

00376
-10.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DISPERSION DE SEMILLAS BIOTICA DE
Myrtillocactus geometrizans EN EL VALLE DE
TEHUACAN, PUEBLA.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(**ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES**)
P R E S E N T A :
BIOL. MONICA GABRIELA PEREZ VILLAFANA

DIRECTOR: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET



MEXICO, D. F.

278021

2000



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres de quién siempre he recibido un cariño y apoyo incomparable.
Gracias por todo y principalmente por soportar mis interminables locuras.

A mis hermanos y sobrinos de quienes he aprendido a disfrutar mi vida con su
compañía.

A todos los integrantes de la ONU, nombrados así por mí, Hudson Agrelli †
(Brasil), Noé Gaucín (Querétaro), Sergio Salgado (Chiapas), Martha Yañez
(D.F.), Irma Salazar (Toluca), Gerardo Carreón (D.F.), David Monteagudo
(España) y Mirna Ambrosio (Veracruz), porque gracias a ustedes aprendí lo
importante que es la amistad y el compañerismo, gracias por hacer las clases
divertidas, por llevarme a conocer mi ciudad y por todos esos días maravillosos
e inolvidables en la Facultad de Ciencias.

A Mónica Benway quién me impulsa siempre a seguir adelante con su enorme
amistad y brillantes consejos. A Héctor Gómez de Silva mi mejor amigo, por
estar conmigo en todo momento, ayudarme a salir adelante y hacerme ver que
la vida es diferente.

A todos los que tienen esa curiosidad de saber más sobre nuestra Tierra.

(...)
Andei mais um pouco
senti meus pés pequenos...
cansados...
um calor no corpo...
meus braços pesavam...
Não queria mais um amigo
queria uma árvore para me deitar
e nada mais...

Estou com tanta fome...
sinto que há comida por perto...
achei uma companhia
embora sem vida, era algo
que me distraía...

Era um desenho no bolso de meu vestido rasgado,
eram três pássaros, uma estrada,
um rio e uma árvore enorme...
e atrás havia um mensagem assim:

*Acorde para a vida!
Mas nunca abandone seus melhores amigos, a natureza
invista em seus desejos,
lute por um caminho com esperanças,
dê valor ao que coloca na boca,
não reclame das vestes que cobrem seu corpo...
Apenas viva com humildade...*

Era apenas um sonho, tão distante
Que tinha a ver comigo, e com a realidade.

Karla Basmar de Araújo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. Alfonso Valiente Banuet y a la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga por tener la difícil tarea de ser mis asesores y dirigir este trabajo, también quiero darles las gracias por todo su apoyo durante mis estudios.

Así mismo quiero agradecer a todas aquellas personas que dedicaron parte de su tiempo a leer y hacer valiosos comentarios para la mejora del escrito, la M en C. Laura Márquez, Dr. Adolfo Navarro, Dra Blanca Hernández, Dr. Eduardo Iñigo y al M. en C. Alberto Rojas.

Al Dr. Héctor Godínez (Chano) por proporcionarme información bibliográfica, por sus consejos y ayudarme a resolver mis dudas, gracias por dedicar mucho de su tiempo en leer mi trabajo una y otra vez, aportando importantes sugerencias y por compartir conmigo sus experiencias de campo.

Al Biól. Cuauhtémoc Chávez, y al Dr. Héctor Godínez por su valiosa ayuda en los análisis estadísticos de los datos, al Biól. Héctor Gómez de Silva por ayudarme en el análisis de acumulación de especies y por su apoyo en el trabajo de campo.

A la Biól Margarita de la ENEP Iztacala, por su ayuda en la elaboración de los análisis bromatológicos. Gracias a Karina y Sonia por su enorme ayuda en las pruebas de germinación.

A la P. de Biól. Olga García, a José Antonio Soriano y a la Biól. Lilita Montañez, por su cooperación en el trabajo de campo, por su incomparable compañía y sobre todo por soportarme en mis momentos críticos; quiero dar las gracias a todas aquellas personas que colaboraron en mi instalación en ese lugar mágico, la cima del Cutá

Gracias a mis Padres, a Laura, Martha, Karla (mis mejores ayudantes de campo) y a su familia de Olga, por visitarnos y hacer más placentera nuestra estancia en el Cutá.

Finalmente agradezco al Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza proyecto A1-97/036, Dirección General de Asuntos de Personal Académico, UNAM Proyecto IN-207798 por financiar este estudio.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	ii
INTRODUCCIÓN	1
ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS	5
Área de estudio	5
Biología y Fenología de <i>Myrtillocactus geometrizans</i>	7
Frutos	8
Calidad nutricional de los frutos	8
Efectividad de los dispersores	9
Cantidad	10
Registro de visitantes	10
Redes	12
Calidad	13
Depositación de semillas	13
Trabajo experimental	13
Pruebas de germinación	14
RESULTADOS	16
Biología y fenología de <i>Myrtillocactus geometrizans</i>	16
Visitantes de <i>Myrtillocactus geometrizans</i>	17
Conducta de alimentación	23
Frecuencia de visitas	25
Pruebas de germinación	28
DISCUSIÓN	31
LITERATURA CITADA	39
APÉNDICE I	47

