 4-26% en septiembre, el 6-47% en octubre y el 8-40% en noviembre. Los aquenios de Heterosperma pinnatum (0-9%) y Parthenium bipinnatifidum (0-4%) fueron los más frecuentemente recolectados en septiembre, y los de Zaluzania triloba en octubre (0-45%) y noviembre (0-39%).

Entre las especies de otras familias cuyas semillas fueron más frecuentemente recolectadas se encuentran Portulaca spp. (1-54% en agosto y 0-42% en septiembre), Lepidium lasiocarpum (0-15% en agosto y 0-24% en septiembre) y Chenopodium spp. (0-8% en agosto). En el Apéndice 5 se muestran las demás especies, cuyas semillas fueron recolectadas en menos del 5% del total de la dieta de cualquiera de los hormigueros observados.

Semillas expulsadas. Las obreras expulsaron de los nidos diversos materiales (cáscaras de frutos, esqueletos de artrópodos, testas vacías de semillas, etc.) que depositaron sobre el suelo que rodea el círculo de grava del nido. La Fig. 4 y el Apéndice 6 muestran la variación estacional en el número de objetos expulsados de los nidos de P. barbatus en el sitio 2. Las testas rotas y las semillas de Opuntia spp. formaron el 0-83% del total de los objetos expulsados en junio y el

FIGURA 4. Número promedio de semillas y otros objetos expulsados por día por colonia de Pogonomyrmex barbatus en el sitio 2 durante el período de estudio.



13-85% de los de julio. Las hormigas expulsaron el 75-98% de los fragmentos de testas y el 84-87% de las semillas enteras de Opuntia sin pulpa ni excremento adheridos (Cuadro 3). La expulsión de fragmentos de hojas y flores, esqueletos vacíos de artrópodos y pedazos de excremento contribuyó con el 0-63% de lo extraído en junio, el 0-50% en julio y el 0-41% en agosto. Los restos de los frutos y las semillas de las herbáceas comprendieron el 0-26% de lo expulsado en junio, el 0-34% en julio, el 50-90% en agosto, el 57-94% en septiembre, el 74-89% en octubre y el 80-100% en noviembre (Fig. 4).

Los pericarpios rotos de las carióspsides de Setaria spp. (0-21%) y Panicum spp. (0-20%), y los restos de los frutos de Portulaca spp. (0-49%), formaron la mayor parte de lo expulsado en agosto. Las brácteas que rodean las carióspsides de Leptochloa dubia contribuyeron con el 25-85% del total de objetos expulsados en septiembre, el 3-53% en octubre y el 0-33% en noviembre; las de Bouteloua spp. con el 14-62% en octubre y el 12-44% en noviembre. Las corolas y los restos de pericarpo de los aquenios de Zaluzania triloba (0-22% en octubre y 0-62% en noviembre) también fueron sacados del nido. En el Apéndice 6 se muestran otros objetos que fueron expulsados de los hormigueros en menos del 10% del total desechado.

Las obreras de P. barbatus sacaron las semillas de otras plantas sin daño aparente. Las semillas de Crotalaria pumila contribuyeron con el 0-27% de lo expulsado en junio, el 0-22% en julio, el 1-16% en agosto, el 0-4% en septiembre y el 3-7% en octubre; las de Heterosperma pinnatum con el 0-8% en agosto, 3-20% en septiembre, el 7-14% en octubre y el

Cuadro 3. Número de semillas de *Opuntia* spp. expulsadas por colonia de *P. barbatus* por día (media + una desviación estándar).

		junio ¹	julio ²	agosto ³	septiembre ³	octubre ³	noviembre ³
con pulpa	entera	0.5 + 1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	rota	0.0	3.2 + 5.2	0.0	0.0	0.0	0.0
	total	0.5 + 1.4	3.2 + 5.2	0.0	0.0	0.0	0.0
sin pulpa	entera	8.5 + 7.8	5.6 + 4.6	3.0 + 2.0	0.0	1.0 + 2.0	0.0
	rota	53.5 + 52.8	14.4 + 9.2	15.0 + 22.0	1.0 + 2.0	0.0	1.0 + 2.0
	total	62.0 + 59.6	20.0 + 12.6	16.0 + 23.2	1.0 + 2.0	1.0 + 2.0	1.0 + 2.0
con excremento	entera	1.0 + 2.8	0.8 + 1.8	0.0	0.0	0.0	0.0
	rota	1.0 + 2.8	1.6 + 2.2	0.0	0.0	0.0	0.0
	total	2.0 + 3.6	1.6 + 2.2	0.0	0.0	0.0	0.0
total	entera	10.0 + 9.2	6.4 + 4.4	3.0 + 2.0	0.0	1.0 + 2.0	0.0
	rota	54.5 + 54.2	19.2 + 12.4	15.0 + 22.0	1.0 + 2.0	0.0	1.0 + 2.0
	total	64.5 + 61.6	25.6 + 15.2	18.0 + 23.0	1.0 + 2.0	1.0 + 2.0	1.0 + 2.0

¹Observaciones en 8 colonias

²Observaciones en 5 colonias

³Observaciones en 4 colonias

0-25% en noviembre; las de Dalea bicolor con el 0-10% en junio, y las de Schinus molle (Pirul) en el 0-3% en junio y el 0-6% en agosto. Las semillas de C. pumila y H. pinnatum expulsadas son depositadas por las obreras sobre el círculo de grava que cubre el montículo de los nidos de P. barbatus. En mayo y junio se encontró sobre la grava de cuatro hormigueros entre 300-3000 semillas de C. pumila y hasta 300 semillas de H. pinnatum.

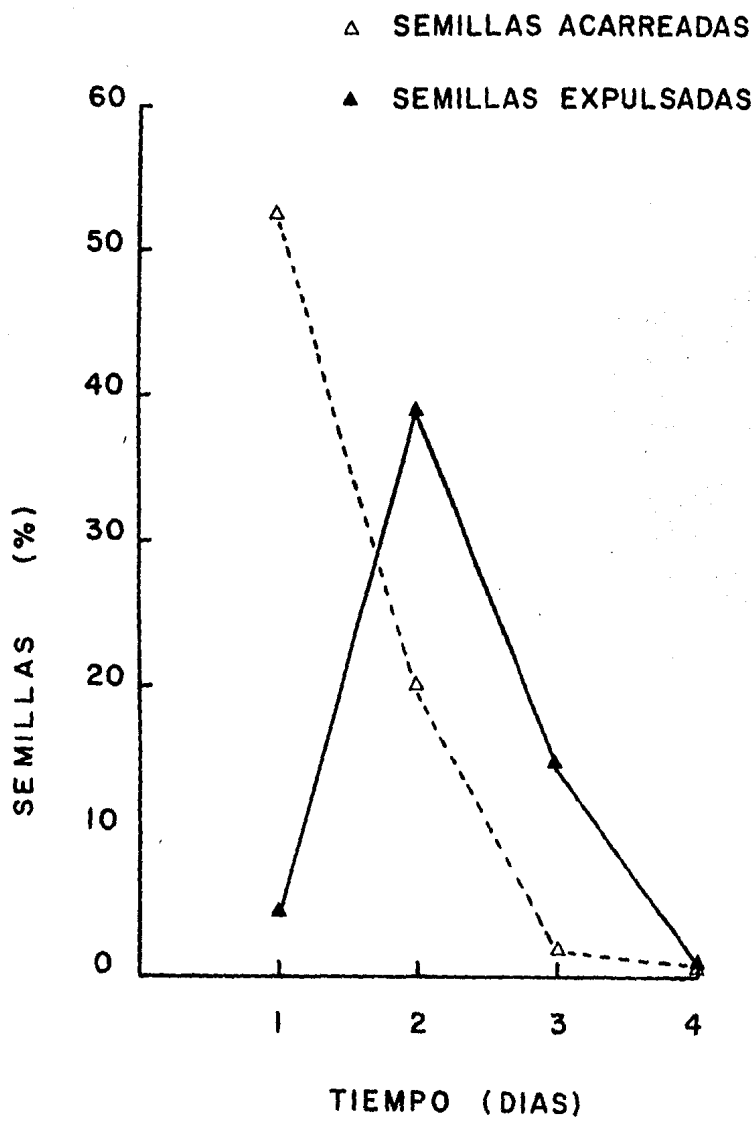
Tiempo de permanencia de las semillas de Opuntia spp. dentro del hormiguero.

Durante los tres días después de que las semillas de Opuntia spp. coloreadas con pintura vegetal azul fueron colocadas sobre el suelo, las obreras de P. barbatus removieron en promedio el 78% (N=18) de éstas. La Fig. 5 muestra el número promedio de semillas removidas diariamente. Las obreras removieron el 53% en el primer día, el 21% en el segundo día, el 4% en el tercer día y no removieron semillas en el cuarto día. Durante los mismos cuatro días las obreras expulsaron en promedio el 75% del total de las mismas semillas coloreadas introducidas al nido (Fig. 5). Las obreras expulsaron en el primer día después de que se colocaron las semillas sobre el suelo el 5% del total introducido al nido durante los tres días, el 49% en el segundo día, el 19% en el tercer día y el 2% en el cuarto día.

Abundancia y distribución de los roedores

Densidad de las poblaciones de roedores. El número de roedores capturados fue menor en los sitios con las poblaciones de nopal densas y con perturbación más severa. La amplitud en el número estimado de roedores en cada mes fue de 68-118 roedores/ha en el sitio 1 (Fig. 6 a),

FIGURA 5. Porcentaje de semillas de O. streptacantha (N = 18 grupos de 20 semillas cada uno) coloreadas con pintura vegetal azul que acarrearón y expulsaron las obreras de nueve colonias de Pogonomyrmex barbatus durante un ensayo realizado del 22 al 26 de julio de 1984.

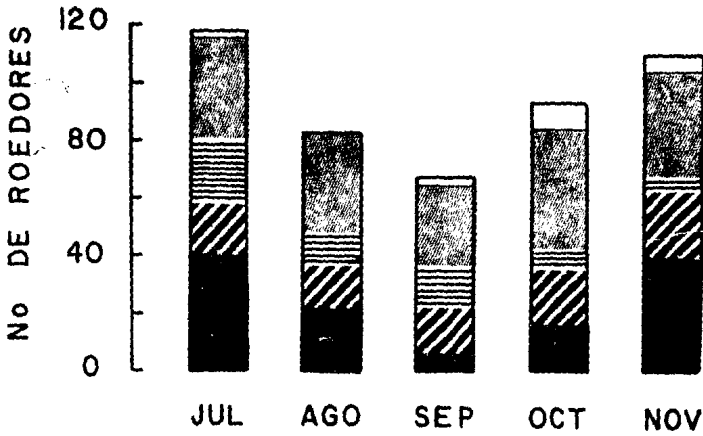
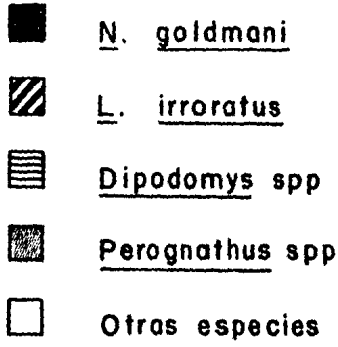


57-88 roedores/ha en el sitio 2 (Fig. 6b), y 39-87 roedores/ha en el sitio 3 (Fig. 6c). En los tres sitios el mayor número de capturas ocurrió al principio del verano y al final del otoño, y el menor número al final del verano. González-Espinosa (1982) encontró un patrón de captura similar en la misma nopalera durante 1980 y 1981. Neotoma goldmani, Perognathus spp., Liomys irroratus y Dipodomys spp. comprendieron el 95-100% de los roedores capturados en el sitio 1 y el 93-100% en el sitio 2; N. goldmani, L. irroratus y Dipodomys spp. comprendieron el 73-96% de las capturas en el sitio 3.

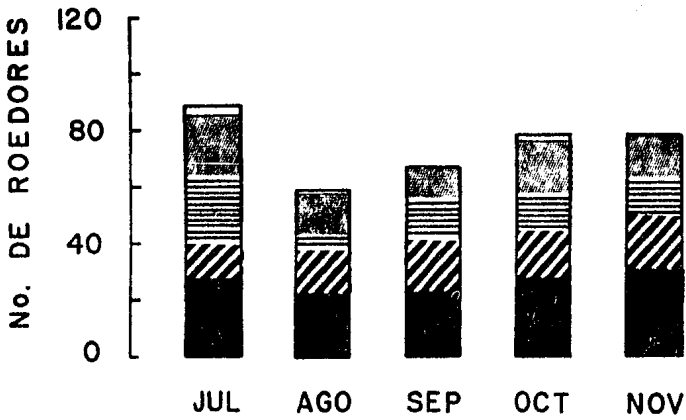
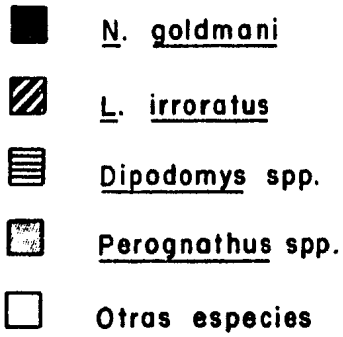
Los Dipodomys spp. (D. ordii y D. phillipsii) son roedores de tamaño mediano (35-55 g), nocturnos, bípedos y bricadores que contribuyeron con el 5-18% de las capturas en el sitio 1, 6-26% en el sitio 2 y el 8-38% en el sitio 3. Los Perognathus spp. (P. nelsoni y P. lineatus) son roedores pequeños (15-20 g), nocturnos, y principalmente brincadores que comprendieron el 32-50% de las capturas en el sitio 1, el 16-24% en el sitio 2, y no fueron capturados en el sitio 3. L. irroratus es un roedor relativamente grande (70-85 g), nocturno, cuadrúpedo, y es la única especie del género que habita el Desierto Chihuahuense. Esta especie comprendió el 15-22% de las capturas en el sitio 1, el 12-31% en el sitio 2, y el 14-22% en el sitio 3. N. goldmani es un roedor de tamaño mediano (40-55 g), cuadrúpedo trepador y crepuscular/nocturno. Esta especie es endémica de la porción centro-sur del Desierto Chihuahuense y es el más pequeño miembro del género. N. goldmani comprendió el 10-35% de las capturas en el sitio 1, el 31-44% en el sitio 2, y el 41-67% en el sitio 3. Otra especie capturada en los tres sitios fue N. albigula, cuyo tamaño (180-250 g) posiblemente dificultó su entrada a las trampas,

Figura 6. Número mínimo estimado de roedores vivos por ha en los sitios durante el período de estudio. A = sitio 1; B = sitio 2; C = sitio 3. Otras especies incluye Neotoma albigula, Reithrodontomys fulvescens y Peromyscus maniculatus.

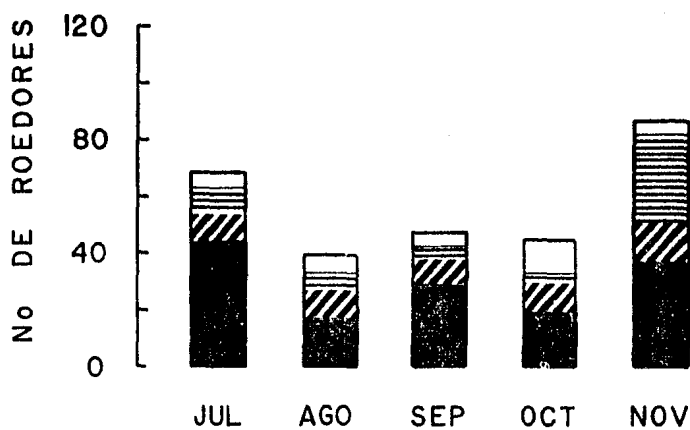
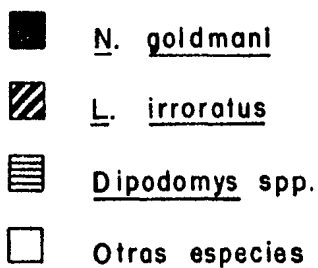
A SITIO I



B SITIO 2



C SITIO 3



y muy posiblemente sus densidades se subestimaron (0-10% en el sitio 1, 0.4% en el sitio 2, 3-19% en el sitio 3). En los sitios 2 y 3 se capturaron otras especies (Reithrodontomys fulvescens y Peromyscus maniculatus) que contribuyeron con menos del 5% del total de las capturas en cualquiera de los meses de estudio.