RESUMEN

En este trabajo se analizó la dispersión de semillas de la cactácea columnar *Myrtillocactus geometrizans* cuyos frutos presentan un síndrome de dispersión de ornitocoria. Se hizo una descripción de la fenología de la especie la cual presenta un periodo de fructificación prolongado (de marzo a septiembre). Se determinó la efectividad de los dispersores de semillas de *Myrtillocactus geometrizans* en especial de aves y pequeños mamíferos considerando los componentes de cantidad y calidad que definen la efectividad. Se registró un total de 24 especies de aves que consumen los frutos del garambullo y tres mamíferos, dos terrestres *Urocyon cinereoargenteus* y *Bassariscus astutus* y un murciélago *Sturnira lilium*. Según los datos del índice de efectividad *Phainopepla nitens*, *Melanerpes hypopolius*, *Mimus polyglottos* y *Sturnira lilium* resultan ser especies que pueden ser consideradas como dispersores legítimos de las semillas de *M. geometrizans*. Sin embargo, debido a que para esta cactácea la calidad del dispersor es importante para la germinación y sobrevivencia de las plántulas, *P. nitens* resulta ser un dispersor legítimo de sus semillas ya que es una especie relativamente abundante en la cima del Cutá, presenta porcentajes y tasas de germinación altas, y por su conducta de forrajeo las semillas tiene una alta probabilidad de ser depositadas en sitios adecuados para su germinación. El proceso de establecimiento ocurre exitosamente bajo la copa de arbustos los cuales son referidos como plantas nodrizas y la dispersión de las semillas resulta ser un mecanismo fundamental en la dinámica demográfica de esta cactácea.

Los tres mamíferos presentaron porcentajes y tasas de germinación altas, pero *Urocyon cinereoargenteus* y *Bassariscus astutus* no se consideran dispersores legítimos debido a que las semillas son depositadas en su mayoría en áreas abiertas expuestas a la radiación solar y *Sturnira lilium* por ser una especie común en áreas húmedas es rara en la cima del cerro Cutá, por lo que sus frecuencias de visita son bajas.

INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es el mecanismo mediante el cual las semillas son alejadas de la planta madre, por medios diferentes tales como el viento, agua o bien por animales, permitiéndole a las plantas colonizar nuevos sitios, evitar la competencia intraespecífica y la alta depredación (Begon *et al.* 1986, García 1991, Granados 1994, Ortíz 1994). Es un proceso clave en el ciclo reproductivo de las plantas, al influir directamente en la adecuación de éstas (Howe & Estabrook 1977, Verdú *et al.* 1989, Fleming & Sosa 1994).

Los animales son motivados a través de una recompensa (García 1991, Ortíz 1994), que consiste en la obtención de un tejido nutritivo (pulpa) rico en azúcares y otros componentes, que los animales al comer digieren, expulsando las semillas en sus heces o por regurgitación, contribuyendo con esto a la dispersión de semillas (McAtte 1947, García 1991, Ortíz 1994).

Consecuentemente, en la relación planta-dispersor, hay una asociación de costo-beneficio, en la que las plantas invierten energía y nutrientes para la producción del fruto obteniendo como beneficio la dispersión de sus semillas, y en el caso de los dispersores, al ingerir los frutos incrementan su masa corporal y obtienen la energía necesaria para realizar sus actividades (Snow 1971).

La dispersión de semillas por las aves y los murciélagos se ve restringida entre otros factores por los procesos digestivos, ya que la estructura y funcionamiento del tracto digestivo pueden condicionar el tipo y número de especies que sea capaz de consumir, lo que determina la diversidad de la dieta y la amplitud del nicho que llegan a ocupar (Humphrey & Bonaccorso 1979, Bonaccorso & Humphrey 1984, Fleming 1988).

Las características de los frutos tales como el tamaño, la forma, la dureza de la cáscara, el contenido nutricional y el número de frutos producidos por las plantas, determinan el número y tipo de especies que pueden alimentarse de

ellos. Estos caracteres en las plantas condicionan los diferentes síndromes de dispersión, como es la la quiropterocoria, caracterizada por la presencia de frutos con colores blanquecinos poco llamativos, con cáscaras suaves y con olores rancios. Los frutos por lo general dehiscentes, se forman en las partes externas del follaje, lo que los hace accesibles durante el vuelo (Van der Pijl 1982, Howe 1986, Fleming 1988, Molinari 1993). En la ornitocoria, los frutos son de colores llamativos cuando están maduros, dada la excelente visión de las aves y por su actividad diurna, olor ausente o tenue, pues el sentido del olfato de las aves es pobre. Éstos son carnosos y su localización es externa o interna con respecto al follaje, debido a la relativa facilidad con la que las aves se desplazan dentro de él (Van der Pijl 1982, Molinari 1993).

La participación de una especie en la dispersión de semillas se evalúa considerando la efectividad, que es la contribución que el agente dispersor hace a la futura reproducción de una planta (Schupp 1993). Por tanto, la efectividad es considerada como punto clave en estudios de dispersión de semillas por animales (Schupp 1993, Loiselle & Blake 1999) y se define por la cantidad de semillas removidas y por la calidad de dispersión. La cantidad de semillas dispersadas depende del número de visitas hechas a la planta y el número de semillas dispersadas por visita. Por otra parte, la calidad está en función al tratamiento que reciben las semillas en la boca y el tracto digestivo, además de las condiciones microambientales y los factores bióticos que existen donde el agente dispersor deposita las semillas, los cuales influyen en la probabilidad de que una semilla depositada pueda germinar, sobrevivir y convertirse en adulto (Schupp 1993, Loiselle & Blake 1999). Para poder entender el papel de los dispersores, es necesario conocer la dinámica del proceso, evaluando la efectividad del agente dispersor y evaluando cuál de los componentes es más importante en el establecimiento de la planta (Schupp 1993, Herrera *et al.* 1994).

La efectividad varía entre especies, dependiendo de la abundancia de los dispersores, de la importancia del fruto en la dieta y de su disponibilidad (Schupp 1993, Izhaki *et al.* 1995, Loiselle & Blake 1999). El estudio de los factores que intervienen en la dispersión de semillas permite explicar, en parte, los patrones de distribución y abundancia de las plantas, además de proporcionar información para la conservación de las especies.