Distribución espacial de las capturas de los roedores. Sólo N. goldmani, L. irroratus, Peroognathus spp. y Dipodomys spp. fueron capturados en cantidad suficiente para poder analizar adecuadamente sus patrones de distribución espacial de actividad de forrajeo. El Cuadro 4 muestra el número de capturas de estos roedores durante todo el período de estudio en los microsítios observados (excremento y hormiguero en los tres sitios; sobre y bajo O. streptacantha, y sobre y bajo O. robusta en los sitios 2 y 3). La distribución de las capturas de las diferentes especies entre los microsítios fue heterogénea en los tres sitios ($\chi^2_3 = 17.64$, $P < .001$, en el sitio 1; $\chi^2_{15} = 98.01$, $P < .001$, en el sitio 2; $\chi^2_{10} = 61.13$, $P < .001$, en el sitio 3; para los sitios 2 y 3, debido a la ocurrencia de celdas vacías, la prueba se realizó asignándoles un valor de 5, lo que hace que el valor de la prueba sea menor que si se hubieran tenido valores en todas las celdas, Siegel 1956).

Sitio 1. Los Peroognathus spp. (45 vs. 43) fueron capturados con frecuencias similares sobre hormigueros y excrementos. L. irroratus fue más abundante sobre excremento (29 vs. 14), y Dipodomys spp. (21 vs. 5) y N. goldmani (32 vs. 27) lo fueron en hormigueros.

Sitio 2. N. goldmani fue más abundante sobre los nopales (77) que bajo ellos (36) y que sobre excrementos y hormigueros (52). El número de

Cuadro 4. Número de roedores capturado en cada micrositio (SC= sobre O. streptacantha, BC= bajo O. streptacantha, ST=sobre O. robusta, BT= bajo O. robusta, H= en hormiguero, y E= en excremento) durante todo el período de estudio.

especie	SC	BC	ST	BT	H	E	total
<u>N. goldmani</u>							
sitio 1*	-	-	-	-	32	27	59
sitio 2*	54	20	23	16	24	28	165
sitio 3**	46 (18)	17 (6)	13 (6)	19 (7)	11 (8)	17	123 (45)
<u>L. irroratus</u>							
sitio 1*	-	-	-	-	14	29	43
sitio 2*	0	31	0	28	12	22	93
sitio 3**	0	13 (0)	0	17 (8)	3 (0)	12	45 (8)
<u>Dipodomys spp.</u>							
sitio 1*	-	-	-	-	21	4	25
sitio 2*	0	15	0	15	21	26	77
sitio 3**	0	11 (1)	0	7 (1)	25 (6)	11	54 (8)
<u>Perognathus spp.</u>							
sitio 1*	-	-	-	-	45	43	88
sitio 2*	0	22	0	22	25	20	89
sitio 3**	0	0	0	0	0	0	0
total							
sitio 1*	-	-	-	-	112	103	215
sitio 2*	54	88	23	81	82	96	424
sitio 3**	46 (18)	41 (7)	13 (6)	43 (16)	39 (14)	40	222 (61)

* capturas de julio a noviembre

** capturas de agosto a noviembre (durante julio no se capturó en excrementos, entre paréntesis se indica el número de capturas en los otros micrositos en este mes).

individuos de esta especie capturados sobre O. streptacantha fue mayor que sobre O. robusta (54 vs. 23), y el número capturado bajo O. streptacantha fue similar al capturado bajo O. robusta (20 vs. 16). El número capturado sobre hormigueros fue similar al capturado sobre excrementos (24 vs. 28).

L. irroratus fue más abundante bajo Opuntia spp. que en los hormigueros y excrementos (59 vs. 34). El número capturado bajo O. streptacantha fue similar al capturado bajo O. robusta (31 vs. 28), y el número capturado sobre excrementos fue mayor que en hormigueros (22 vs. 12).

Los Dipodomys spp. fueron más abundantes en los micrositios abiertos (hormigueros y excrementos) que bajo Opuntia spp. (47 vs. 30). El número de Dipodomys spp. capturado bajo los nopales fue igual entre estos micrositios (15 vs. 15) y similar sobre excrementos y hormigueros (26 vs. 21).

El número de Perognathus spp. capturados bajo Opuntia spp. y sobre excrementos y hormigueros fue similar (45 vs. 43). El número de estos roedores sobre excrementos fue similar al número sobre hormigueros (25 vs. 20), y el número capturado bajo O. streptacantha igual al capturado bajo O. robusta (22 vs. 22).

Sitio 3. N. goldmani fue más frecuente sobre los nopales (57) que bajo ellos (35), y que en excremento y hormigueros (29). El número de capturas de esta especie sobre O. streptacantha fue mayor que sobre O. robusta (45 vs. 12), y el número de capturas bajo las dos especies de nopal fue similar (17 vs. 18). El número capturado sobre excrementos fue

mayor que sobre hormigueros (18 vs. 11).

L. irroratus fue más abundante bajo los nopales que en los micrositios abiertos (30 vs. 15). El número capturado bajo O. streptacantha fue similar al capturado bajo O. robusta (13 vs. 17), y el número capturado sobre excrementos fue mayor que sobre hormigueros (12 vs. 3).

Los Dipodomys spp. fueron más abundantes sobre excrementos y hormigueros que bajo los nopales (36 vs. 18). Se capturaron más Dipodomys spp. bajo O. streptacantha que bajo O. robusta (11 vs. 7). El número capturado sobre hormigueros fue mayor que sobre excrementos (25 vs. 11).

Variación estacional de la distribución espacial de las capturas de los roedores.

Diferencias dentro de las estaciones. El Apéndice 7 muestra el número de capturas de N. goldmani, L. irroratus, Perognathus spp. y Dipodomys spp. en los micrositios observados durante el verano (julio y agosto) y otoño (octubre y noviembre). En el sitio 1 la distribución de las capturas de las diferentes especies de roedores en los micrositios excremento y hormiguero no fue heterogénea para verano ($\chi^2_3 = 7.18$, $.05 < P < .10$, Siegel 1956), pero lo fue para otoño ($\chi^2_3 = 10.32$, $P < .05$, Siegel 1956). En el sitio 2 los patrones de distribución de capturas en los micrositios sobre el suelo (bajo O. streptacantha, bajo O. robusta, hormiguero y excremento) no fueron heterogéneos en verano ($\chi^2_9 = 9.19$, $P < .50$, Siegel 1956) pero lo fueron en otoño ($\chi^2_9 = 18.56$, $P < .05$, Siegel 1956). En el sitio 3 los patrones de captura de las especies de roedores en verano no se compararon por falta de un número suficiente de observaciones; en otoño,

en el mismo sitio, los patrones de captura de los roedores en los microsítios sobre el suelo no fueron significativamente heterogéneos ($\chi^2_6 = 12.02$, $.05 < P < .10$, Siegel 1956), pero mostraron esta tendencia. La falta de heterogeneidad en los patrones de distribución de las capturas de las especies de roedores en el verano sugiere que los roedores aprovechan simultáneamente el único recurso disponible en este período, los frutos y semillas de Opuntia spp.

Diferencias entre estaciones. Sitio 1. Sólo L. irroratus mostró heterogeneidad en su patrón de distribución de capturas entre estaciones ($\chi^2_1 = 4.9$, $P < .05$, Siegel 1956). En verano esta especie de roedor se capturó con frecuencias similares sobre excrementos y hormigueros (9 vs. 7) y en otoño fue más abundante sobre excrementos que sobre hormigueros (16 vs. 4).

Sitio 2. N. goldmani ($\chi^2_1 = 10.2$, $P < .05$, Siegel 1956) y Dipodomys spp. ($\chi^2_1 = 4.08$, $P < .05$, Siegel 1956) presentaron heterogeneidad en sus patrones de distribución de capturas entre estaciones. En verano N. goldmani fue más capturada sobre los nopales (42) que bajo ellos (10) y que sobre excrementos y hormigueros (14). En otoño esta especie se capturó en cantidad similar sobre los nopales y en excrementos y hormigueros (26 vs. 27), y el número capturado bajo los nopales se incrementó (18). El número de Dipodomys spp. capturados en verano bajo Opuntia spp., en excrementos y hormigueros fue similar (17 vs. 16). En otoño se capturaron más individuos de este género en excrementos y hormigueros que bajo Opuntia spp. (22 vs. 8).

Sitio 3. N. goldmani no mostró heterogeneidad entre verano y otoño en

sus patrones de distribución de capturas ($\chi^2_1 = 1.6, P < .25, \text{Siegel } 1956$).

No se realizaron otras pruebas por falta de observaciones suficientes.

Semillas en los abazones de los heterómidos.

Los abazones de algunos de los Perognathus spp., Dipodomys spp. y L. irroratus capturados en los sitios de estudio incluyeron semillas y frutos de varias especies de plantas (Cuadro 5). Las semillas de Opuntia spp. se presentaron en los abazones de los Perognathus spp. durante todo el período de estudio, en los de L. irroratus estas semillas sólo faltaron en octubre, y en los abazones de Dipodomys spp. (una semilla en un individuo) sólo se presentaron en julio. L. irroratus incluyó una semilla de Portulaca spp. en julio. En septiembre los abazones de Perognathus spp. incluyeron semillas de Heterosperma pinnatum y Mimosa biuncifera, los de L. irroratus incluyeron semillas de Malva spp. y Mimosa biuncifera y los de Dipodomys spp. una semilla de Heterosperma pinnatum (una semilla en un individuo) y Talinum spp. (cuatro semillas en un individuo). En octubre los abazones de los Perognathus spp. incluyeron semillas de Mimosa biuncifera, Heterosperma pinnatum, Crotalaria pumila, Agave spp., Ambrosia spp., Talinum spp. y Bouteloua gracilis, y los de L. irroratus semillas de Agave spp. y pirul. En noviembre los abazones de L. irroratus incluyeron semillas de Mimosa biuncifera y Acacia schaffeneri y frutos de Solanum spp.

Expulsión de las semillas de Opuntia spp. ingeridas por mamíferos y aves.

Semillas expulsadas por mamíferos. Durante el período de observación (3-5 días, véase abajo) que siguió al consumo de los frutos de Opuntia spp., los grupos de mamíferos expulsaron en sus excrementos diferentes proporciones del total de semillas ingeridas. Los porcentajes acumulados de

Cuadro 5. Número de semillas encontradas dentro de los abazones de los heterómidos capturados en los tres sitios durante todo el período de estudio. Entre paréntesis se indica el número de animales por mes.

	julio	agosto	septiembre	octubre	noviembre
<u>L. irroratus</u>					
<u>Opuntia</u> spp.	7 (4)	47 (3)	13 (1)	0	11 (5)
<u>Malva</u> spp.	0	0	3 (1)	0	0
<u>Portulaca</u> spp.	1 (1)	0	0	0	0
<u>Mimosa biuncifera</u>	0	0	4 (2)	0	4 (1)
<u>Agave</u> spp.	0	0	0	8 (1)	0
<u>Schinus mole</u>	0	0	0	1 (1)	0
<u>Solanum</u> spp.	0	0	0	0	7 (1)
<u>Acacia schaffneri</u>	0	0	0	0	8 (1)
<u>Heterosperma pinnatum</u>	0	0	1 (1)	0	0
<u>Perognathus</u> spp.					
<u>Opuntia</u> spp.	2 (2)	21 (2)	2 (2)	5 (1)	2 (2)
<u>Mimosa biuncifera</u>	0	0	3 (2)	1 (1)	0
<u>Heterosperma pinnatum</u>	0	0	1 (1)	3 (1)	0
<u>Crotalaria pumila</u>	0	0	0	1 (1)	0
<u>Agave</u> spp.	0	0	0	2 (1)	0
<u>Ambrosia</u> spp.	0	0	0	3 (1)	0
<u>Talinum</u> spp.	0	0	0	2 (1)	0
<u>Bouteloua gracilis</u>	0	0	0	1 (1)	0

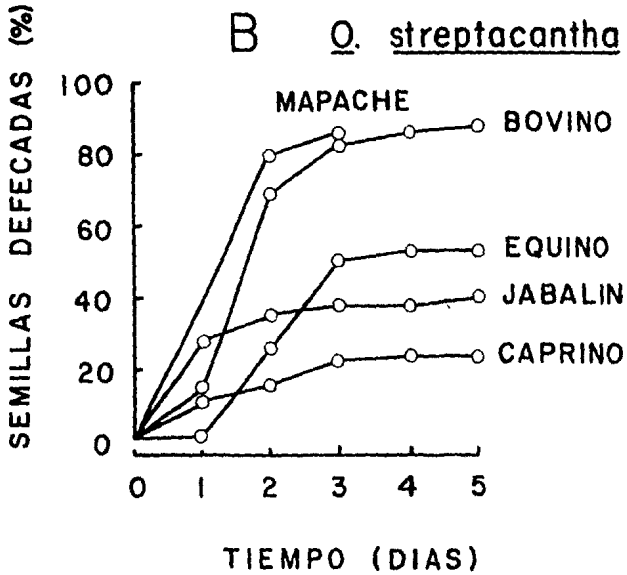
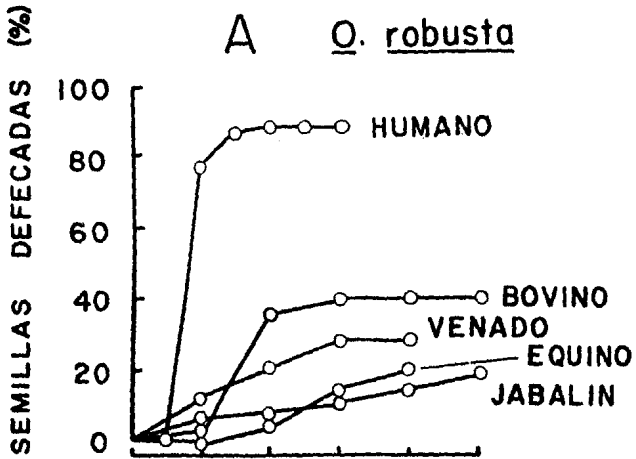
semillas de O. robusta y O. streptacantha expulsados por cada grupo de animales observado se muestran en las Figs. 7a y 7b, respectivamente.

Los patrones de expulsión de las semillas de O. robusta y O. streptacantha mostraron diferencias que fueron consistentes entre las vacas ($\chi^2_4 = 328.3$, $P < .001$, Siegel 1956), caballos ($\chi^2_3 = 91.1$, $P < .001$, Siegel 1956) y jabalines ($\chi^2_4 = 320.7$, $P < .001$, Siegel 1956).

Los humanos expulsaron el 70-100% de las semillas en los primeros tres días después de la ingestión de los frutos de O. robusta. En el Apéndice 8 se muestra el número de semillas de O. robusta que expulsó cada una de las tres personas que participaron en el ensayo. Cada persona excretó diariamente una o dos heces fecales de consistencia blanda y forma cilíndrica. Antes de que transcurrieran 12 horas después del consumo de los frutos, una de las personas expulsó el 3% de las semillas que ingirió. La mayor parte (69%, 82% y 83%) de las semillas de O. robusta ingeridas por los humanos fueron expulsadas en una sola deyección que ocurrió entre 12 y 24 horas después de la ingestión de los frutos. Más tarde, entre 24 y 36 horas después del consumo, dos de estas personas expulsaron el 2% y el 30% de las semillas ingeridas, respectivamente, y entre 36 y 48 horas expulsaron el 0.7% y el 7% de estas semillas. Sólo una persona expulsó semillas de O. robusta (0.41%) entre 48 y 60 horas. Ninguna de las tres personas expulsó semillas entre 60 y 72 horas.

Los bovinos expulsaron el 41% del total de las semillas de O. robusta y el 86% de las de O. streptacantha en los cinco días que siguieron al consumo de los frutos. El número de semillas de O. robusta y O. streptacantha expulsadas por los bovinos (véase Método) se muestra en los Apéndices 9 y 10, respectivamente. Cada animal arrojó 7-10 boñigas de

FIGURA 7. Patrón de expulsión diaria de las semillas de Opuntia spp. en excrementos de humano, bovino, equino, jabalín, venado, chivo y mapache. Véase el texto para los detalles del tamaño de muestra.



excremento diarios. El toro y las vacas expulsaron el 3.7% de las semillas en el primer día después del consumo de los frutos de O. robusta y el 32.6% en el segundo día. Estos animales expulsaron otro 4.6% de las semillas ingeridas en las deyecciones del tercer día y menos del 1% en el cuarto día. No se encontraron semillas en las deyecciones del quinto día después de la ingestión.

Las dos terneras y el toro que ingirieron los frutos de O. streptacantha expulsaron el 14.0% de las semillas en el primer día que siguió al consumo, el 54.4% en el segundo día, el 14.0% en el tercer día, el 2.7% en el cuarto día, y el 1.2% en el quinto día.

Los equinos expulsaron en sus excrementos durante cuatro días el 26-27% del total de semillas de O. robusta y el 32-81% de las de O. streptacantha. El número de semillas expulsadas por los dos caballos (alazán y cara blanca) que ingirieron los frutos de O. robusta se muestra en el Apéndice 11, y en el Apéndice 12 el número de semillas que expulsaron las dos yeguas (guera y muñeca) que consumieron los frutos de O. streptacantha. Los equinos arrojaron cada uno entre 5 a 9 deyecciones diarias de consistencia pastosa y poco compacta. Los caballos expulsaron el 1.3% (cara blanca) y el 1.7% (alazán) de las semillas de O. robusta en los excrementos del primer día de observación. El porcentaje de semillas expulsado aumentó al 8% (ambos caballos) en el segundo día, y al 9.5% (cara blanca) y 12.2% (alazán) en el tercer día. Los caballos expulsaron el 5.0% (alazán) y el 6.9% (cara blanca) de estas semillas en las deyecciones del cuarto día.

Sólo una de las yeguas, la muñeca (1.3%), expulsó semillas en el

primer día después del consumo de los frutos de O. streptacantha. Los dos animales expulsaron semillas en los siguientes tres días: la güera expulsó el 45.0% y la muñeca el 10.5% en el segundo día, la güera expulsó el 33.6% y la muñeca el 18.4% en el tercer día, y ambas yeguas el 2.2% en el cuarto día.

Los jabalínes expulsaron el 18% de las semillas de O. robusta y el 42% de las de O. streptacantha entre el primero y quinto día después del consumo de los frutos. El 25% del total de las semillas de O. robusta expulsadas y el 7% de las de O. streptacantha presentaron señales de daño por las muelas de los jabalínes. El porcentaje diario de semillas expulsadas que presentó señal de daño se incrementó conforme se redujo la cantidad de semillas expulsadas. En el Apéndice 13 (O. robusta y O. streptacantha) se muestra la cantidad de semillas de nopal expulsadas por los jabalínes. Estos animales expulsaron el 5.6% de las semillas ingeridas (21% del total de las semillas expulsadas en este día presentaron señal de daño) en el primer día después del consumo de los frutos de O. robusta, el 1% (45% con daño) en el segundo día, el 4.8% (14% con daño) en el tercer día, el 2.7% (44% con daño) en el cuarto día y el 3.8% (32% con daño) en el quinto día.

Después del consumo de los frutos de O. streptacantha, los jabalínes expulsaron el 28% (5% con daño) de las semillas en el primer día de observación, el 7% (7% con daño), en el segundo día, el 3% (3% con daño) en el tercer día, el 0.7% (14% con daño) en el cuarto día, y el 2.5% (21% con daño) en el quinto día.

Los venados y los chivos arrojaron sus excrementos en forma de

pequeños cuerpos capsulares de consistencia dura. Los venados expulsaron el 23% de las semillas ingeridas en los tres días que siguieron al consumo de los frutos de O. robusta. El número de semillas expulsadas por los venados se muestra en el Apéndice 14. Estos animales expulsaron el 9% de las semillas en las primeras 24 horas después del consumo, el 8% entre 24 y 48 horas, y el 6% entre 48 y 72 horas. No se encontraron semillas de O. robusta en las deyecciones que realizaron los venados entre 72 y 96 horas.

Los chivos expulsaron durante los cuatro días de observación el 28.6% de las semillas de O. streptacantha que ingirieron con los frutos. El Apéndice 14 muestra el número de semillas que expulsaron los chivos. Estos animales expulsaron el 11.3% de las semillas en el primer día de observación, el 5.1% en el segundo día, el 10.5% en el tercer día y el 1.8% en el cuarto día.

Los mapaches expulsaron en los primeros tres días después del consumo de los frutos de O. streptacantha por lo menos el 79.6% de las semillas. Estos animales arrojaron sus excrementos dentro de los depósitos de agua, presentes en sus jaulas del zoológico. El número de semillas expulsado por los mapaches se muestra en el Apéndice 15. Los excrementos arrojados por ellos en el primer día después del consumo fueron perdidos por descuido. Los mapaches expulsaron el 78.9% de las semillas en el segundo día y el 0.7% en el tercer día.

Los coyotes expulsaron en las primeras 48 horas después de la ingestión de los frutos de O. streptacantha la mayor parte de las semillas. Los excrementos arrojados por los coyotes en el primer día de observación se

perdieron por descuido. Estos animales expulsaron el 3% de las semillas en el segundo día y no expulsaron semillas en las deyecciones del tercer día. En un ensayo posterior se observó que los coyotes expulsaron en los excrementos de las primeras 24 horas después del consumo de frutos de nopal gran cantidad de semillas, pero no se evaluaron cuantitativamente.

Semillas expulsadas por aves en cautiverio. Las aves expulsaron las semillas de Opuntia streptacantha en las primeras 24 horas después de su ingestión. Las aves granívoras (Carpodacus mexicanus, Passerculus sandwichensis, Ammodramus savannarum, Cardinalis cardinalis y Columbina inca) no mostraron interés por los frutos maduros intactos. Los frutos sin cáscara pronto fueron visitados por ellos. Estas aves picotearon la parte comestible y despulparon muchas semillas que tiraron alrededor del fruto; otras semillas fueron ingeridas junto con la pulpa. Las aves granívoras expulsaron entre 1-5 semillas por excremento ($\bar{x} = 2.8$, $N = 7$).

El pitacoche (Toxostoma curvirostre) picoteó los frutos, agujeró la cáscara e ingirió parte de la pulpa y semillas. Este animal expulsó entre 6-18 semillas por excremento ($\bar{x} = 9.6$, $N = 13$).

Las urracas (Aphelocoma ultramarina) picotearon los frutos e ingirieron la pulpa y las semillas. El consumo de los frutos por estas aves fue mayor que en las especies antes mencionadas. Esta especie expulsó entre 8-16 semillas por excremento ($\bar{x} = 10.7$, $N = 6$).

Los cuervos (Corvus cryptoleucus) fueron las aves que consumieron con mayor intensidad los frutos, ingiriendo las semillas, la pulpa y parte de la cáscara. Los cuervos expulsaron entre 3-48 semillas por excremento. ($\bar{x} = 12.1$, $N = 16$).

Viabilidad y germinación de las semillas de Opuntia spp. expulsadas por los animales. El Cuadro 6 muestra el porcentaje de semillas de O. robusta y O. streptacantha que presentaron la testa vacía (vanas), sin el embrión ni los cotiledones, que se colorearon en respuesta al cloruro de 2, 3, 5, trifenil-tetrazolio (viable) y de aquellas que no respondieron a este reactivo (no viables) en los diferentes grupos de semillas extraídas de los excrementos de los animales que consumieron los frutos de estas plantas, y de aquellas obtenidas directamente de frutos maduros de Opuntia spp. (testigos). O. streptacantha presentó más semillas viables y menos semillas vanas que O. robusta. Se desconoce cuál puede ser la causa de la presencia de semillas sin embrión ni cotiledones. Las semillas de Opuntia spp. extraídas de los excrementos de humanos, bovinos y carnívoros presentaron los menores porcentajes de viabilidad, mientras las semillas extraídas de los excrementos de las aves, caballos y jabalines presentaron los más altos porcentajes.

En general, las semillas de Opuntia spp. presentaron porcentajes de germinación muy bajos (< 2%). Las condiciones de germinación, que probablemente no fueron suficientes para romper la latencia, y la posibilidad de que la cohorte de semillas presente individuos con diferentes períodos de latencia (C. Vázquez-Yañez, com. pers.) contribuyen a explicar la falta de mayores tasas de germinación.

Remoción de semillas de Opuntia spp. sobre los depósitos periféricos de los hormigueros de P. barbatus.

La mayor parte (83.5 ± 31.0%, N = 15) de las semillas coloreadas de Opuntia spp. expuestas sobre los depósitos periféricos de los nidos de P. barbatus fueron removidas en la primera noche después de su colocación

Cuadro 6. Porcentaje de viabilidad (20 semillas por tratamiento) y germinación de las semillas de Opuntia spp. expulsadas en los excrementos de los animales estudiados.

	% de viabilidad			% de germinación	días a germinación
	vanas	viabiles	no viabiles		
<u>O. robusta</u>					
testigo	15	60	25	2	53 y 54
humano	0	15	85	1	58
bovino	5	20	75	1	53
equino	5	75	20	2	69 y 56
jabalín	5	50	45	1	58
venado	-	-	-	1	65
<u>O. streptacantha</u>					
testigo	5	95	0	1	46
bovino	-	-	-	1	50
equino	-	-	-	2	43 y 45
jabalín	0	95	5	1	45
coyote	5	20	75	1	82
mapache	0	10	90	0	
cuervo	0	100	0	1	63
ave granívora	0	80	20	0	
chivo	-	-	-	1	42

en estos microsítios. En 7 de los hormigueros todas las semillas fueron removidas, en otros 7 se removieron más de 80% de las semillas, y sólo en 3 de ellos se removió menos del 15% de éstas. Las semillas expuestas dentro de las cajitas de alambre no fueron removidas durante esta misma noche, lo cual indica que los roedores fueron quienes se llevaron las semillas.

Remoción de semillas de Opuntia en excrementos de bovino.

Los roedores, aves (Pipilo fuscus), hormigas recolectoras (Pogonomyrmex barbatus) y escarabajos estercoleros (Scarabaeinae) visitan los excrementos de aves y mamíferos, y pueden remover semillas de Opuntia spp. de aquellos que las contienen. Estos animales visitan los excrementos en los primeros días después de su deyección, cuando aún tienen consistencia blanda y húmeda. Los excrementos secos, o con su capa superficial dura, no les son atractivos. Los roedores posiblemente son los visitantes más frecuentes de los excrementos. Estos animales desmenuzan las heces en busca de semillas y probablemente ellos removieron la mayor parte de las semillas de Opuntia streptacantha expuestas en los excrementos de bovino durante el estudio. Los Cuadros 7 (Sitio 1) y 8 (Sitio 3) muestran las observaciones de remoción de semillas y actividad de roedores en excrementos de bovino de medio litro. La frecuencia con la que los excrementos fueron revueltos en busca de semillas no fue significativamente diferente entre excrementos con distinto número de semillas en ambos sitios ($P = .24$, prueba de probabilidad exacta de Fisher, Sitio 1; $\chi^2_1 = 2.54$, $.05 < P < .10$, Sitio 3, Siegel 1956). No obstante, los roedores tendieron a visitar más frecuentemente los excrementos con mayor número de semillas (> 175), para los que se observaron las mayores

Cuadro 7. Remoción de semillas y actividad de los roedores en excrementos de bovino de medio litro con diferentes cantidades de semillas de *O. streptacantha* durante 12 días de observación. N = 10 excrementos por tratamiento. Sitio 1.

Número de excrementos	Número de semillas en los excrementos				
	0	25	175	350	700
Sin ninguna semilla removida	1*	1	0	0	0
Con todas las semillas removidas	9**	7	7	5	4
Con algunas semillas removidas	-	2	3	5	6
% promedio de semillas removidas	-	88	99	99	99

* excrementos que no muestran señales de actividad por roedores

** excrementos que muestran señales de actividad por roedores

Cuadro 8. Remoción de semillas y actividad de los roedores en excrementos de bovino de medio litro con diferentes cantidades de semillas de O. streptacantha durante 12 días de observación. N = 10 excrementos por tratamiento. Sitio 3.

No. de excrementos	Número de semillas en los excrementos				
	0	25	175	350	700
Sin ninguna semilla removida	5*	4	3	3	3
Con todas las semillas removidas	5**	4	6	5	5
Con algunas semillas removidas	-	2	1	2	2
% promedio de semillas removidas	-	49	70	70	70

* excrementos que no muestran señales de actividad por roedores

** excrementos que muestran señales de actividad por roedores.

probabilidades promedio de remoción de semillas (Cuadros 7 y 8). La frecuencia de remoción de semillas en los excrementos fue diferente entre los sitios 1 y 3 ($\chi^2_1 = 16.0$, $P < .001$); en el sitio 1 los roedores buscaron semillas en los excrementos más frecuentemente.

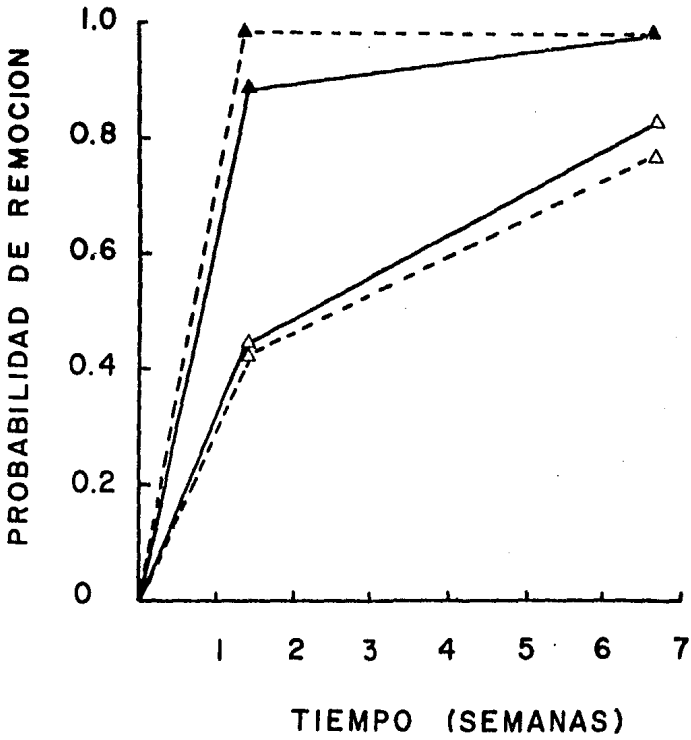
Remoción de semillas de Opuntia sobre el suelo

La Fig. 8 muestra la probabilidad promedio de remoción de semillas de O. streptacantha sobre suelo desnudo (N = 154, sitio 1; N = 74, sitio 3) y sobre mantillo (N = 40, sitio 1; N = 93, sitio 3) después de 10 y 47 días de su exposición. En el sitio 1 la probabilidad de remoción fue mayor para las semillas de O. streptacantha sobre mantillo que para aquellas sobre suelo desnudo después de 10 días (P = .018, Prueba de U Mann Whitney, Siegel 1956), pero no fue diferente después de 47 días (P = .37). En el sitio 3 la probabilidad de remoción de estas semillas no fue diferente entre los substratos para ambas fechas (10 días, P = .40; 47 días, P = .16).

Finalmente, la probabilidad de remoción de las semillas de O. streptacantha en ambos sustratos y fechas fue significativamente diferente entre los sitios 1 y 3 (10 días, Mantillo vs. Mantillo, P = .00003, Suelo desnudo vs. Suelo desnudo P = .00003; 47 días, Mantillo vs. Mantillo, P = .00003, Suelo desnudo vs. Suelo desnudo P = .00003, Siegel 1956). La curva obtenida para los datos de ambos sitios muestra que el riesgo de depredación de semillas disminuye conforme se reduce el número de estas por unidad de área. Esta disminución sugiere que aún 20 semillas por m², con una distribución aparentemente al azar, puede ser considerada por los granívoros como una condición relativamente abundante que puede resultar en un alto riesgo de remoción para la mayoría de las semillas, sobre todo en los sitios de mayor densidad de nopales.

FIGURA 8. Probabilidad de remoción de semillas de Opuntia streptacantha
(N = 200) sueltas en el suelo. Sitios 1 y 3.

- ▲—▲ SUELO DESNUDO, SITIO 1
- ▲---▲ MANTILLO, SITIO 1
- △—△ SUELO DESNUDO, SITIO 3
- △---△ MANTILLO, SITIO 3



DISCUSION

Dispersión de semillas por hormigas recolectoras.

En este trabajo se encontró que Pogonomyrmex barbatus puede modificar la distribución espacial de algunas de las semillas de Opuntia spp. acumuladas bajo las plantas progenitoras y en los excrementos de vertebrados que consumieron sus frutos. Durante la época de fructificación de Opuntia spp. las obreras acarrear a sus nidos semillas y pulpa de frutos de nopal que sufren abscisión o son tirados por animales, y semillas y testas rotas caen durante el consumo descuidado de frutos por aves y roedores. Los frutos sólo son atractivos a las obreras cuando algo de pulpa o jugo fluye al exterior de la cáscara. La mayor parte de las semillas de Opuntia spp. acarreadas por las hormigas tienen pulpa adherida. En el nido, las hormigas remueven la pulpa para su ingestión y desechan las testas rotas y las semillas enteras. Probablemente la dureza de la testa impide el consumo del embrión y el endospermo por las hormigas. Las obreras acarrear, en cantidades menores, semillas de Opuntia spp. obtenidas de excremento de aves y mamíferos, y semillas sin pulpa ni excrementos adheridos. El acarreo de estas últimas sugiere que las obreras de P. barbatus seleccionan las semillas de Opuntia spp. por características adicionales independientes de la presencia de pulpa adherida. La forma (Pulliam y Brand 1975), dimensiones (Davidson 1977), peso (Ballard y Pruess 1979) y abundancia de las semillas (Hölldobler 1976, Inouye, Byers y Brown 1980, González Espinosa 1982) pueden afectar su selección por las hormigas.