En el Valle de Tehuacán, considerado como el centro de diversidad más importante de cactáceas columnares, es de particular relevancia evaluar el proceso de transportación de las semillas de estas plantas, dado que todas las especies de cactáceas requieren de la presencia de plantas perennes que actúen como nodriza para que la semilla germine y los nuevos individuos sobrevivan durante los primeros estadíos (Valiente-Banuet *et al.* 1991a, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991). Esto enfatiza la importancia de la transportación de las semillas directamente bajo la sombra de plantas nodrizas para germinar y llegar a una etapa adulta (Valiente-Banuet *et al.* 1991b, Valiente-Banuet & Ezcurra 1991). Zonas como el Valle de Tehuacán, se caracterizan por presentar una condición limitante de humedad, insolación intensa y suelos pobres en materia orgánica, (Bravo y Sánchez 1978, Rzedowski 1978). La diseminación de propágulos en estos sitios es promovida por la frugivoría efectuada por varias especies de vertebrados (Valiente com. pers., McAuliffe 1988).

La mayoría de las cactáceas columnares aquí encontradas son dispersadas por aves, siendo de vital importancia para el mantenimiento de sus poblaciones (Valiente-Banuet *et al.* 1996). También algunas especies de murciélagos pueden ejercer una influencia importante y variada sobre este proceso ecológico, debido a sus diversos hábitos de alimentación (Medellín 1993).

El presente trabajo tiene como objetivos el describir la biología de la fructificación y la dispersión de semillas del Garambullo (*Myrtillocactus*

geometrizers) (Mart.) Console, así como el evaluar de manera general el síndrome de la ornitocoria. Se estudiaron aspectos generales de la fenología del garambullo, evaluando los posibles factores que intervienen en la selección de frutos, por aves y pequeños mamíferos, que favorecen la dispersión de semillas. Se evaluó la efectividad de los diferentes dispersores de semillas de esta cactácea, en particular de aves y pequeños mamíferos.

La efectividad de los dispersores se consideró, evaluando la cantidad, (frecuencia de visitas del dispersor a la planta por hora, número de frutos consumidos, abundancia relativa de las aves y murciélagos en el sitio de estudio) y la calidad (tiempo de permanencia de las semillas en el tracto digestivo del dispersor, porcentaje y velocidad de germinación de semillas y sitio donde fueron depositadas las semillas).

ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El Valle de Tehuacán situado al centro de México, es un lugar con una sorprendente diversidad vegetal que comprende a más de 2750 especies de plantas, de las cuales cerca del 30 % son endémicas siendo un número grande respecto a la superficie del Valle de Tehuacán (10,000 Km²) (Dávila *et al.* 1993). Junto con la Cuenca del Río Balsas, es el centro de diversificación de cactáceas columnares más importante con 45 de las 70 especies descritas y con un total 12 especies endémicas (Dávila *et al.* 1993, Valiente-Banuet *et al.* 1991b, Valiente-Banuet *et al.* 1996).

El presente estudio se llevó a cabo en la cima del cerro Cutá dentro del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, localizado a los 18°20' N y 97°27'W (a 4 Km del poblado de Zapotitlán) (Fig. 1) (Osorio *et al.* 1996, Palacios 1999). El Cutá es un macizo montañoso de edad Cretácica cuya altura va de los 1500 a los 1700 metros sobre el nivel del mar cubriendo una superficie de 1500 m² (Osorio *et al.* 1996). El tipo de vegetación dominante es la selva baja caducifolia rodeada por matorral xerófilo, en el que las cactáceas columnares constituyen el elemento fisonómicamente dominante (Villaseñor *et al.* 1990, Valiente-Banuet *et al.* 1997).

El clima es cálido y semiárido, con una temperatura media anual de 21°C y una precipitación media anual de 380 mm, durante el verano (Valiente-Banuet *et al.* 1996). *Myrtillocactus geometrizans*, es una cactácea columnar candelabriforme comúnmente conocida como garambullo. Se distribuye en Baja California Sur y Norte, sur de Tamaulipas, norte de Jalisco, sur de Zacatecas, norte de Aguascalientes, San Luis Potosí, Valle de Mezquital (Hidalgo), Valle de Tehuacán (Puebla) y noroeste de Oaxaca. Se estima que *M. geometrizans* tiene una densidad de 1 individuo cada 10 m² (Osorio *et al.* 1996).

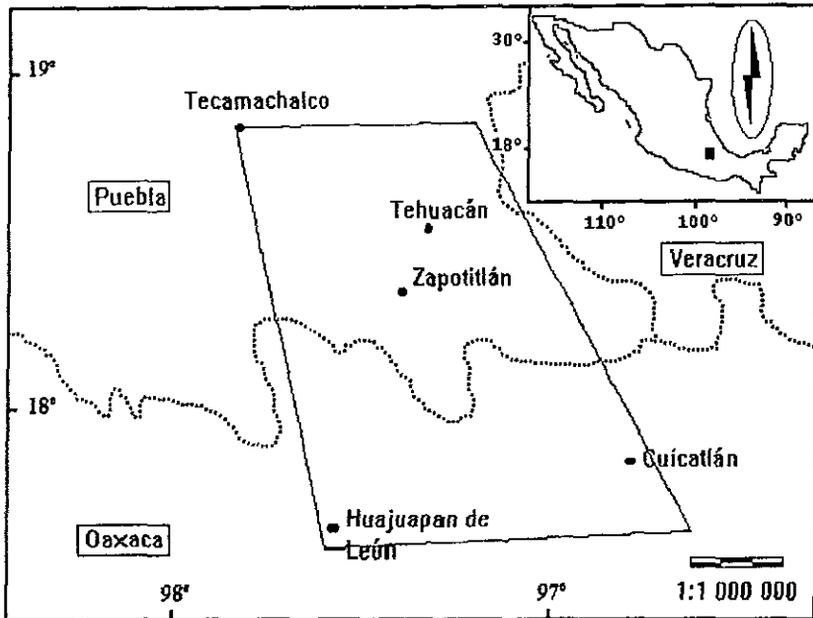


Figura 1. Localización del área de estudio Zapotitlán de las Salinas, Puebla México (Mapa tomado de Rojas-Martínez *et al.* 1999).