La mayor parte de las semillas y testas desechadas son expulsadas en las primeras 48 horas después de su introducción al nido. Estas semillas

y testas expulsadas son depositadas sobre el suelo en la periferia del círculo de grava del nido. Cuando menos dos posibles ventajas se pueden proponer en relación con el transporte de semillas de Opuntia spp. a los depósitos periféricos de "basura" de los hormigueros.

1. La intensidad de depredación de las semillas puede depender más de la distancia a la planta progenitora que de su densidad en otro sitio. O'Dowd y Hay (1980) encontraron que la depredación de semillas de Datura discolor debajo de las plantas progenitoras es 10 veces más probable que en la periferia de los hormigueros de Pogonomyrmex californicus.

2. La posibilidad de movimiento de las semillas por corrientes de agua durante las escasas, pero intensas, lluvias en estos ambientes es mayor sobre los depósitos de los hormigueros que bajo los nopales. Los montículos de los hormigueros son sitios desprovistos de vegetación generalmente ubicados lejos de plantas grandes, donde el agua puede correr libremente distribuyendo los materiales acumulados.

No obstante estas posibles ventajas, no se han observado plántulas de Opuntia spp. en las cercanías de los nidos de P. barbatus. Beattie y Culver (1983) notaron que algunas hormigas (no especificadas) pueden remover y masticar las plántulas que encuentran sobre sus nidos, y así disminuir las ventajas del transporte de las semillas. No se observó este comportamiento entre las obreras de P. barbatus.

El comienzo del aporte de semillas por las especies herbáceas al final del verano coincide con una reducción en el número de semillas de Opuntia spp. transportadas al hormiguero, y con un aumento en la actividad de

forrajeo de las obreras. Durante el otoño la cantidad de semillas de Opuntia spp. acarreadas al nido disminuye aún más, mientras que el acarreo de semillas de especies herbáceas aumenta notablemente. Las hormigas consumen el embrión y el endospermo de éstas semillas, que muy posiblemente representan un alimento más nutritivo que la pulpa de los frutos de Opuntia spp. Aunque muchas especies de herbáceas fructifican en el otoño, P. barbatus mostró una marcada preferencia por los frutos de gramíneas perennes.

Los objetos acarreados por las obreras fueron muy diversos entre colonias, lo que probablemente resulta de la variación en la abundancia relativa de recursos dentro del área de forrajeo de cada colonia (generalmente no mayor de 10-12 m de radio). No obstante, se observó un patrón de selección estacional. De manera similar a lo encontrado por Pulliam y Brand (1975), las semillas de formas lisas (p. ej. Panicum spp., Setaria spp., Portulaca spp., Chenopodium spp. y Lepidium lasiocarpum), difíciles de manejar para las hormigas, pero que las aves pueden consumir fácilmente, se presentaron al final del verano y en la primera mitad del otoño. Se observó que la fructificación de estas especies coincide con el máximo de actividad de P. barbatus. Las semillas con apéndices, proyecciones y cubiertas (p. ej. Bouteloua spp., Leptochloa dubia y Zaluzania triloba), más fáciles de transportar por las hormigas, pero que requieren ser separadas de sus cubiertas por las aves, fructificaron al final del otoño y principios del invierno. En esta época las hormigas reducen su actividad de acarreo con la ocurrencia de bajas temperaturas, y se observa la inmigración de aves granívoras. Pulliam y Brand (1975) concluyeron de sus observaciones que la

depredación selectiva de semillas por hormigas y aves puede contribuir a determinar la evolución de la fenología reproductiva y la morfología de semillas de las especies que consumen.

La variación estacional de los niveles de acarreo de semillas de Opuntia spp. por las hormigas recolectoras sugiere que O. robusta, cuya etapa de fructificación es la más temprana dentro del género, puede ser transportada con mayor frecuencia por P. barbatus que O. streptacantha, la cual fructifica más tarde y coincide con el comienzo del aporte de semillas por las especies herbáceas.

Dispersión de semillas por aves

En la nopalera de estudio diversas especies de aves consumen los frutos de Opuntia spp. y muy probablemente dispersan sus semillas. Las aves granívoras (Fringillidae y Columbidae) solamente visitan los frutos previamente abiertos por otros animales (principalmente otras aves y roedores) y consumen la pulpa y, ocasionalmente, algunas de las semillas que contienen. Durante el consumo de los frutos estas aves despulpan y tiran muchas de las semillas que caen bajo la planta progenitora. Se observó que las palomas y Pipilo fuscus colectan semillas de Opuntia spp. sueltas sobre el suelo y en excrementos de mamíferos. Se desconoce si estas aves rompen la testa y digieren el contenido de algunas de estas semillas. Racine y Downhower (1974), Grant y Grant (1981) y Millington y Grant (1983) observaron que otros fringílicos (Geospiza spp.) rompen la testa y consumen los contenidos de las semillas de Opuntia spp. en las islas Galápagos. En el presente trabajo se observaron semillas enteras en excrementos de palomas y Pipilo fuscus.

Algunas aves insectívoras (Mimidae) ocasionalmente visitan algunos frutos de Opuntia spp., abren un agujero en la cáscara, e ingieren algo de pulpa y semillas. Los cuervos y urracas (Corvidae) también visitan los frutos de estas plantas e ingieren la pulpa y las semillas que contienen. Estas aves realizan una remoción más completa de la parte comestible. En general, las condiciones en las que las semillas de Opuntia spp. son expulsadas en los excrementos de las aves parecen contribuir a una dispersión efectiva de estas. Las aves tienen áreas amplias de actividad (MacAtee 1947) y depositan relativamente pocas semillas por excremento. Aunque las aves consumen pocos frutos de Opuntia spp. (< 30% del total de frutos producidos) en cada temporada, su relación con estas plantas puede haber afectado la evolución de algunas características de sus frutos y semillas. El color púrpura de la cáscara y pulpa de los frutos de O. robusta, y el rojo de los de O. streptacantha, probablemente hacen atractivos los frutos para las aves. Wilson y Thompson (1982), Janson (1983), y Davidson y Morton (1984) han encontrado que los frutos con estos colores son muy atractivos a diversas aves frugívoras.

En la nopalera de estudio las aves mostraron una marcada variación estacional en su abundancia. Durante la mayor parte del año las aves son escasas. Al final del otoño se observa la inmigración de varias especies granívoras, y al final de este período, la llegada de grandes grupos de cuervos. Esta estacionalidad sugiere que los frutos de O. streptacantha, la cual fructifica al final del verano y en algunos años puede presentar frutos hasta noviembre, pueden ser visitados más frecuentemente por estos animales que los de O. robusta cuyo máximo de fructificación, al principio del verano, coincide con la menor abundancia

de aves.

Depredación y dispersión de semillas por roedores.

La información obtenida en este estudio indica que los roedores son principalmente depredadores de las semillas de Opuntia spp. Los roedores consumen la pulpa, las semillas, y la mayor parte de la cáscara de los frutos maduros de Opuntia spp. También remueven las semillas de estas plantas de excrementos de otros animales que ingieren los frutos, aquellas sobre los depósitos periféricos de los nidos de las hormigas recolectoras, y las que ocasionalmente se encuentran aisladas sobre el suelo.

Neotoma albigula y N. goldmani son excelentes trepadoras que pueden consumir los frutos sobre los nopales. Durante el período de fructificación de Opuntia spp. el número de N. goldmani capturado sobre los nopales fue mayor que en micrositios sobre el suelo. Ninguna de las especies de roedores heterómidos observados en el estudio (Liomys irroratus, Perognathus spp. y Dipodomys spp.) pueden trepar sobre los nopales y solamente consumen los frutos y semillas de Opuntia spp. que encuentran sobre el suelo. L. irroratus fue capturado más frecuentemente bajo los nopales que en áreas abiertas, y probablemente sea el principal consumidor de los frutos de Opuntia spp. que caen bajo estas plantas. Los Perognathus spp. se capturaron con frecuencia similar bajo los nopales y en áreas abiertas dentro de sitios con abundantes arbustos y/o nopales. Es posible que estos roedores depreden principalmente las semillas de Opuntia spp. dispersas sobre el suelo. González-Espinosa (1982) encontró que L. irroratus puede ser más abundante con la ocurrencia de períodos de relativa abundancia o con la utilización de micrositios más ricos en

recursos, al tiempo que P. nelsoni puede sobrevivir con mayor éxito períodos de bajos niveles de alimento y forrajear más eficientemente en microsítios con escasos recursos. En el presente trabajo también se observó que los Dipodomys spp. forrajeaban más frecuentemente en los microsítios abiertos entre los nopales que bajo ellos. Es posible que estos roedores sean los que más aprovechan las semillas de Opuntia spp. acumuladas en los depósitos periféricos de los nidos de las hormigas recolectoras y aquellas reunidas en las oquedades sobre el suelo. Esta heterogeneidad en los patrones de distribución espacial de la actividad de forrajeo de los roedores puede contribuir a su coexistencia, y resultar en una más completa utilización de los frutos y semillas de Opuntia spp. (Rosenzweig y Winakur 1969, González-Espinosa 1982).

No obstante que los roedores pueden consumir la mayoría de los frutos y semillas de Opuntia spp. producidos en algunos años (González-Espinosa 1982), la relación con estos animales puede proveer ventajas a los nopales:

1. Los frutos enteros de Opuntia spp. no son atractivos para las hormigas recolectoras y algunas aves, las cuales pueden favorecer la dispersión de sus semillas. El consumo incompleto de algunos de estos frutos por los roedores permite el acceso de estos animales a la pulpa y semillas.

2. El extravío de algunas semillas de Opuntia spp. durante el transporte, almacenamiento y consumo de estas por los roedores puede contribuir a su dispersión.

Poblaciones de roedores y abundancia estacional de frutos y semillas de Opuntia spp.

En los sitios de estudio las poblaciones de roedores presentan una marcada variación estacional en su abundancia. El mayor número de roedores se presenta al final de la primavera y final del otoño, y el menor número a la mitad del verano. El menor número de roedores coincide con el final de un período de 6 meses de sequía y con el mayor aporte de frutos y semillas de Opuntia spp. La escasez de alimentos durante la sequía en la primavera y principio de verano puede provocar la reducción en el número de roedores. Durante el otoño se presenta el aporte de frutos y semillas por las especies herbáceas anuales y perennes, y es muy probable que el incremento en la disponibilidad de recursos permite el aumento en el número de roedores observado en este período.

Los roedores son los principales depredadores de las semillas de Opuntia spp. en estas nopaleras y probablemente la interacción con ellos ha afectado la evolución de la fenología reproductiva de estas especies. Inouye, Byers y Brown (1980), y Davidson, Samson e Inouye (1985) han mostrado que la depredación por roedores puede afectar la demografía de las especies que consumen y modifican la estructura de la comunidad por la depredación selectiva de ciertos grupos de propágulos. Pulliam y Brand (1975) mostraron que la fenología reproductiva y algunas características de las semillas pueden evolucionar como un mecanismo que permite evitar la depredación. Sin embargo, la secuencia fenológica de fructificación de las especies de Opuntia observada en los sitios de estudio, y diversas características morfológicas de los frutos y semillas de estas plantas, indican que la depredación por los roedores

no es el único factor que puede haber afectado la evolución de estos atributos de Opuntia spp.

Población de roedores y abundancia espacial de Opuntia spp.

Brown (1973) sugirió que el número de especies de roedores coexistentes puede incrementarse a lo largo de un gradiente geográfico de producción de semillas. Rosenzweig y Winakur (1969) observaron que hábitats adyacentes, pero estructuralmente distintos, presentan gremios de roedores que difieren en el número y las características de las especies componentes. Los estudios de Brown y Lieberman (1973). Rosenzweig (1973), Holbrook (1979), M'Closkey (1980) y Price y Waser (1985) muestran que las especies de roedores forrajean en diferentes microhábitats y que cambios en la frecuencia de éstos pueden resultar en cambios en la diversidad y abundancia de los roedores. En el presente trabajo se encontró que nopaleras cercanas con diferente fisonomía, nivel de perturbación y densidad de plantas de Opuntia spp. presentaron diferente número y composición de especies de roedores. En los sitios 1 y 2 los roedores más abundantes fueron Perognathus spp., Neotoma goldmani, Liomys irroratus y Dipodomys spp. En estos sitios la extensión de las áreas abiertas fue menor y la abundancia de arbustos y nopales fue mayor que en el sitio 3, el cual presentó una diferente composición de especies de roedores. En este último sitio los Perognathus spp. no estuvieron presentes y las especies más abundantes fueron N. goldmani, L. irroratus y Dipodomys spp. Cuando menos dos factores pueden resultar en la ausencia de los Perognathus spp. en este sitio:

1. El incremento de las áreas abiertas y la disminución del número de arbustos y nopales puede incrementar el riesgo de depredación de los

roedores, especialmente aquellos más pequeños, por aves rapaces y carnívoros (Brown y Lieberman 1973).

2. La disminución en la abundancia de nopales y arbustos puede incrementar la competencia entre las especies de roedores por la reducción en el número de micrositios preferidos y en la abundancia de alimento, con desventajas para las especies más pequeñas.

Las diferencias entre los sitios 1 y 3 en la abundancia y composición de especies de roedores contribuyen a explicar las diferencias entre estos sitios en los niveles de remoción de semillas de Opuntia spp. sueltas sobre el suelo y en excrementos de bovino observados en este estudio:

1. La mayor abundancia y diversidad de roedores en el sitio 1 probablemente resulta en una mayor utilización de las semillas.

2. El menor número de roedores y la ausencia de los Perognathus spp. en el sitio 3 puede contribuir a disminuir el nivel de depredación sobre las semillas. Reichman y Oberstein (1977), Hutto (1978), y Trombulak y Kenagy (1980) mostraron que los roedores de mayor tamaño (N. goldmani, L. irroratus y los Dipodomys spp.) no forrajeaban eficientemente las semillas dispersas sobre el suelo.

3. El incremento de las áreas abiertas entre nopales y arbustos puede restringir la amplitud de las áreas de actividad de L. irroratus y N. goldmani los cuales parecen preferir los micrositios cubiertos con vegetación.

Dispersión y depredación de semillas por otros mamíferos

En las zonas semiáridas del centro de México varias otras especies de mamíferos consumen los frutos de Opuntia spp. y posiblemente contribuyen

a dispersar las semillas de estas plantas. Los carnívoros como coyotes, zorras, perros y mapaches consumen los frutos frescos intactos y maduros de Opuntia spp. que encuentran sobre el suelo o alcanzan sobre los nopales. Estos carnívoros, con sistemas digestivos relativamente sencillos, expulsan las semillas de Opuntia spp. sin daño aparente. La mayoría de las semillas ingeridas con los frutos (70-80%) por estos animales son expulsadas en unas pocas heces (< 4) durante las primeras 48 h después del consumo, quedando expuestas frecuentemente en grupos numerosos (> 700 semillas) que pueden ser atractivos a los granívoros (principalmente roedores). No obstante, la posibilidad de que estos animales efectivamente dispersen semillas de Opuntia spp. sugiere que algunas de las características de sus frutos, como el grueso de la cáscara y su facilidad de separación de la pulpa y semillas, pueden haber evolucionado por efecto de su selección por los carnívoros. Se observó que coyotes, zorras y mapaches en cautiverio aplastan los frutos de Opuntia spp. y obtienen la parte comestible, dejando la cáscara intacta.

El uso de los frutos maduros y los cladodios tiernos de Opuntia spp. como alimento por los humanos data de cuando menos 8000 años (Callen 1967). Existen muchas evidencias de que estos alimentos han formado parte importante de la dieta de los pobladores del centro de México en todas las etapas de su desarrollo cultural hasta nuestros días (Rzedowski 1957, Hernández-Xolocotzi 1970, Bazant 1975, Powell 1977, Colunga García-Marín 1984). Los humanos ingieren la pulpa y semillas de los frutos sin la cáscara y expulsan la mayoría de estas semillas en uno o dos excrementos que arrojan antes de 36 h después del consumo. Los excrementos de los humanos parecen atraer otros animales (p.ej. hormigas, escarabajos,

roedoras) que pueden remover las semillas de aquellos que las contienen. En el campo se observó la total desaparición de algunos de estos excrementos en la noche siguiente a su deyección.

Smith (1967) sugiere que debido a la capacidad que tienen los nopales y magueyes para propagarse vegetativamente, y a su importancia en el registro arqueológico, pueden haber sido de las primeras plantas cultivadas. De cualquier manera, el uso y fomento selectivo de ciertas formas de Opuntia spp. por el hombre pudo haber afectado la evolución de algunas características de sus frutos y cladodios. Colunga García-Marín (1984) señala que algunas características del fruto como color, tamaño, consistencia de la parte comestible, proporción pulpa/semillas, ausencia de espinas y pocos ahuates, y dureza del pericarpio presentan diferentes grados de adecuación a los intereses antropocéntricos en diversas formas de Opuntia asociadas con distintos grados de domesticación por el hombre.

Los frutos y cladodios de Opuntia spp. también son consumidos por varias especies de ungulados. Las reses, caballos, burros, ovejas, cabras, venados y jabalíes ingieren de un solo bocado los frutos maduros y enteros de Opuntia spp. que encuentran disponibles sobre el suelo o adheridos a las plantas. Los jabalines, que se alimentan principalmente de retoños y partes reproductivas de las plantas, expulsaron algunas semillas de Opuntia spp. con daño en la testa (25% del total expulsado de O. robusta y 7% de O. streptacantha) y es probable que hayan digerido otras de manera más completa. Estos animales presentan un canal digestivo en el que el estómago esta dividido en tres cámaras (Janis 1976), lo que probablemente resulta en una cierta retención del alimento y, en consecuencia, en una menor tasa de expulsión de las semillas de Opuntia spp. El patrón diario

de expulsión de las semillas de Opuntia spp. por los jabalines fue muy irregular y se observaron semillas sin daño aparente en los excrementos arrojados por estos animales en los primeros 5 días después del consumo de los frutos (tiempo total de observación). No se conoce cual puede ser el tiempo máximo de permanencia de las semillas dentro del tracto digestivo de los jabalines, y debido a las condiciones experimentales en este estudio también se desconoce cual puede ser el número de semillas expulsadas por excremento. Bissonette (1982) observó que los jabalines tienen sitios comunes de deyección en las cercanías de sus lugares de reposo y en los límites de los territorios de las piaras, lo cual puede resultar en la acumulación de excrementos. Cuando estos excrementos contienen semillas, su acumulación puede incrementar el riesgo de depredación por granívoros.

Los otros ungulados, cuyas dietas incluyen principalmente partes estructurales de las plantas (tallos y hojas), expulsaron las semillas de Opuntia spp. sin daño aparente. Las reses, chivos y venados presentaron tasas de expulsión de semillas de Opuntia spp. con un máximo en el segundo día después del consumo de los frutos, mientras los caballos presentaron un máximo de expulsión menos marcado entre el segundo y tercer días. Es muy probable que el tiempo máximo de permanencia de las semillas de Opuntia spp. en los canales digestivos de estos animales tengan una mayor duración que la que comprendió el período de observación en este estudio. Janzen (1982c) encontró que aunque los bovinos y equinos expulsan la mayor parte de las semillas de Enterolobium cyclocarpum durante los primeros 10 días después del consumo de los frutos de estas plantas, algunas semillas pueden durar hasta tres semanas dentro de los canales digestivos de bovinos, y hasta tres meses en los de los caballos.

De manera similar a lo observado por Janzen (1982c) para las semillas de E. cyclocarpum, las diferencias entre las tasas de expulsión de las semillas de Opuntia spp. por los bovinos y los caballos parecen contradecir lo observado en relación con la duración del paso del forraje a través de estos animales. Janis (1976) menciona que el tiempo de paso del forraje (no especificado) es mayor en bovinos (70-90 h) que en caballos (48 h). Las semillas de Opuntia spp. ingeridas por los bovinos son expulsadas más rápidamente (48% del total ingerido de O. robusta y 86% del de O. streptacantha en los primeros cinco días después del consumo) que aquellas ingeridas por los caballos (25-27% del total ingerido de O. robusta y 32-80% del de O. streptacantha en los primeros cinco días después del consumo). Janzen (1982c) propone que las diferencias observadas pueden resultar de la mayor capacidad de retención de partículas sólidas por el ciego de los caballos, del cual éstas son removidas más lentamente que del rumen de los bovinos (Argenzio et al 1974). El 50% de los excrementos expulsados con semillas por los bovinos y el 80% de los expulsados por los caballos durante el período de observación del consumo de los frutos de Opuntia spp. contuvieron menos de 100 semillas cada uno.

Argenzio et al (1974) y Church (1975) mostraron que la desaparición de los sólidos en el rumen de los bovinos y en el ciego de los caballos, y el paso del forraje a través del intestino de ambos animales, parece depender en gran parte del tamaño de las partículas, la cantidad de materia seca y no digerible presente en estas estructuras, y que el tiempo de paso se incrementa con el tamaño de las partículas. En este estudio se observó que la distribución de las semillas en los excrementos de los bovinos fue relativamente similar para ambas especies de Opuntia, y que las semillas de

O. robusta tardaron más tiempo dentro de los canales digestivos de reses, caballos y jabalines que aquellos de O. streptacantha lo cual sugiere que un consumo de mayor número de semillas puede resultar en un paso más lento a través del canal digestivo de estos animales. Los frutos de O. robusta tienen más semillas que aquellos de O. streptacantha (375.9 ± 191.4 , $N = 12$, para O. robusta; 148.8 ± 37.8 , $N = 20$, para O. streptacantha).

Las semillas de Opuntia spp. depositadas en los excrementos de los caballos, reses, chivos, y venados pueden sufrir depredación por parte de diversas especies de roedores que habitan la nopalera. Los niveles de remoción de semillas de Opuntia spp. en excrementos de bovino observados en este estudio sugieren un alto riesgo de depredación para las semillas depositadas en ellos, sobre todo en condiciones de abundancia de roedores. La remoción de las semillas de los excrementos por otros animales (p.ej. hormigas recolectoras y escarabajos estercoleros) puede reducir estos niveles de depredación. Los resultados observados en este estudio no son suficientes para sugerir diferencias en los niveles de depredación de semillas en excrementos con diferente número de estas. Sin embargo, Janzen (1982b) encontró que las semillas de E. cyclocarpum depositadas en excrementos de caballo con menor número de estas por unidad de volumen pueden tener menor riesgo de depredación por roedores en una sabana neotropical.

Dispersores, depredadores y la fenología de fructificación de Opuntia spp.

Las especies dominantes de Opuntia que coexisten en las nopaleras del centro de México difieren en el tiempo de iniciación de su floración y maduración de frutos, aunque pueden observarse considerable traslazo de sus estados fenológicos. Snow (1965) fue uno de los primeros en sugerir

que la selección puede favorecer el desplazamiento de las fenologías de fructificación de plantas con frutos similares y su distribución en el año. Esto se puede deber a que permite una disminución de la competencia entre estas plantas por los dispersores y entre sus plántulas por micrositios para el establecimiento, creando condiciones para el mantenimiento de poblaciones de consumidores de frutos más sedentarias.

En la nopalera de estudio, O. robusta comienza su floración en primavera y termina la abscisión de sus frutos en la mitad del verano. Los frutos de O. robusta están disponibles adheridos a las plantas y sobre el suelo durante el período de mayor escasez de material fresco y semillas en el año. O. streptacantha inicia su floración en primavera y completa la abscisión de sus frutos al final del otoño. Algunos indicadores de madurez de los frutos, tales como el color de la cáscara, el tamaño del fruto y el aplanamiento de la cicatriz del receptáculo aparecen más lentamente en O. streptacantha que en O. robusta. El máximo de disponibilidad de los frutos de O. streptacantha (agosto-septiembre) generalmente coincide con la ocurrencia del rebrote y crecimiento inicial de plantas anuales y herbáceas perennes estimulados por las lluvias del verano. La pulpa de los frutos de Opuntia spp. representa un recurso rico en agua, azúcares y minerales (Lakshminarayana y Estrella 1978, Delgado 1985) lo que la hace especialmente atractiva. Sin embargo, los frutos de O. robusta contienen mayor proporción de pulpa que aquellos de O. streptacantha (34-45 vs 33-35%) proporcionando una mayor recompensa a los animales que mueven y ocasionalmente dispersan sus semillas. Herrera (1982b) mostró que los frutos que maduran durante la temporada más seca en hábitats mediterráneos tienen más pulpa, y sugirió que esta característica puede ser el resultado de interacciones entre plantas y los

dispersores de sus semillas. Los frutos de O. streptacantha comparten dispersores/herbívoros que se alimentan de los tejidos tiernos del nuevo crecimiento de las plantas herbáceas, y podría esperarse que las características de sus frutos fueran seleccionadas de forma diferente a las de O. robusta. Delgado (1985) reporta que los frutos de O. streptacantha tienen más sólidos solubles (12.4° vs. 10.8° Brix) y una mayor proporción de azúcares reducidos (11.9 vs. 9.2%) que aquellas de O. robusta. Las diferencias fenológicas, morfológicas y bioquímicas entre O. robusta y O. streptacantha sugieren que estas especies presentan características que han evolucionado como resultado de las necesidades y preferencias estacionales de un mismo grupo de animales.

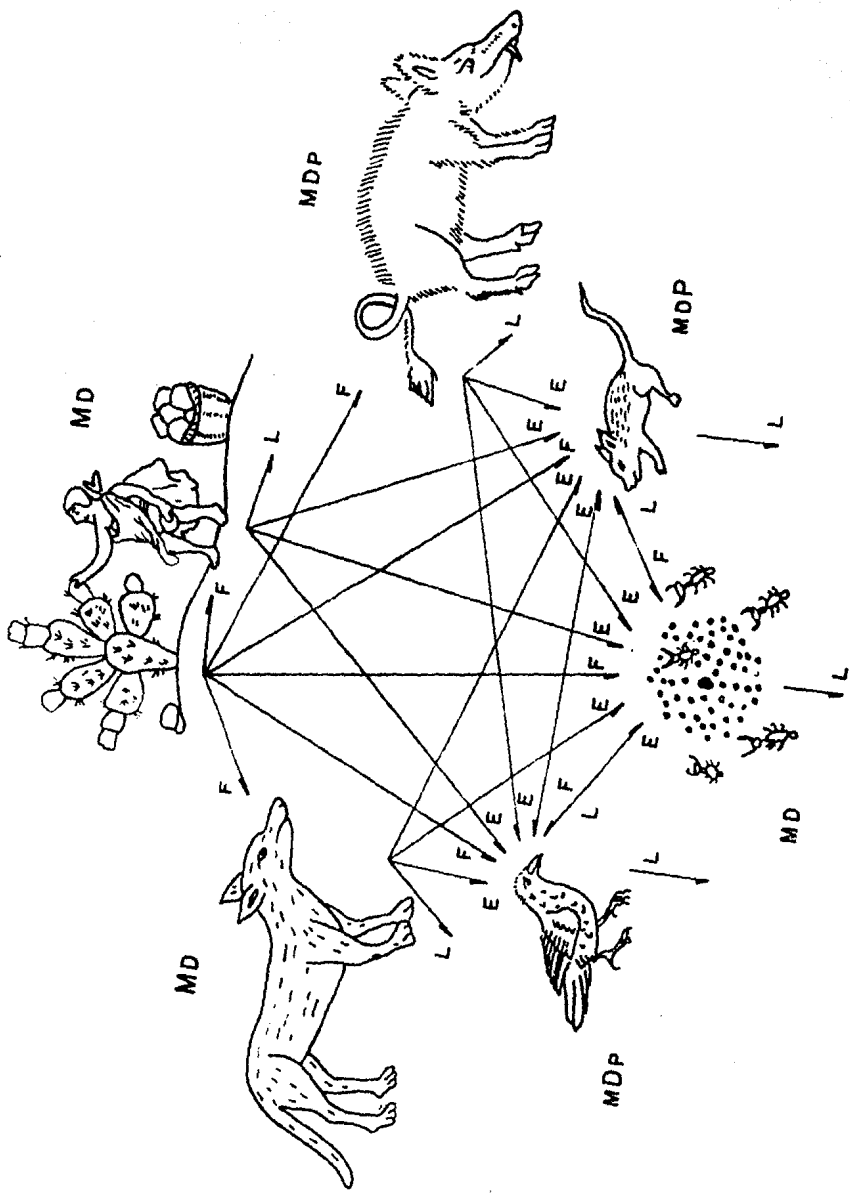
Las poblaciones de Opuntia spp. en el área de estudio han mostrado una amplia variación en la cantidad de frutos producidos entre años. González-Espinosa (1982) reporta para las poblaciones del sitio 1 (Potrero Tortugas) una producción de cerca de 19000 frutos/ha en 1980 y de hasta 68000 frutos/ha en 1981, mientras que estos mismos individuos no presentaron frutos durante 1984 (obs. pers.). Murphy (1968) sugirió que la producción de semillas de manera impredecible puede considerarse como una defensa contra depredación. La variación en la producción de semillas puede ser de tal magnitud que las poblaciones de depredadores no sean capaces de ajustarse a tales cambios, de tal manera, que en años con fructificación masiva se sacie a los depredadores y mayor número de semillas escape con vida. (Janzen 1976, González Espinosa 1982).

INTERPRETACION GENERAL

Los frutos y semillas de las especies de Opuntia son consumidos por varios grupos de animales que pueden mover y ocasionalmente dispersar sus semillas (Fig. 9). Las observaciones y experimentos de campo realizados en este estudio sugieren que la sombra de semillas de estas plantas puede resultar de un balance cambiante de las diversas relaciones de depredación, dispersión y facilitación de recursos entre estos organismos. Parecería que en hábitats con altos niveles de depredación, como en las nopaleras densas, aún el más eficiente dispersor de las semillas de Opuntia contribuiría sólo a distribuir estas, lo que podría disminuir la competencia entre los depredadores y facilitar su coexistencia. En nopaleras abiertas, donde los depredadores pueden ser menos abundantes, aún un eficiente depredador puede interactuar como un ocasional dispersor de semillas. El balance final de la relación de depredación/dispersión parece depender más del contexto ecológico general donde la interacción ocurre que de características intrínsecas de los dispersores.

Glendening (1952) y Janzen (1981a, 1981b, 1981c) proponen que los mamíferos herbívoros de gran tamaño pueden ser eficientes dispersores de semillas de plantas semejantes de Opuntia. Los resultados de este trabajo indican que los grandes ungulados contemporáneos como bovinos, caballos y burros no dañan las semillas que ingieren en los frutos de estas plantas. Sin embargo, la deposición de las semillas en los excrementos difícilmente puede interpretarse como una dispersión eficiente cuando los roedores son abundantes. Janzen y Martin (1982) y Janzen (1985) proponen, inclusive, que las características de los frutos y de las plantas de Opuntia así como

FIGURA 9. Modelo de las posibles relaciones de depredación/dispersión de los frutos y semillas de Opuntia spp. con las especies de animales que habitan las nopaleras del centro de México. Para más detalles véase el texto. F = semillas y/o pulpa de frutos, E = semillas en excrementos, L = semillas sueltas, el sentido de las flechas indican el agente de remoción y/o consumo. M = movedor, D = dispersor, P = depredador, el tamaño de la letra indica los niveles de interacción (bajo, intermedio y alto). Los dibujos fueron tomados del libro XI del Códice Florentino.



la estructura de las nopaleras puede ser el resultado de la selección por un grupo de grandes mamíferos herbívoros que vivieron antes de y durante el Pleistoceno. La posibilidad de que los excrementos con semillas de Opuntia arrojados por estos animales también fueran visitados por los roedores sugiere que el efecto de estos depredadores puede haber afectado la sombra de semillas producidas por la megafauna extinta de una manera similar a la documentada en este estudio para los excrementos de los bovinos. Es posible suponer que las características observadas en los frutos y semillas de Opuntia spp. y de las nopaleras pueden ser el resultado de relaciones coevolutivas difusas de una planta dominante con un amplio conjunto de depredadores y dispersores de semillas.

CONCLUSIONES

1. Las nopaleras del centro de México albergan un amplio grupo de taxa animales (insectos, aves y mamíferos) que ingieren los frutos de Opuntia spp. y pueden contribuir a dispersar sus semillas.
2. Los grupos animales involucrados difieren en la forma e intensidad de consumo de los frutos y semillas de Opuntia spp. y en las condiciones de deposición de las semillas dispersadas.
3. Las relaciones de depredación/dispersión de O. robusta y O. streptacantha con estos taxa animales es diferente entre ellas. Las características bioquímicas, morfológicas y fenológicas de sus frutos sugieren que estas pueden haber evolucionado como resultado de las diferentes necesidades y preferencias estacionales de un mismo grupo de animales.
4. La sobrevivencia de las semillas después de múltiples interacciones de depredación/dispersión aparentemente dependen de características del hábitat, tales como abundancia de poblaciones de roedores y la disponibilidad de recursos opcionales para los granívoros.
5. Las relaciones de depredación/dispersión de los frutos y semillas de Opuntia spp. con los grupos animales observados sugieren que sus características pueden haber evolucionado como resultado de interacciones coevolutivas difusas con un amplio grupo de animales.