En el Valle de Tehuacán crece en los alrededores de Zapotitlán Salinas y es considerada como una planta importante, debido a su abundancia en la cima del Cutá (Osorio *et al.* 1996, Cortés 1997). Cortés (1997) reporta que *M. geometrizzans* presenta dos periodos de floración. La primera que inicia a finales de febrero y termina en mayo, con una floración masiva entre el 20-25 de mayo. La segunda época de floración con un número considerablemente menor de flores que la anterior, se inicia a finales de junio y principios de julio.

El periodo de fructificación es variable, en algunas plantas inicia a mediados de mayo, mientras que en otras es hasta finales de junio. Algunas terminan de fructificar en junio y otras hasta finales de septiembre (Cortés 1997, Palacios 1999). Su fruto es pequeño de 1 a 2 cm de largo globoso, de color purpúreo oscuro, sin espinas y sus semillas miden de 1.5 a 2 mm (Bravo y Sánchez 1978). Los frutos son apreciados por la gente local por su agradable sabor, tienen importancia comercial, de donde se obtiene fruta fresca y fruta seca (pasas), que utilizan para elaborar agua fresca, nieve, vino, curados y mermelada (Bravo y Sánchez 1978, Cortés 1997).

Biología y Fenología de *Myrtillocactus geometrizans*

Para determinar los factores que intervienen en la selección de frutos, así como la oferta de éstos durante el periodo de fructificación, se estudió la biología y fenología de *Myrtillocactus geometrizans*.

Al inicio del periodo de fructificación de *Myrtillocactus geometrizans* (14 y del 23 al 25 de abril de 1998), se eligieron al azar 20 plantas. A cada uno de los individuos se les marcaron aleatoriamente cinco ramas y se les contó el número de frutos. Se calculó el número promedio de frutos producidos por rama obteniendo la producción de frutos promedio disponibles al inicio de la fructificación con su respectiva desviación estándar (González & Quintana 1986, Verdú *et al.* 1989).

Para describir la fenología se realizaron visitas al área de estudio, de dos días por mes de febrero de 1998 a enero de 1999, haciendo observaciones a las plantas, determinando cualitativamente los periodos de floración, fructificación y el periodo no reproductivo.

Frutos

De las 20 plantas elegidas se colectaron al azar 30 frutos maduros (por ser una muestra representativa) de los que se obtuvieron los siguientes datos: tamaño (mm) (largo y ancho), peso (g) (fresco y seco), color del fruto ya maduro, olor (con olor o sin olor perceptible al humano) y número promedio de semillas (Berlanga 1991, Schöndube 1994, Martínez 1996).

Se hizo una correlación entre el número de semillas con el largo y ancho del fruto, con el propósito de evidenciar si existe relación entre el tamaño del fruto y el número de semillas producidas.

Calidad nutricional de los Frutos.

Para obtener el valor nutricional de los frutos se colectaron al azar frutos maduros de las plantas que se encontraban dentro del área de estudio, dichos frutos fueron llevados al laboratorio para la realización de análisis químicos (bromatológicos). Se determinó la cantidad de proteínas (nitrógeno total), carbohidratos disponibles y lípidos, siguiendo los métodos analíticos convencionales:

Nitrógeno total (microKjeldahl): Se pesaron 0.05 g de muestra seca, posteriormente se colocó en un matraz Kjeldahl de 250 ml. Se agregó 5 g de la mezcla de catalizadores (49.5 g de K_2SO_4 , 0.9 g de $CUSO_4 \cdot 5H_2O$ y 0.5 g de HgO , se pone 1 g de catalizador por muestra) y 12.5 ml de H_2SO_4 concentrado para iniciar la digestión calentándolo en una parrilla, el calentamiento se suspendió cuando la mezcla tornó a un color azul cristalino.

En un matraz Erlenmeyer se vertieron 65 ml de ácido bórico al 5 % y dos gotas de solución indicadora y se colocó debajo del refrigerante, para recuperar el resultado de la destilación.

Al matraz Kjeldahl se le agregó 100 ml de NaOH al 28 % y perlas de ebullición, para realizar la destilación hasta coleccionar 250 ml en el matraz Erlenmeyer, finalmente se tituló el destilado con HCl 0.1N hasta que virara (Montes 1966).

Carbohidratos: Se colocaron 0.25 g de muestra seca en tubos de ensayo y se les agregó 1 ml de reactivo de cobre. La mezcla se calentó a baño maría (80°C) por 10 min y se dejó enfriar de 1 a 2 min. A cada tubo se le agregó 1 ml del reactivo de Nelson (Molibdato de amonio disuelto en agua destilada y ácido sulfúrico mezclado con arsenato de sodio). Las muestras se agitaron con un vortex y se dejaron reposar por 30 min. Se midió la absorbancia en un espectrofotómetro a una longitud de onda de 565 nm (Schöndube 1994).

Lípidos: Se colocaron 5 g de muestra seca y en un matraz bola con 200 ml de éter de petróleo, el cual arrastra a todas las grasas al efectuar la destilación y por diferencia de peso se obtuvo el porcentaje de grasas contenidas en la muestra. Con los datos obtenidos se realizaron los cálculos matemáticos pertinentes para obtener la cantidad de nitrógeno total, carbohidratos disponibles y lípidos presentes en los frutos. (Montes 1966, Ortega y Hernández 1986, Schöndube 1994).

Se calculó el porcentaje de agua que los frutos proporcionan a los individuos. La pulpa de 30 frutos, fue separada cuidadosamente de las semillas, se pesó (pulpa fresca) y se colocó en una secadora a 60°C hasta que alcanzara un peso constante. Obteniendo por diferencia de peso la cantidad de agua contenida por fruto (Herrera 1982, Sorensen 1984, Foster 1987).