LITERATURA CITADA

- Andrews, R. S. y E. K. Bogess. 1978. Ecology of coyotes in Iowa. pp. 249-264 en: M. Bekoff, editor. Coyotes: Biology, Behavior and Management. Academic Press, New York, New York, USA.
- Argenzio, R. A., J. E. Lowe, D. W. Pickard y C. E. Stevens. 1974. Digesta passage and water exchange in the equine large intestine. American Journal of Physiology 226: 1035-1042.
- Augspurger C. K. y 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.
- Bach, C. E. 1980. Effects of plant diversity and time of colonization on herbivore-plant interaction. Oecologia 44: 319-326.
- Ballard J. B. y K. P. Pruess. 1979. Seed selection by an ant Pheidole bicarinata longula Emery (Hymenoptera: Formicidae). Journal of the Kansas Entomological Society 52: 550-552.
- Bazant, J. 1975. Cinco Haciendas mexicanas: Tres siglos de vida rural en San Luis Potosí (1600-1910). El Colegio de México, México, Distrito Federal, México.
- Beattie, A. J. 1983. Distribution of ant-dispersed plants. Sonderbd. Naturwissenschaften Verlag Hamburg 7: 249-270.
- Beattie, A. J. y D. C. Culver. 1981. The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia Forests. Ecology 62: 107-115.
- Beattie, A. J. y D. C. Culver. 1982. Inhumation: how ants and other invertebrates help seeds. Nature 297: 627.
- Beattie, A. J. y D. C. Culver. 1983. The nest chemistry of two seed-dispersing ant species. Oecologia 56: 99-103.
- Berg, R. Y. 1975. Myrmecochorus plants in Australia and their dispersal by ants. Australian Journal of Botany 23: 475-508.
- Berg, W. E. y R. A. Chesness. 1978. Ecology of coyote in Northern Minnesota. pp. 249-264 en: M. Bekoff, editor. Coyotes: Biology, Behavior and Management. Academic Press, New York. New York. USA.
- Bissonette, J. A. 1982. Ecology and social behavior of the collared peccary in Big Bend National Park, Texas, Scientific Monograph Series No. 16, U. S. Department of the Interior, National Park Service, Washington, USA.
- Bock, C. E. y J. H. Bock. 1979. Relationship of the collared peccary to sacaton grassland. Journal of Wildlife Management 43: 813-816.

- Bonaccorso, F. J., W. E. Glanz y C. M. Sandford. 1980. Feeding assemblages of mammals at fruiting Dipteryx panamensis (Papilionaceae) trees in Panama: seed predation, dispersal, and parasitism. *Revista de Biología Tropical* 28: 61-72.
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México Vol.1 Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1963. The cactaceae. Vol. I. Dover New York, New York, USA.
- Brown, J. H. 1973. Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 775-87.
- Brown, J. H. y D. W. Davidson. 1977. Competition between seed eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* 196: 800-802.
- Brown, J. H. y G. A. Lieberman. 1973. Resource utilization and coexistence of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788-797.
- Brown, J. H., O. J. Reichman y D. W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 201-227.
- Callen, E. 1967. Analysis of the Tehuacan cropolites. pp. 261-289 en: Byers, D. S., editor. *The Prehistory of the Tehuacan Valley. Volume One. Environment and subsistence.* University of Texas Press. Austin, Texas.
- Church, D. C. 1975. Digestive physiology and nutrition of ruminants. Vol. I *Digestive Physiology.* 2 ed. O. & Books. Portland, Oregon USA.
- Colunga García-Marín, S.P. 1984. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de Opuntia spp. en el Bajío Guanajuatense. Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.
- Cook, C. W. 1942. Insects and weather as they influence growth of cactus on the central Great Plains. *Ecology* 23: 209-214.
- Cox, G. W. 1980. *Laboratory Manual of General Ecology.* William C. Brown Co. Publ., Dubuque, Iowa.
- Dalquest, W. W. 1953. *Mammals of the Mexican state of San Luis Potosí.* Louisiana State Universities Studies. Biological Science Series number one. Philadelphia, USA.
- Davidson, D. W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 725-737.
- Davidson, D. W. y S. R. Morton. 1981. Competition for dispersal in ant-dispersed plants. *Science* 213: 1259-1261.

- Davidson, D. W. y S. R. Morton. 1984. Dispersal adaptations of some Acacia species in the Australian arid zone. *Ecology* 65: 1038-1051.
- Davidson, D. W., D. A. Samson y R. S. Inouye. 1985. Granivory in the Chihuahuan desert: interactions within and between trophic levels. *Ecology* 66: 486-502.
- De Sahagún, B. Códice Florentino. editado por el Gobierno de la República, Estados Unidos Mexicanos. 1980. Facsímil. Manuscrito 218-20 de la colección Palatina de la Biblioteca Medicea Laurenziana.
- Delgado, A. A. 1985. Caracterización de algunos componentes químicos en frutos ("tunas") de nopal (Opuntia spp.) tunero en el Altiplano Potosino-Zacatecano. Tesis profesional, Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Veracruzana, Orizaba, Veracruz, México.
- Dirzo, R. 1983. Sobre el significado del "co" en co-evolución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 44: 91-94.
- Eisenberg, J. F. 1963. The behavior of heteromyid rodents. University of California Publications in Zoology 69: 1-114.
- Estrada A. y R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by Howling Monkeys (Alouatta palliata) in the tropical Rain Forest of Los Tuxtlas, México, *American Journal of Primatology* 6: 77-91.
- Fogden, P., M. Fogden, y J. M. Peña. 1978. Control, manejo y aprovechamiento de la fauna silvestre de los pastizales. *Pastizales* 9:2-16.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México.
- García-Sánchez, R. 1984. Patrones de polinización y fenología floral en poblaciones de Opuntia spp. en San Luis Potosí y Zacatecas. Tesis profesional, Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México.
- Glendening, G. E. 1952. Quantitative data on the increase of mesquite and cactus on desert grassland range in southern Arizona. *Ecology* 33: 319-328.
- Glyphis J. P., S. J. Milton y W. R. Siegfried. 1981. Dispersal of Acacia cyclops by birds. *Oecologia* 48: 138-141.
- Goetsch, W. 1957. The ants. University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan, USA.
- González-Espinosa, M. 1982. Seed predation by desert harvester ants and rodents in central Mexico. Dissertation. University of Pennsylvania, Philadelphia, Pennsylvania, USA.

- Grant, B. R. y P. R. Grant. 1981. Exploitation of Opuntia cactus by birds on the Galapagos. *Oecologia* 49: 179-187.
- Grenot, C. J. 1983. Desierto Chihuahuense, Fauna del Bolsón de Mapimí. Departamento de Zonas Aridas, Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, Edo. de México, México.
- Hall, R. E. y K. R. Kelson 1959. The mammals of North America. Ronald Press, New York, New York, USA.
- Handel, S. N. 1976. Dispersal ecology of Carex pedunculata (Cyperaceae), a new North American myrmecochore. *American Journal of Botany* 63: 1071-1079.
- Harper, J. E. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, Great Britain.
- Heithaus, E. R. 1981. Seed predation by rodents on three ant dispersed plants. *Ecology* 62: 136-145.
- Hernández-Xolocotzi E. 1970. Mexican experience. pp 317-343 en: H. E. Dregne, editor. Arid lands in transition. American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C., USA.
- Herrera, C. M. 1982a. Defense of ripe fruit from pests: its significance in relation to plant-disperser interactions. *American Naturalist* 120: 218-241.
- Herrera, C. M. 1982b. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.
- Herrera, C. M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 132-141.
- Holdbrook, S. J. 1979. Habitat utilization, competitive interactions, and coexistence of three species of cricetine rodents in east-central Arizona. *Ecology* 60: 758-769.
- Hölldobler, B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, Pogonomyrmex. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 3-44.
- Howe, H. F. 1984. Constraints on the evolution of mutualisms. *The American Naturalist* 123: 764-777.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe, H. F. y G. E. Estabrook, 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist* 111: 817-832.

- Hutto, R. L. 1978. A mechanism for resource allocation among sympatric heteromyid rodent species. *Oecologia* 33: 115-126.
- Inouye, R. S., G. S. Byers y J. H. Brown. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity and community structure of desert annuals. *Ecology* 61: 1344-1351.
- Janis, C. 1976. The evolutionary strategy of the equidae and the origins of rumen and cecal digestion. *Evolution* 30: 757-774.
- Janson, C. H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-391.
- Janzen, D. H. 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *American Naturalist* 111: 691-713.
- Janzen, D. H. 1980. When it coevolution? *Evolution* 34: 611-612.
- Janzen, D. H. 1981a. Guanacaste tree seed-swallowing by Costa Rican range horses. *Ecology* 62: 587-591.
- Janzen, D. H. 1981b. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62: 592-601.
- Janzen, D. H. 1981c. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's Tapir. *Biotropica* 13 (Reproductive Botany, Supplement): 59-63.
- Janzen, D. H. 1982a. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63: 1887-1900.
- Janzen, D. H. 1982b. Attraction of *Liomys* mice to horse dung and the extinction of this response. *Animal Behaviour* 30: 483-489.
- Janzen, D. H. 1982c. Differential seed survival and passage rates in cows and horses, surrogate Pleistocene dispersal agents. *Oikos* 38: 150-156.
- Janzen, D. H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. pp 232-262 en D. J. Futuyma y M. Statkin. *Coevolution*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Janzen, D. H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *American Naturalist* 123: 338-353.
- Janzen, D. H. 1985. Chihuahuan Desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. en: *Biogeography of Mesoamerica*, Symposium, Merida, Yucatán, México, En prensa.

- Janzen D. H. y P. S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: The fruits the Gomphotheres ate. *Science* 215: 19-27.
- Keeley, J. E. 1977. Seed production, seed population in soil, and seedling production after fire for two congeneric pairs of sprouting and nonsprouting chaparral shrubs. *Ecology* 58: 820-829.
- Kenagy, G. J. 1973. Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyid rodent community. *Ecology* 54: 1201-1219.
- Kozlowski, T. T. 1972. Seed biology. Vol. I. Academic Press, New York, New York, USA.
- Kolman, B. y A. Shapiro, 1980. Algebra for college students. Academic Press, New York, New York, USA.
- Lakshminarayana, S. y B. Estrella. 1978. Postharvest respiratory behaviour of tuna (prickly pear) fruit (Opuntia robusta Mill.). *Journal of Horticultural Science* 53: 327-330.
- McAdoo, J. K. y J. A. Young. 1980. Jackrabbits. *Rangelands* 2: 135-138.
- McAdoo, J. K., C. C. Evans, B. A. Roundy, J. A. Young, y R. A. Evans, 1983. Influence of heteromyid rodents on Oryzopsis hymenoides germination. *Journal of Range Management* 36: 61-64.
- McAtee, W. L. 1947. Distribution of seed by birds. *American Midland Naturalist* 38: 214-223.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. pp. 159-191 en: L. E. Gilbert y P. H. Raven, editores, *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press. Austin, USA.
- M'Closkey, R. T. 1980. Spatial patterns in sizes of seeds collected by four species of heteromyid rodents. *Ecology* 61: 486-489.
- Millington, S. J. y P. R. Grant. 1983. Feeding ecology and territoriality of the cactus finch Geospiza scandens on isla Daphne Major, Galápagos. *Oecologia* 58: 76-83.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Murphy, G. I. 1968. Pattern in life history and the environment. *American Naturalist* 102: 391-403.
- O'Dowd, D. J. y M. E. Hay. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral, seed escape from rodents. *Ecology* 61: 531-540.
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1973. A field Guide to Mexican Birds. Houghton-Mifflin, Boston, USA.

- Piña, C. R. 1967. Una visión del México prehispánico. Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal, México.
- Powell, P. W. 1977. La guerra Chichimeca. Fondo de Cultura Económica. México, Distrito Federal, México.
- Price M. V. y N. M. Waser. 1985. Microhabitat use by heteromyid rodents: effects of artificial seed patches. *Ecology* 66: 211-219.
- Pulliam, H. R. y M. R. Brand. 1975. The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology* 56: 1158-1166.
- Pudlo, R. J., A. J. Beattie y D. C. Culver. 1980. Population consequences of changes in a ant-seed mutualism in Sanguinaria canadensis. *Oecologia* 46: 32-37.
- Rabinowitz, D. 1981. Buried viable seed in a North American tall-grass prairie: the resemblance of their abundance and composition to dispersing seeds. *oikos* 36: 191-195.
- Rabinowitz, D. y J. J. Rapp. 1980. Seed rain in North American tall-grass prairie, *Journal of Applied Ecology* 17: 798-802.
- Racine, C. H. y J. F. Downhower. 1974. Vegetative and reproductive strategies of Opuntia (Cactaceae) in the Galápagos Islands. *Biotropica* 6: 175-186.
- Reichman, O. J. 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.
- Reichman, O. J. y D. obsenstein. 1977. Selection of seed distribution types by Dipodomys merriami and Perognathus amplus. *Ecology* 58: 636-643.
- Reynolds, H. G. 1950. Relation of Marriam Kangaroo Rats to range vegetation in southern Arizona. *Ecology* 31: 456-463.
- Reynolds, H. G. 1958. The ecology of the Meriam Kangaroo Rat (Dipodomys merriami Mearns) on the grazing lands of Southern Arizona. *Ecological monographs* 28: 111-127.
- Risch, S. J. 1981. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypotheses. *Ecology* 62: 1325-1340.
- Rivas-Manzano, I. V. 1984. Estudios experimentales sobre la sucesión en agostaderos de "El Gran Tunal", San Luis Potosí. Tesis profesional, Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, México.
- Robins, C. S., Bruun, y H. S. Zim. 1966. Birds of North America: A guide to field identification. Golden Press, New York, New York, USA.

- Rodríguez-Zapata, O. 1981. Fenología reproductiva y aporte de frutos y semillas en dos nopaleras del Altiplano Potosino-Zacatecano. Tesis profesional. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León, México.
- Rosenzweig, M. L. 1973. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. *Ecology* 54: 111-117.
- Rosenzweig y Winakur. 1969. Population ecology of desert rodent communities habitats and environmental complexity. *Ecology* 50: 558-72.
- Rzedowski, J. 1957. Vegetación de las partes áridas de los Estados de San Luis Potosí y Zacatecas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 18: 49-101.
- Rzedowski, J. 1966. Vegetación del estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* 5: 5-291.
- Rzedowski, J. 1979. Vegetación de México. Limusa, México, Distrito Federal, México.
- Santana-Sepúlveda, L. 1981. Actividad de forrajeo y hormigas recolectoras Pogonomyrmex spp. y la disponibilidad de recursos en nopaleras de San Luis Potosí y Zacatecas. Tesis profesional, Escuela de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Schemske, D. W. 1983. Limits to specialization and coevolution in plant-animal mutualisms. pp. 67-109 en M.H. Nitecki, editor. *Coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Siegel, S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. MacGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Smith, C. E. Jr. 1967. Plant remains. pp. 220-260 en: Byers, D. S. editor. *The Prehistory of the Tehuacan Valley. Volume One. Environment and Subsistence*. University of Texas Press, Austin, Texas.
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist* 104: 25-35.
- Snow, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. *Biotropica* 13: 1-14.
- Sowls, L. K. 1971. Social behaviour of the collared peccary Dicotyles tajacu (L.). pp. 144-165. en: Geist V. y F. Walther, editores, *the behaviour of ungulates and its relation to management*. Unwin Brothers, Vol. I. Alberta, Canada.

- Spencer, D. A. y A. L. Spencer. 1941. Food habits of the White-throated wood Rat in Arizona, *Journal of Mammalogy* 22: 280-284.
- Stebbins, R. C. 1966. A field guide to western reptiles and amphibians. Houghton-Mifflin. Co. Boston, USA.
- Tahvanainen, J. O. y R. B. Root. 1972. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore Phyllotreta cruciferae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 10: 321-346.
- Tappe, D. A. 1941. Natural history of the Tulare Kangaroo Rat. *Journal of Mammalogy* 22: 117-148.
- Thompson, J. N. y M. F. Willson. 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. *Science* 200: 1161-1163.
- Trombulak, S. C. y G. J. Kenagy. 1980. Effects of seed distribution and competitors on seed harvesting efficiency in heteromyid rodents. *Oecologia* 44: 342-346.
- van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer, New York, New York, USA.
- Velázquez, C. R. 1962. Aspectos ecológicos, distribución y abundancia de Opuntia streptacantha y Opuntia leucotricha en la región árida de Zacatecas y San Luis Potosí, Tesis profesional, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Estado de México, México.
- West, N. E. 1968. Rodent-influenced establishment of ponderosa pine and bitterbrush seedlings in central Oregon. *Ecology* 49: 1009-1011.
- Wicklow, D. T., R. Kumar y J. E. Lloyd. 1984. Germination of Blue Grama seeds buried by Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environmental Entomology* 13: 878-881.
- Wilson, E. O. 1971. The insect societies. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Willson M. F. y J. N. Thompson. 1982. Phenology and ecology of color in bird-dispersed fruits, or why some fruits are red when they are "green". *Canadian Journal of Botany* 60: 701-713.
- Whitford, W. G. 1978. Foraging in seed-harvested ants. *Ecology* 59: 185-189.
- Whitford, W. G. y G. Ettershank. 1975. Factors affect in foraging activity in Chihuahuan Desert harvester ants. *Environmental Entomology* 4: 689-696.
- Whitford, W. G., P. Johnson y J. Ramirez. 1976. Comparative ecology of the harvester ants Pogonomyrmex barbatus (F. Smith) and Pogonomyrmex rugosus (Emery). *Insectes Sociaux* 23: 117-132.