Efectividad de los dispersores

La efectividad fue estimada tomando en cuenta los componentes cantidad y calidad propuestos por Schupp (1993).

Para evaluar la cantidad se consideró la abundancia de los dispersores, frecuencia de visita por hora el número de frutos consumidos y para la calidad se

evaluó el tiempo de permanencia de las semillas dentro del tracto digestivo del dispersor, porcentaje y tasa de germinación y el sitio donde fueron depositadas las semillas. La efectividad fue calculada considerando solo cuatro de los componentes, debido a que para ellos se contó con la información completa para las diferentes especies. El cálculo se hizo de la siguiente manera:

Efectividad= (abundancia relativa)(frecuencia de visitas)(porcentaje de germinación)

Cantidad

Registro de visitantes

Aves:

Para llevar a cabo las observaciones, se hizo una salida al campo del 9 de mayo al 7 de junio de 1998. Se seleccionaron 4 sitios, donde el registro de visitantes fuera favorable desde varios puntos, es decir donde el observador tuviese una buena visibilidad para el registro de todos los visitantes (Ortiz 1994). Una vez establecidos los sitios, se efectuaron observaciones directas a 3 plantas de *M. geometrízans* por cada punto de observación, con la intención de recabar el mayor número de registros posibles. El observador se colocó a una distancia aproximada de 20 metros, para no perturbar a los visitantes que se acercaron a alimentarse (Ortiz 1994). Se realizaron 24 días de observación (mayo y junio), en las mañanas de las 07:00 a 12:00 am y por las tardes de 15:00 a 17:30 pm períodos que coinciden con la hora pico de la actividad de las aves (Foster 1990, Valiente-Banuet *et al.* 1996). El registro de las aves se llevó a cabo con binoculares de 20 x 50 (Super Zenth) y 10 x 25 (Samyang), las especies, fueron identificadas con el uso de las guías de campo de Peterson & Chalif (1973), National Geographic Society (1983) y Howell & Webb (1995) Se registró el número de individuos por visita (grupos mixtos o monoespecíficos, solitarios o en

pareja), hora de llegada y hora de partida, cuando fue posible el número de frutos consumidos y el número de visitas a la planta por los agentes dispersores.

En las observaciones de campo se tomó el tiempo de manipuleo (seg.) (desde que el ave toca por primera vez el fruto hasta que lo deglute) con un cronómetro (CASIO) y se consideró la técnica de forrajeo debido a que ésta puede influir sobre el tiempo que los frugívoros permanecen en la planta y el número de frutos que pueden llegar a consumir (Pérez 1996). La técnica de forrajeo fue descrita de acuerdo con Moermond & Denslow (1985).

Tipo I. El ave arranca y traga el alimento (La fruta es arrancada y comida de un solo bocado).

Tipo II. El ave corta y macera el alimento (Los detalles varían de acuerdo con la especie).

Tipo III. El ave empuja y pica el alimento (El método más común es que el ave arranque el fruto y se lo lleve a otra percha donde manipula y come la pulpa, otras veces el fruto permanece sobre la planta, mientras que el ave toma trozos de la pulpa).

Con los datos obtenidos se construyó una curva acumulativa de las aves frugívoras que se alimentaron de los frutos de *M. geometrizans*, usando el modelo ACE (Abundance-based Coverage Estimator), el cual emplea las abundancias de las especies y con base en esto se hace una estimación del número total de especies frugívoras que se alimentan del garambullo (Chadzon *et al.* en prensa). De esta forma se evaluó si el método de muestreo fue eficaz y se determinó qué tan completo fue el listado de las especies frugívoras de aves que se alimentaron del *M. geometrizans* (León *et al.* 1998, Chadzon *et al.* en prensa). Con los datos obtenidos durante el registro de visitantes, se calculó la frecuencia relativa de visita de las especies de aves frugívoras que se alimentaron del garambullo. Las frecuencias fueron calculadas dividiendo el número de visitas totales de cada especie entre el número total de horas de observación de cada especie.

Mamíferos:

Para el registro de mamíferos se utilizaron los mismos puntos de observación que para las aves y las observaciones fueron hechas de 19:00 a 24:00 pm, con ayuda de lentes de visión nocturna (Night Voyager II Vision in Night 1#50 N 3 100520). Durante el desarrollo de trabajo de campo no fue posible observar a los murciélagos en el momento en que se acercaban a tomar alimento, por lo que se carece de estos datos.

Redes

Con el propósito de capturar y estimar la abundancia de las especies de aves y murciélagos frugívoros que se alimentan del garambullo, se colocaron 5 redes ornitológicas de nylon (2 de 12m x 2.6m y 3 de 6m x 2.6m) en áreas cercanas a los *M. geometrizans*. Las redes se mantuvieron abiertas las 24 hrs del día, del 9 de mayo al 7 de junio de 1998 (cubriendo un total de 3000 hrs/red y 109 2 m²) (Fleming *et al.* 1972, Kunz 1982, Amín 1996).

Para las aves capturadas se registró: la especie, fecha, hora, sexo (en caso de ser posible) y estado reproductivo. En cuanto a los murciélagos se les tomaron los siguientes datos: especie, fecha, hora, sexo y condición reproductiva (Amín 1996). Los organismos al ser capturados se pusieron en sacos de tela individuales durante 15 minutos, para coleccionar sus excretas. En el caso de que las aves o los murciélagos no evacuaran en ese tiempo fueron liberados (Gaona 1997). Las excretas se depositaron en bolsas de papel carentes de humedad y luz para evitar la germinación. Se rotularon con la fecha, hora de colecta, lugar y especie; posteriormente fueron revisadas en el laboratorio. Todas las excretas de pequeños mamíferos frugívoros encontradas dentro del área de estudio fueron colectadas y depositadas en bolsas de papel para su posterior revisión en el laboratorio. Las excretas se identificaron con ayuda del manual de campo de Aranda (1981).

Calidad

Deposición de las semillas

Con la finalidad de saber si las semillas eran llevadas por los dispersores a sitios en los que las condiciones fuesen favorables para su germinación, donde existieran plantas perennes que actuaran como nodrizas, se realizó un esquema del área de observación, donde se localizaron los cuatro puntos cardinales y el tipo de vegetación que predomina en cada uno de los puntos (N, área donde predomina *Neobuxbaumia tetetzo* (Tetechos), S, área de selva baja, E, área donde predomina *Neobuxbaumia tetetzo* (Tetechos) y O, área donde se encuentra una mezcla de *Myrtillocactus geometrizans* (Garambullo) y plantas del género *Prosopis* (Mezquites). Posteriormente se anotó la dirección por donde se acercaron y hacia donde se retiraron las aves frugívoras después de alimentarse.

Se plantearon las siguientes hipótesis: H_0 = No hay diferencias significativas entre la dirección a la que las aves se dirigen después de alimentarse. H_A = Hay diferencias significativas entre la dirección a la que las aves se dirigen después de alimentarse al sitio que las aves frugívoras visitan después de alimentarse. Para probar la hipótesis se hizo una comparación entre observados y esperados, mediante una prueba de X^2 . Los observados se obtuvieron directamente del campo y los esperados se calcularon dividiendo el número total de veces que las aves volaron a las cuatro direcciones y se dividieron entre cuatro (N,S,E,O) (Sokal & Rohlf 1981).

Trabajo experimental.

Las especies de aves (6 especies) y murciélagos (1 especie) frugívoros capturados, fueron colocadas en jaulas individuales de 90 x 60 x 40 cm, por un periodo no mayor de 2 días. El número de individuos por especie que fueron puestos en cautiverio dependió de la frecuencia de captura de cada una de las

especies. Las aves fueron alimentadas por la mañana (8:00 A.M.), después de que su tracto digestivo se había limpiado en la noche anterior. Sorensen 1984 y Foster (1987) mencionan que el tracto digestivo de las aves después de dos horas de no haber ingerido alimento se encuentra totalmente desocupado.

Se les ofreció la misma cantidad de frutos (10 g) a todas las especies y aproximadamente a las 13:00 hrs, los restos de fruto fueron retirados y pesados. Las excretas se colectaron en bolsas de papel.

Para las aves y murciélagos puestos en cautiverio se tomaron los siguientes datos: Método de alimentación (forma como toma el fruto), tiempo de manipuleo (considerado desde el momento que toma o toca por primera vez hasta que lo deglute), tiempo de digestión (tiempo que las semillas tardan en ser expulsadas) y número de excretas (Sorensen 1984, Foster 1987, Pérez 1996, Arizmendi *et al.* 1996).

Los murciélagos fueron alimentados por las noches, a las 21:00 hrs. se les ofreció de 10 a 15 g de frutos de *M. geometrizans* y a las 24:00 hrs se removieron los restos, siguiendo el mismo procedimiento descrito para las aves (Schöndube 1994). Para cada especie puesta en cautiverio se procuró tener repeticiones (al menos tres).

Posteriormente con estos datos obtuvimos el tiempo promedio de permanencia de las semillas en el tracto digestivo con su respectiva desviación estándar.

Pruebas de germinación

Las semillas de *Myrtillocactus geometrizans* obtenidas de las excretas de aves y pequeños mamíferos fueron sometidas a una prueba de germinación, así como las semillas extraídas directamente de los frutos, sin haber recibido ningún tratamiento (Control) determinando la proporción de semillas viables; (Ortiz 1994, Rivas 1993). El método consistió en poner 50 semillas extraídas de las excretas

de cada una de las especies de frugívoros en una caja de Petri con papel filtro (previamente esterilizadas) y 4 ml de agua purificada con dos réplicas. Las semillas antes de ser puestas en las cajas se lavaron con hipoclorito de sodio al 10% para evitar el crecimiento de hongos. Posteriormente todas las cajas fueron revisadas diariamente contando el número de semillas germinadas. Una semilla se consideraba germinada una vez que emergía la radícula (Rivas 1993, Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet 1998).

Para determinar si existen diferencias significativas entre el número promedio de semillas germinadas por día, por cada especie, se realizó un análisis de varianza de dos vías, por ser un método que permite determinar diferencias significativas entre las varianzas de dos factores simultáneamente (Zar 1974). Por otro lado, para indicar si existen diferencias significativas entre el porcentaje total de germinación de cada una de las especies, se empleó un análisis de varianza de una vía, que considera un solo factor, para discernir la naturaleza de la variación de nuestros datos, se empleó la prueba de Tukey para hacer un análisis de comparación múltiple que nos mostró entre cuales especies existieron diferencias significativas en la tasa de germinación (Sokal & Rohlf 1981, Zar 1974).

RESULTADOS

Biología y Fenología de *Myrtillocactus geometrizans*

El periodo de floración de *M. geometrizans* inició en el mes de enero y culminó en marzo, cuando se encontraron las últimas flores con frutos inmaduros. El periodo de fructificación es largo, abarcó los meses de marzo a septiembre, siendo el mes de mayo cuando los frutos maduros son más evidentes, el resto del año (3 meses) *M. geometrizans* permanece en periodo no reproductivo (sin flores ni frutos) (Figura 2).

Meses	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E
Estado												
Floración	■	■	■									■
Fructificación		■	■	■	■	■	■	■	■			
No reproductivo									■	■	■	

Figura 2. Fenología de *Myrtillocactus geometrizans* a lo largo de 12 meses de observación de febrero de 1998 a enero de 1999 en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla.

Se estimó que *M. geometrizans* al mes después del inicio del periodo de fructificación (en el mes de abril) ofrece a sus consumidores un promedio de 153 frutos por rama (Tabla 1).