Zar, J. H. 1974. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, USA.

Zervanos, S. M. y N. F. Hadley. 1973. Adaptational biology and energy relationships of the collared peccary (Tayassu tajacu). Ecology 54: 759-773.

Apéndice 1. Lista no exhaustiva de mamíferos presentes en las nopaleras.
 Nomenclatura según Hall y Kelson (1959). Las especies de roedores
 y lagomorfos presentes en la nopalera de estudio se incluyen en
 el Apéndice 2.

Marsupialia

Didelphis marsupialis mesoamericana Oken, tlacuache

Chiroptera

Leptonycteris nivalis Lydekker, murciélago frugívoro

Myotis californicus mexicanus (Saussure), murciélago insectívoro

Pipistrellus hesperus potosinus Dalquest, murciélago insectívoro

Primates

Homo sapiens L., hombre

Rodentia

Spermophilus spilosoma spilosoma (Bennett), ardilla

S. variegatus variegatus (Erxleben), tachalote

Carnívora

Canis latrans L., coyote

Urocyon cinereoargenteus Baird, zorra

Vulpes velox Brisson, zorra

Procyon lotor Storr, mapache

Taxidea taxus Waterhouse, tejón

Mephitis macroura Geoffroy-Saint-Hilaire & G. Cuvier, zorrillo

Conepatus mesoleucus Gray, zorrillo

Spilogale putorius Gray, zorrillo

Lynx rufus escuinapae J. A. Allen, lince

Apéndice 1. Continuación

Perissodactyla

Equus caballus L., caballo

Equus asinus L., burro

Artiodactyla

Tayassu tajacu Fischer, jabalín

Dama virginiana Zimmermann, venado cola blanca

Antilocapra americana Ord, berrendo

Bos taurus L., ganado vacuno

Capra hircus L., ganado caprino

Ovis aries L., ganado ovino

Apéndice 2. Lista de especies de roedores y lagomorfos presentes en la nopalera de estudio (con base en González-Espinosa 1982). Nomenclatura según Hall y Kelson (1959).

Rodentia

Heteromyidae

Perognathus flavus medius Baker

P. hispidus zacatecae Osgood

P. nelsoni nelsoni Merriam

P. lineatus Dalquest

Dipodomys ordii palmeri (J.A. Allen)

D. phillipsii ornatus (véase Genoways y Jones 1971)

Liomys irroratus alleni (Coues)

Cricetidae

Reithrodontomys fulvescens griseoflavus Merriam .

Neotoma albigula leucodon Merriam

N. goldmani Merriam

Peromyscus maniculatus blandus Osgood

Peromyscus spp.

Lagomorpha

Lepus californicus asellus Miller

Sylvilagus auduboni parvulus (J.A. Allen)

S. floridanus orizabae (Merriam)

Apéndice 3. Lista preliminar de especies de aves presentes en la nopalera de estudio (E. Mellink comun. pers.). Nomenclatura según Robins, Bruun y Zim (1966) y Peterson y Chalif (1973).

Cathartidae

Cathartes aura

Accipitridae

Parabuteo unicinctus

Falconidae

Polyborus plancus

Phasianidae

Callipepla squamata

Columbidae

Columbina inca

Zenaida asiatica

Zenaida macroura

Strigidae

Bubo virginianus

Picidae

Colaptes auratus

Picoides scalaris

Melanerpes aurifrons

Tyrannidae

Pyrocephalus rubinus

Tyranus vociferans

Empidonax minimus

Myiarchus cinerascens

Apéndice 3. Continuación

Corvidae

Aphelocoma ultramarinaCorvus cryptoleucus

Troglodytidae

Campylorhynchus brunneicapillusThryomanes bewickii

Mimidae

Toxostoma curvirostreMimus polyglottos

Ptilonotidae

Phainopepla nitens

Laniidae

Lanius ludovicianus

Parulidae

Vermivora spp.

Icteridae

Icterus parisorum

Vireonidae

Vireo belli

Fringillidae

Cardinalis sinuatusCardinalis cardinalisPipilo fuscusPasserculus sandwichensis

Apéndice 3. Continuación

Ammodramus savannarum

Chondestes grammacus

Spizella atrogularis

Spizella passerina

Carpodacus mexicanus

Carpodacus cassinii

Apéndice 4. Número de noches-trampa/mes para cada micrositio (SC = sobre O. streptacantha, BC = bajo O. streptacantha, ST = sobre O. robusta, BT = bajo O. robusta, H = en hormiguero y E = en excremento) observado en el estudio.

Micrositio	JUL	AGO	SEP	OCT	NOV
Sitio 1					
H	45	30	30	30	30
E	<u>45</u>	<u>30</u>	<u>29</u>	<u>28</u>	<u>30</u>
Total	90	60	59	58	60
Sitio 2					
SC	45	45	45	41	36
BC	45	45	45	42	36
ST	45	45	45	40	36
BT	45	45	45	42	36
H	60	60	57	47	45
E	<u>60</u>	<u>60</u>	<u>60</u>	<u>47</u>	<u>45</u>
Total	300	300	297	259	234
Sitio 3					
SC	45	45	45	43	36
BC	45	45	45	43	36
ST	45	45	45	45	36
BT	45	45	45	42	36
H	30	30	25	26	24
E	<u>-</u>	<u>30</u>	<u>27</u>	<u>21</u>	<u>24</u>
Total	210	240	232	220	192

Apéndice 5a. Número de semillas y otros alimentos acarreados por las hormigas recolectoras Pogonomyrmex barbatus (media \pm una desviación estándar) por nido, por día. Verano, Sitio 2.

ESPECIE	JUN	JUL.	AGO
AMARYLLIDACEAE			
<u>Agave salmiana</u>	0.4 \pm 1.2	0.0	0.0
ANACARDIACEAE			
<u>Schinus molle</u>	0.8 \pm 2.8	0.8 \pm 1.6	8.8 \pm 18.0
CACTACEAE			
<u>Opuntia spp.</u>	179.5 \pm 140.0	68.8 \pm 47.4	14.0 \pm 12.4
CHENOPODIACEAE			
<u>Atriplex</u>	0.4 \pm 1.2	12.0 \pm 22.4	14.0 \pm 18.0
<u>Chenopodium spp.</u>	0.0	0.0	34.8 \pm 52.4
COMPOSITAE			
<u>Ambrosia confertiflora</u>	3.2 \pm 5.6	0.0	0.0
<u>Bahia shaffenerii</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Heterosperma pinnatum</u>	2.4 \pm 4.4	0.0	4.8 \pm 2.0
<u>Parthenium bipinatifidum</u>	0.0	0.0	12.8 \pm 14.8
<u>Sanvitalia procumbens</u>	0.4 \pm 1.2	0.0	0.0
<u>Schkuria pinnata</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Tagetes spp.</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Zaluzania triloba</u>	0.0	0.0	0.0
M	0.0	0.0	0.0
C	0.4 \pm 1.2	0.0	0.0
CRUCIFERAE			
<u>Lepidium lasiocarpum</u>	0.0	0.0	56.8 \pm 106.0
GERANIACEAE			
<u>Erodium cicutarium</u>	0.8 \pm 2.8	0.0	4.0 \pm 3.2
GRAMINEAE			
<u>Aristida spp.</u>	0.8 \pm 2.8	0.0	0.8 \pm 2.0
<u>Bouteloua spp.</u>	8.4 \pm 6.0	0.0	14.0 \pm 28.0
<u>Buchlbe dactyloides</u>	7.2 \pm 13.6	0.0	4.0 \pm 5.6
<u>Eragrostis spp.</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Leptochloa dubia</u>	0.0	0.0	16.0 \pm 19.6
<u>Lycurus phleoides</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Microchloa kunthii</u>	0.0	0.0	170.0 \pm 291.2
<u>Panicum spp.</u>	4.4 \pm 6.8	4.0 \pm 4.8	44.8 \pm 34.0
<u>Pappophorum spp.</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Setaria spp.</u>	12.0 \pm 17.6	0.0	116.0 \pm 131.2
<u>Tragus berteronianus</u>	0.4 \pm 1.2	0.0	0.0
N	0.0	0.0	0.0
P	0.0	0.0	0.0

Apéndice 5a. Continuación

ESPECIE	JUN	JUL	AGO
LEGUMINOSEAE			
<u>Crotalaria pumila</u>	7.6 \pm 12.0	1.6 \pm 2.0	2.0 \pm 2.0
<u>Dalea bicolor</u>	9.6 \pm 12.8	0.0	0.8 \pm 2.0
<u>Mimosa biuncifera</u>	0.0	0.0	0.0
MALVACEAE			
<u>Malva spp.</u>	0.8 \pm 2.8	0.0	4.0 \pm 5.6
NYCTAGINACEAE			
<u>Altionia spp.</u>	0.0	0.0	18.0 \pm 36.0
PORTULACACEAE			
<u>Portulaca spp.</u>	0.0	0.0	138.8 \pm 148.8
<u>Talinum spp.</u>	0.4 \pm 1.2	0.0	12.8 \pm 20.8
VERBENACEAE			
<u>Verbena spp.</u>	0.0	0.0	6.0 \pm 9.6
OTRAS ESPECIES			
A	0.4 \pm 1.2	0.0	0.0
B	0.4 \pm 1.2	0.0	0.0
D	0.8 \pm 2.0	0.0	0.0
E	0.4 \pm 1.2	0.0	0.0
F	0.4 \pm 1.2	0.0	0.0
G	0.0	0.8 \pm 1.6	0.0
H	0.0	0.8 \pm 1.6	0.0
J	0.0	0.0	4.8 \pm 7.6
K	0.0	0.0	2.0 \pm 4.0
R	0.0	0.0	4.0 \pm 8.0
S	0.0	0.0	0.0
Q	0.0	0.0	10.8 \pm 22.0
Z	0.0	0.0	10.8 \pm 22.0
OTROS ALIMENTOS			
Anteras y pétalos	22.8 \pm 27.2	0.8 \pm 1.6	0.0
Pulpa de frutos	11.6 \pm 13.6	7.2 \pm 3.6	0.0
Hojas	26.4 \pm 23.2	38.4 \pm 21.6	22.8 \pm 9.6
Excrementos	19.6 \pm 9.6	6.4 \pm 6.8	10.8 \pm 6.4
Huesos	0.4 \pm 1.2	0.0	0.0
Hongos	0.0	0.4 \pm 0.4	0.0
Insectos y arácnidos	25.2 \pm 12.8	12.0 \pm 5.6	22.8 \pm 9.6

Apéndice 5b. Número de semillas y otros alimentos acarreados por las hormigas recolectoras Pogonomyzex barbatus (media \pm una desviación estándar) por nido, por día. Otoño. Sitio 2

ESPECIE	JUN	JUL	AGO
AMARYLLIDACEAE			
<u>Agave salmiana</u>	0.0	0.8 \pm 2.0	2.0 \pm 4.0
ANACARDIACEAE			
<u>Schinus molle</u>	0.0	0.0	2.0 \pm 4.0
CACTACEAE			
<u>Opuntia spp.</u>	4.0 \pm 3.2	2.0 \pm 4.0	3.0 \pm 2.0
CHENOPODIACEAE			
<u>Atriplex</u>	0.0	0.0	2.0 \pm 4.0
<u>Chenopodium spp.</u>	0.0	0.0	0.0
COMPOSITAE			
<u>Ambrosia confertiflora</u>	0.8 \pm 2.0	4.0 \pm 2.0	0.0
<u>Bahia shaffenerii</u>	4.0 \pm 8.0	0.0	0.0
<u>Heterosperma pinnatum</u>	48.8 \pm 33.6	24.8 \pm 10.0	8.0 \pm 7.2
<u>Parthenium bipinatifidum</u>	44.8 \pm 84.8	14.8 \pm 24.8	0.8 \pm 2.0
<u>Sanvitalia procumbens</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Schkuria pinnata</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Tagetes spp.</u>	2.0 \pm 4.0	2.0 \pm 4.0	10.8 \pm 13.6
<u>Zaluzania triloba</u>	16.8 \pm 26.0	172.0 \pm 296.4	56.0 \pm 74.0
M	0.0	10.8 \pm 11.2	0.8 \pm 2.0
C	4.8 \pm 10.0	0.0	0.0
CRUCIFERAE			
<u>Lepidium lasiocarpum</u>	124.8 \pm 210.4	20.0 \pm 34.8	0.0
GERANIACEAE			
<u>Erodium cicutarium</u>	42.0 \pm 40.4	24.0 \pm 40.4	0.8 \pm 2.0
GRAMINEAE			
<u>Aristida spp.</u>	0.0	60.0 \pm 83.2	8.0 \pm 13.6
<u>Bouteloua spp.</u>	68.8 \pm 68.4	476.8 \pm 436.2	138.0 \pm 87.6
<u>Buchloë dactyloides</u>	2.0 \pm 4.0	2.0 \pm 2.4	0.0
<u>Eragrostis spp.</u>	60.8 \pm 86.4	18.8 \pm 18.4	0.8 \pm 2.0
<u>Leptochloa dubia</u>	1440.8 \pm 1289.6	270.0 \pm 327.6	56.8 \pm 8.8
<u>Lycurus phleoides</u>	0.0	6.8 \pm 14.0	0.0
<u>Microchloa kunthii</u>	6.8 \pm 14.0	4.8 \pm 10.0	4.8 \pm 10.0
<u>Panicum spp.</u>	22.8 \pm 13.2	0.0	0.8 \pm 2.0
<u>Pappophorum spp.</u>	0.8 \pm 2.0	4.8 \pm 7.6	0.8 \pm 2.0
<u>Setaria spp.</u>	42.8 \pm 40.8	8.8 \pm 10.0	2.0 \pm 4.0
<u>Tragus berteronianus</u>	0.0	0.8 \pm 2.0	0.0
N	0.0	12.0 \pm 21.2	2.0 \pm 4.0
P	0.0	0.0	26.8 \pm 39.6

Apéndice 5b. Continuación

ESPECIE	SEP	OCT	NOV
LEGUMINOSAE			
<u>Crotalaria pumila</u>	4.8 \pm 3.6	4.8 \pm 6.0	0.8 \pm 2.0
<u>Dalea bicolor</u>	2.0 \pm 4.0	4.8 \pm 10.0	0.0
<u>Mimosa biuncifera</u>	2.8 \pm 2.0	0.0	0.0
MALVACEAE			
<u>Malva spp.</u>	0.0	0.0	0.0
NYCTAGINACEAE			
<u>Altonia spp</u>	2.8 \pm 6.0	0.0	0.0
PORTUACAEAE			
<u>Portulaca spp.</u>	62.8 \pm 72.8	4.0 \pm 8.0	0.0
<u>Talinum spp.</u>	2.0 \pm 2.4	0.0	0.0
VERBENACEAE			
<u>Verbená spp.</u>	12.0 \pm 8.0	0.0	0.0
OTRAS ESPECIES			
A	4.0 \pm 8.0	0.0	0.0
B	0.0	0.0	0.0
D	0.0	0.0	0.0
E	0.0	0.0	0.0
F	0.0	0.0	0.0
G	0.0	0.0	0.0
H	0.0	0.0	0.0
J	0.0	0.0	0.0
K	0.0	0.0	0.0
R	0.0	26.0 \pm 49.2	0.0
S	0.0	8.0 \pm 16.0	0.0
Q	0.0	0.0	0.0
Z	0.0	0.0	0.0
OTROS ALIMENTOS			
Anteras y pétalos	4.0 \pm 4.8	0.0	0.0
Pulpa de frutos	0.0	0.0	0.0
Hojas	10.0 \pm 4.4	6.0 \pm 6.0	2.0 \pm 2.0
Excrementos	4.0 \pm 4.8	6.0 \pm 6.0	12.8 \pm 10.0
Huesos	0.0	0.8 \pm 1.6	0.0
Hongos	0.0	0.0	0.0
Insectos y arácnidos	14.8 \pm 6.0	6.0 \pm 6.0	6.8 \pm 7.2

Apéndice 6a. Número de semillas y otros alimentos expulsados por las hormigas recolectoras Pogonomyrmex barbatus (media + una desviación estándar) por nido, por día. Verano. Sitio 2.