Tabla 1. Número promedio (\pm desviación estándar) de frutos producidos por *M. geometrizans* ($n=20$ plantas), por costilla y por rama (abril de 1998), así como el número promedio de frutos encontrados en el suelo en el periodo de fuertes vientos (mes de junio de 1998) en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla.

Por rama	153.33 \pm 71.02
Por Costilla	25.24 \pm 17.46
No. de frutos tirados/m ²	259 frutos/m ² \pm 347.80

En lo que respecta a los frutos, cuando están maduros son de color púrpura, de tamaño pequeño en promedio de largo son de 15.44 mm (\pm 3.04) por 10.20 mm (\pm 2.24) de ancho. Se estimó un número promedio de 85 (\pm 33.34) semillas por fruto. No se encontró relación entre el número de semillas y el tamaño de los frutos (ancho y número de semillas $r=0.09$, largo y número de semillas $r= -0.35$). Tienen un peso fresco de 2.74 g (\pm 0.40) y un peso seco de 1.02 g (\pm 0.13) ($n= 30$), lo que indica que están compuestos por un 63% de agua.

En los análisis bromatológicos se observa que los frutos están compuestos por un 24.12% carbohidratos utilizables, un 9.88% de lípidos y 2.94% de proteínas.

Visitantes de *Myrtillocactus geometrizans*

Un total de 27 especies, incluyendo aves y mamíferos, se alimentaron de los frutos de *Myrtillocactus geometrizans* durante el mes de mayo (Tablas 2 y 3). El 26% del total de las especies registradas son consideradas como depredadoras por ser granívoras y destruir las semillas al alimentarse de los frutos, y el 74% pueden ser considerados como dispersores legítimos.

Tabla 2. Mamíferos que se alimentaron de los frutos de *Myrtillocactus geometrizans*, en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla.

Especies de mamíferos frugívoros	
Orden	
Familia	Especie
Chiroptera	
Phyllostomidae	<i>Sturnira lilium</i>
Carnivora	
Canidae	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>
Procionidae	<i>Bassariscus astutus</i>

Mediante la captura con redes se identificó una especie de murciélago y por medio de la colecta de excretas, se registraron dos especies de mamíferos terrestres (Tabla 2). El mayor número de excretas colectadas correspondió a *Bassariscus astutus* (Cacomixtle) (14 excretas) en las que se estimó contenían de 3 a 41 frutos y en promedio 542.41 (\pm 436.29) semillas por excreta. En el caso de las excretas de *Urocyon cinereoargenteus* (Zorra gris) (12 excretas) y éstas contenían de 1 a 24 frutos y en promedio 877 (\pm 483.9) semillas por excreta. Es importante aclarar que en este estudio no se intentó capturar a los pequeños y medianos mamíferos por lo que es posible que existan otras especies que se alimenten de los frutos del garambullo, como ratones de campo (*Peromyscus melanophrys*) (Reséndiz com. pers.), otra especie de murciélago (*Leptonictis curasoae*) (Rojas com. pers.), ardillas e Iguanas.

Probablemente los dos mamíferos terrestres registrados se alimentan de los frutos que se encuentran tirados en el suelo durante sus recorridos nocturnos y diurnos. Sin embargo, *Bassariscus astutus* es un mamífero que tiene la capacidad de trepar, por lo que no se descarta la posibilidad de que suba a los garambullos para obtener su alimento.

Sturnira liliium es un murciélago, del que suponemos (con base a observaciones en cautiverio y com.pers. Godínez), se posa sobre *M. geometrizzans* toma el fruto y lo empieza a engullir, comiendo la pulpa y las semillas, desechando el resto del fruto dejándolo caer.

En lo que concierne a las aves, se registraron un total de 33 especies que utilizan para alguna actividad al *Myrtillocactus geometrizzans*, ya sea para buscar su alimento (insectos), como sitio de percha o bien como un sitio para vocalizar.

De las 33 especies de aves registradas, 24 especies se alimentan de los frutos del garambullo (21 especies observadas que visitan el garambullo y 2 especies más que se registraron mediante sus excretas, dando un total de 24 especies de aves), esto quiere decir que el 73% de las especies que visitaron el

M. geometrizans, fueron principalmente frugívoras y el 27% corresponde a especies no frugívoras y frugívoras que no se observaron alimentarse de los frutos del garambullo.

Tabla 3. Aves registradas que se alimentan del *Myrtillocactus geometrizans*¹ y especies depredadoras², en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla. Dieta G (granívoro), F (frugívoro); I (insectívoro), O (omnívoro). Estatus R (residente), M (migratorio), ML (migratorio local). Los datos de dieta y estatus fueron tomados de Arizmendi y Espinosa (1996).

Especies de aves que se alimentan de los frutos de <i>Myrtillocactus geometrizans</i>		
Orden	Dieta	Estatus
Familia		
Especie		
Columbiformes		
Columbidae		
<i>Zenaida asiatica</i> ²	GF	R
Trogoniformes		
Trogonidae		
<i>Trogon elegans</i> ¹	FI	ML
Coraciiformes		
Momotidae		
<i>Momotus mexicanus</i> ¹	IF	ML
Pciformes		
Pcidae		
<i>Melanerpes hypopolius</i> ¹	FI	R
<i>Picoides scalaris</i> ¹	FI	R
Passeriformes		
Tyrannidae		
<i>Myiarchus tuberculifer</i> ¹	I	M
<i>Myiarchus cinerascens</i> ¹	I	M
<i>Myiarchus nuttingi</i> ¹		
<i>Myiarchus sp</i> ¹		
<i>Tyrannus vociferans</i> ¹		
Troglodytidae		
<i>Campylorhynchus jocosus</i> ¹	I	R