ESPECIE	JUN	JUL	AGO
AMARYLLIDACEAE			
<u>Agave salmiana</u>	0.0	0.0	0.0
ANACARDIACEAE			
<u>Schinus molle</u>	0.5 + 1.4	0.0	3.0 + 6.0
CACTACEAE			
<u>Opuntia spp.</u>	64.5 + 61.6	25.6 + 15.2	18.0 + 23.0
CHENOPODIACEAE			
<u>Atriplex</u>	0.0	0.8 + 1.8	2.0 + 2.3
<u>Chenopodium spp.</u>	0.0	0.0	5.0 + 7.6
COMPOSITAE			
<u>Ambrosia confertiflora</u>	2.0 + 3.0	0.8 + 1.8	0.0
<u>Heterosperma pinnatum</u>	2.0 + 3.0	0.0	2.0 + 4.0
<u>Parthenium bipinatifidum</u>	0.0	0.0	4.0 + 5.6
<u>Schkuria pinnata</u>	0.0	0.0	2.0 + 2.3
<u>Tagetes spp.</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Zaluzania triloba</u>	0.0	0.0	0.0
M	0.0	0.0	0.0
C	0.0	4.8 + 10.7	0.0
CRUCIFERAE			
<u>Lepidium lasiocarpum</u>	0.0	0.0	4.0 + 8.0
GERANIACEAE			
<u>Erodium cicutarium</u>	0.0	0.0	4.0 + 5.6
GRAMINEAE			
<u>Aristida spp.</u>	1.5 + 3.0	0.0	0.0
<u>Bouteloua spp.</u>	1.5 + 4.2	0.0	17.0 + 34.0
<u>Buchlöe dactyloides</u>	1.0 + 1.8	0.8 + 1.8	2.0 + 4.0
<u>Eragrostis</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Leptochloa dubia</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Lycurus phleoides</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Michochloa kunthii</u>	0.0	0.0	10.0 + 17.4
<u>Panicum spp.</u>	2.5 + 4.2	0.0	46.0 + 30.9
<u>Setaria spp.</u>	0.5 + 1.4	6.4 + 10.0	28.0 + 38.8
<u>Tragus berteronianus</u>	0.0	0.0	0.0
N	0.0	0.0	0.0
LEGUMINOSEAE			
<u>Crotalaria pumila</u>	2.5 + 4.2	2.4 + 3.6	7.0 + 3.8
<u>Dalea bicolor</u>	1.5 + 2.1	0.0	0.0
NYCTAGINACEAE			
<u>Altionia spp.</u>	0.0	0.0	6.0 + 7.6

Apéndice 6a. Continuación

ESPECIE	JUN	JUL	AGO
PORTULACACEAE			
<u>Portulaca</u> spp.	0.0	0.0	55.0 + 89.5
<u>Talinum</u> spp.	0.0	0.0	20.0 + 40.0
OTRAS ESPECIES			
A	0.5 + 1.4	0.0	0.0
D	0.5 + 1.4	0.0	0.0
E	0.5 + 1.4	0.0	0.0
K	0.0	0.0	0.0
Z	0.0	0.0	2.0 + 2.3
OTROS ALIMENTOS			
Antera y pétalos	5.5 + 8.0	0.0	0.0
Hojas	1.5 + 3.0	19.2 + 34.1	8.0 + 11.3
Excrementos	3.5 + 3.3	0.0	0.0
Insectos y arácnidos	5.0 + 5.5	1.6 + 2.2	1.0 + 2.0

Apéndice 6b. Número de semillas y otros alimentos expulsados por las hormigas recolectoras Pogonomyrmex barbatus (media \pm una desviación estándar) por nido, por día. Otoño. Sitio 2.

ESPECIE	SEP	OCT	NOV
<u>ANARYLLIDACEAE</u>			
<u>Agave salmiana</u>	0.0	0.0	2.0 \pm 4.0
<u>ANACARDIACEAE</u>			
<u>Schinus molle</u>	0.0	0.0	0.0
<u>CACTACEAE</u>			
<u>Opuntia spp.</u>	1.0 \pm 2.0	1.0 \pm 2.0	1.0 \pm 2.0
<u>CHENOPODIACEAE</u>			
<u>Atriplex</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Chenopodium spp.</u>	0.0	0.0	0.0
<u>COMPOSITAE</u>			
<u>Ambrosia confertiflora</u>	1.0 \pm 2.0	0.0	0.0
<u>Heterosperma pinnatum</u>	10.0 \pm 5.2	11.0 \pm 6.0	2.0 \pm 2.3
<u>Parthenium bipinatifidum</u>	2.0 \pm 4.0	0.0	0.0
<u>Schukuria pinnata</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Tagetes spp.</u>	0.0	0.0	1.0 \pm 2.0
<u>Zaluzania triloba</u>	0.0	12.0 \pm 13.8	8.0 \pm 8.6
M	0.0	0.0	1.0 \pm 2.0
C	3.0 \pm 6.0	0.0	0.0
<u>CRUCIFERAE</u>			
<u>Lepidium lasiocarpum</u>	0.0	3.0 \pm 2.0	0.0
<u>GERANIACEAE</u>			
<u>Erodium cicutarium</u>	0.0	0.0	1.0 \pm 2.0
<u>GRAMINEAE</u>			
<u>Aristida spp.</u>	0.0	0.0	0.0
<u>Bouteloua spp.</u>	9.0 \pm 18.0	54.0 \pm 59.7	10.0 \pm 5.2
<u>Buchlœa dactyloides</u>	3.0 \pm 3.8	0.0	1.0 \pm 2.0
<u>Eragrostis spp.</u>	0.0	3.0 \pm 3.8	0.0
<u>Leptochloa dubia</u>	42.0 \pm 16.8	20.0 \pm 11.8	8.0 \pm 9.8
<u>Lycurus phleoides</u>	0.0	6.0 \pm 7.0	0.0
<u>Microchloa kunthii</u>	0.0	1.0 \pm 2.0	0.0
<u>Panicum spp.</u>	3.0 \pm 6.0	2.0 \pm 2.3	4.0 \pm 5.6
<u>Setaria spp.</u>	4.0 \pm 5.6	1.0 \pm 2.0	0.0
<u>Tragus berteronianus</u>	2.0 \pm 4.0	0.0	0.0
N	0.0	0.0	4.0 \pm 8.0
<u>LEGUMINOSEAE</u>			
<u>Crotalaria pumila</u>	1.0 \pm 2.0	6.0 \pm 2.3	0.0
<u>Dalea bicolor</u>	0.0	0.0	0.0
<u>NYCTAGINACEAE</u>			
<u>Altonia spp.</u>	1.0 \pm 2.0	0.0	0.0

Apéndice 6b. Continuación

ESPECIE	SEP	OCT	NOV
PORTULACACEAE			
<u>Portulaca</u> spp.	19.0 + 26.4	1.0 + 2.0	0.0
<u>Talinum</u> spp.	0.0	0.0	0.0
OTRAS ESPECIES			
A	0.0	0.0	0.0
D	0.0	0.0	0.0
E	0.0	0.0	0.0
K	0.0	0.0	1.0 + 2.0
Z	0.0	0.0	0.0
OTROS ALIMENTOS			
Anteras y pétalos	0.0	0.0	0.0
Hojas	0.0	0.0	0.0
Excrementos	0.0	0.0	1.0 + 2.0
Insectos y arácnidos	0.0	0.0	1.0 + 2.0

Apéndice 7. Número de roedores capturados en cada micrositio (SC = sobre O. streptacantha, BC = bajo O. streptacantha, ST = sobre O. robusta, BT = bajo O. robusta, H = en hormiguero, y E = en excremento) durante el verano (julio y agosto) y el otoño (octubre y noviembre).

	Verano							Otoño						
	SC	BC	ST	BT	H	E	Total	SC	BC	ST	BT	H	E	Total
<u>N. goldmani</u>														
sitio 1	-	-	-	-	18	12	30	-	-	-	-	13	14	27
sitio 2	30	6	12	4	6	8	66	17	8	9	10	13	14	71
sitio 3	27	10	8	9	8	-	62	24	11	5	11	6	8	65
<u>L. irroratus</u>														
sitio 1	-	-	-	-	9	7	16	-	-	-	-	5	16	21
sitio 2	0	12	0	8	2	4	26	0	17	0	14	6	11	48
sitio 3	0	1	0	11	1	13	13	0	9	0	9	2	6	26
<u>Dipodomys spp.</u>														
sitio 1	-	-	-	-	12	3	14	-	-	-	-	6	0	6
sitio 2	0	10	0	7	6	10	33	0	4	0	4	9	13	30
sitio 3	0	2	0	1	10	-	13	0	9	0	6	16	11	42
<u>Perognathus spp.</u>														
sitio 1	-	-	-	-	14	21	35	-	-	-	-	22	16	38
sitio 2	0	9	0	9	11	9	38	0	12	0	6	14	6	38
sitio 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Total														
sitio 1	-	-	-	-	53	43	96	-	-	-	-	46	46	92
sitio 2	30	37	12	28	25	31	163	17	41	9	34	42	44	187
sitio 3	27	13	8	21	19	-	88	24	29	5	26	24	25	133

Apéndice 8. Número de semillas de O. robusta expulsadas durante las primeras 72 horas después del consumo de los frutos de estas plantas por tres personas.

Número total estimado de semillas ingeridas

A = 3393, 12 frutos

B = 3801, 12 frutos

C = 4504, 12 frutos

Número de semillas expulsadas

hora	A		B		C	
	S/e	%	S/e	%	S/e	%
0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	84	2.2	0	0
24	2792	82.3	3141	82.6	3141	69.7
36	1047	39.8	0	0	58	1.2
48	242	7.1	0	0	35	0.7
60	15	0.41	0	0	0	0
72	0	0	0	0	0	0
Total	4096	120.7	3225	84.8	3234	71.8

S/e = número de semillas expulsadas por excremento

% = porcentaje del número de semillas ingeridas

Apéndice 9. Número de semillas de O. robusta expulsadas durante los cinco días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos vacas y un toro.

Número total de semillas ingeridas por los tres bovinos = 39218, 75 frutos*

Número de semillas expulsadas por los tres bovinos

día	número de semillas expulsadas por excremento	total	%
0	0	0	
1	0,0,0,0,0,0,0,0,0,53,88,165,165,172,400,405	1448	3.69
2	3,20,29,44,44,72,191,247,251,257,308,437,566 576,600,701,741,1204,3561	12945	33.01
3	0,0,0,0,0,0,0,0,10,15,21,26,32,53,70,73,94 100,115,132,141,154,212,243,302.	1801	4.59
4	0,3,10 24,29,31,41	138	0.35
5	0	0	0.0
No. total de semillas		16273	41.64

* 25 frutos cada animal

% = porcentaje del número de semillas ingeridas

Apéndice 10. Número de semillas de O. streptacantha expulsadas durante los cinco días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos vacas y un toro.

Número total de semillas ingeridas por los tres bovinos = 10982, 75 frutos*

Número de semillas expulsadas por los tres bovinos

día	número de semillas expulsadas por excremento	total	%
0	0	0	0.0
1	0,0,0,0,0,0,0,0,41,47,135,154,176,188,371,423	1537	14.0
2	41,66,79,106,141,154,172,176,182,212,250 251,256,265,325,344,360,394,423,978	5972	54.38
3	0,0,0,0,0,0,0,0,13,18,24,71,100,119,147,188 265,281,306	1532	13.95
4	0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,3,6,21,22,24,47,53 125	294	2.68
5	0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,29,35,59	123	1.12
	no, total de semillas	9458	86.12

* 25 frutos cada animal

% = porcentaje del número de semillas ingeridas

Apéndice 11. Número de semillas de O. robusta expulsadas durante los cuatro días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos caballos (alazán y cara blanca).

Número total de semillas ingeridas

alazán = 3904, 10 frutos

cara blanca = 4936, 10 frutos

Número de semillas expulsadas

día	alazán			cara blanca		
	s/e	total	%	s/e	total	%
0	0	0	0	0	0	0
1	0,0,18,20,31	69	1.7	0,0,0,0,0,10,20,35	66	1.3
2	15,21,31,72,174	314	8.0	30,35,53,72,205	396	8.0
3	31,31,41,124,198	476	12.0	0,31,31,41,61,81, 102,123	472	9.5
4	0,20,31,53,93	197	5.0	15,41,44,51,71,119	341	6.9
	Total	1056	26.9	Total	1275	25.7

s/e = número de semillas expulsadas por excremento

% = porcentaje del número de semillas ingerido

Apéndice 12. Número de semillas de O. streptacantha expulsadas durante los cuatro días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos yeguas (güera y muñeca)

Número total de semillas ingerido

güera = 1597, 10 frutos

muñeca = 1383, 10 frutos

Número de semillas expulsado

güera			muñeca		
día	total	%	día	total	%
0	0	0	0	0	0
1	22	1.4	1	0	0
2	165	10.3	2	623	45.0
3	294	18.4	3	466	33.7
4	35	2.2	4	31	2.2
Total	516	32.3	Total	1120	80.9

% = porcentaje del número de semillas ingerido

Apéndice 13. Número de semillas de *Opuntia* spp. (*O. streptacantha* y *O. robusta*) expulsadas durante los cinco días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos jabalíes (tambor y vieja).

Número total de semillas ingeridas por los dos jabalíes

O. streptacantha = 2307, 17 frutos* *O. robusta* = 11699, 25 frutos**

Número de semillas expulsadas por los dos jabalíes

<i>O. streptacantha</i>					<i>O. robusta</i>				
día	rotas	enteras	total	%	día	rotas	enteras	total	%
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1	32	617	649	28.2	1	140	525	665	5.7
2	13	151	164	7.1	2	55	68	123	1.0
3	2	72	74	3.2	3	77	490	567	4.8
4	2	15	17	.7	4	138	176	314	2.7
5	12	46	58	2.5	5	141	301	442	3.8
Total	61	901	962	41.7	551	1560	2111	18.0	

* 9 frutos tambor, 8 frutos vieja

** 15 frutos tambor, 10 frutos vieja

% = porcentaje del número de semillas ingerido

Apéndice 14. Número de semillas de Opuntia spp. expulsadas durante los días de observación que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por dos venados (O. robusta) y tres chivos (O. streptacantha).

Número de semillas ingeridas

venados = 2341, 9 frutos*

chivos = 1977, 15 frutos **

O. robusta

O. streptacantha

número de semillas expulsadas

venados			chivos		
día	total	%	día	total	%
0	0	0	0	0	0
1	289	12.3	1	0	
2	221	9.4	2	223	11.3
3	165	7.0	3	102	5.1
4	0	0	4	106	5.4
			5	35	1.7
Total	675	28.7	Total	466	23.5

* 6 frutos venado A, 3 frutos venado B

** 5 frutos por cada chivo

% = porcentaje del número de semillas ingerido

Apéndice 15. Número de semillas de O. streptacantha expulsadas durante los tres días que siguieron al consumo de los frutos de estas plantas por un coyote y dos mapaches.

Número de semillas ingeridas

coyote = 644, 5 frutos

mapaches = 668, 6 frutos*

Número de semillas expulsadas

coyote			mapache		
día	total	%	día	total	%
0	0	0	0	0	0
1	?**	?	1	?**	?
2	19	2.9	2	527	78.9
3	0	0	3	5	0.7

* 3 frutos por cada animal

** excrementos perdidos por descuido

% porcentaje del número de semillas ingeridas

Apéndice 16. Semillas encontradas en los graneros de tres hormigueros
de Pogonomymex barbatus. Sitio 2.

	<u>mayo 24</u>	<u>julio 1</u>	<u>julio 2</u>
<u>Opuntia</u> spp.	-	3	-
<u>Heterosperma pinnatum</u>	8	-	-
<u>Chenopodium</u> spp	4	31	66
<u>Setaria</u> spp.	904	53	10
<u>Schkuria pinnata</u>	-	1	383
<u>Ambrosia</u> spp.	-	-	24
<u>Dalea bicolor</u>	-	1	-
<u>Zaluzania triloba</u>	-	16	-
A	-	124	-

Apéndice 17. Semillas encontradas en las cámaras de las madrigueras de los roedores. Sitio 2.

	junio 7 <u>N. albigula</u>	julio 21 roedor pequeño
<u>Opuntia spp.</u>		
Flor	4	-
Cáscara de fruto	3	-
Semillas rotas	196	180
Semillas enteras	7	-
<u>Crotalaria pumila</u>		
Vainas vacías	15	-
Vainas enteras	1	1
Semillas enteras	5	4
<u>Jatropha spatulata</u>		
Testas rotas	7	-
Semillas enteras	2	-
Semillas		
<u>Buchlōe dactiloides</u>		
	7	-
<u>Milla biflora</u>		
	1	3
<u>Panicum spp.</u>		
	1	7
<u>Eragrostis spp.</u>		
	2	-
<u>Buteloua spp. (espigas)</u>		
	5	-
Insectos	1	7