Turdidae		
<i>Catharus guttatus</i> ¹		
Mimidae		
<i>Mimus polyglottos</i> ¹	FI	R
<i>Toxostoma curvirostre</i> ¹	FI	R
Ptilogonatidae		
<i>Phainopepla nitens</i> ¹	FI	R
Thraupinae		
<i>Piranga bidentata</i> ¹		
Emberizidae		
<i>Pheucticus chrysopleus</i> ²	FG	M
<i>Pheucticus melanocephalus</i> ²	FG	R
<i>Passerina versicolor</i> ²	G	M
<i>Aimophila mystacalis</i> ²	G	M
<i>Icterus wagleri</i> ¹	FI	ML
<i>Icterus pustulatus</i> ¹	FI	ML
<i>Icterus parisorum</i> ¹	FI	ML
Fringillidae		
<i>Carpodacus mexicanus</i> ²	G	R
<i>Carduelis psaltria</i> ²	G	R

Al construir la curva acumulativa de especies, considerando únicamente a las 21 especies de aves vistas alimentarse del garambullo, se estima que 23 especies corresponden al 100% de las especies frugívoras que se alimentan del garambullo. (figura 3). Con base a estos resultados podemos afirmar que nuestro muestreo fue efectivo, ya que registramos el 91% de las aves frugívoras que se alimentan del garambullo (21 especies).

Las aves que se alimentaron de los frutos del *M. geometrizans* fueron mayormente registradas durante la mañana, debido a que a las primeras horas del día las aves son más activas (Apéndice 1).

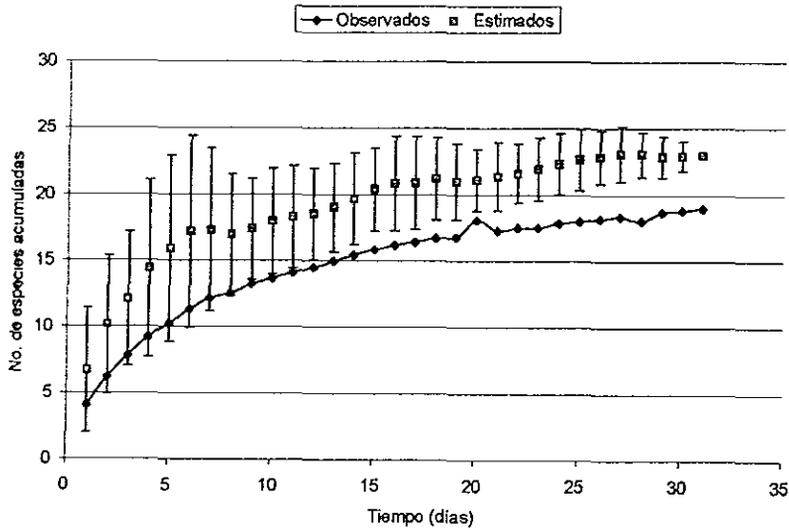


Figura 3. Curva de acumulación del total de especies que se alimentaron de los frutos de *Myrtillocactus geometrizans* (observados y estimados de acuerdo al modelo ACE (Abundance-based Coverage Estimator) con su respectiva desviación estándar) en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla.

Las visitas de las aves frugívoras fueron direccionales, ésto es, que las visitas son hechas con mayor frecuencia desde una dirección. En el momento de retirarse se dirigieron con mayor frecuencia hacia el Sur y Norte existiendo diferencias significativas entre la dirección a la que las aves se dirigen después de alimentarse ($X^2 = 63.37 > X^2_{0.05(3)} 7.815$) (Figura 4).

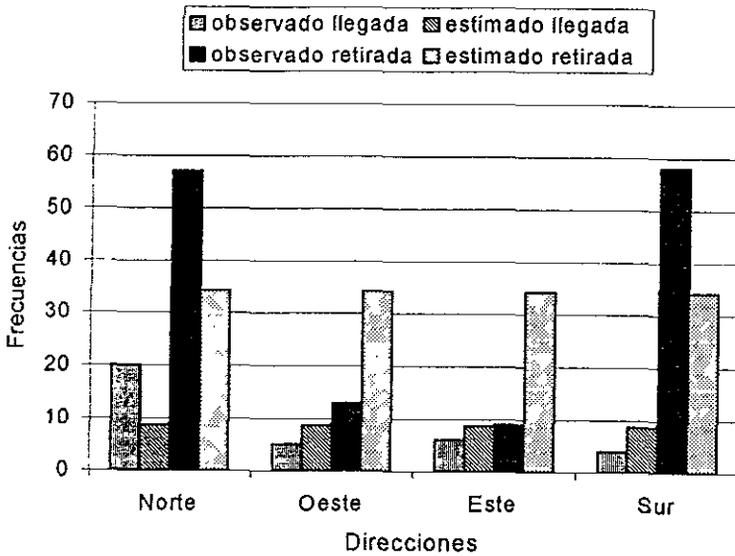


Figura 4. Direcciones de vuelo de las aves durante la llegada y retirada al sitio de alimentación Norte (Tetechos), Sur (selva baja), Este (Tetechos) y Oeste (grupo de *Myrtillocactus* y Mezquites) en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla.

Conducta de alimentación.

El 67% de las 24 especies de aves que se alimentaron de los frutos del *Myrtillocactus geometrizans* se alimentan empleando el método tipo I, en el cual las aves arrancan y comen de un solo bocado los frutos, tal es el caso de *Phainopepla nitens* (capulinerio negro), *Melanerpes hypopolius* (carpintero pecho gris), *Mimus polyglottos* (centzontle norteño) y *Tyrannus vociferans* (tirano gritón) entre otros.

Especies como *Carpodacus mexicanus* (pinzón mexicano), *Passerina versicolor* (colorín morado), *Icterus pustulatus* (bolsero dorso rayado), *Icterus parisorum* (bolsero tunero), *Icterus wagleri* (bolsero de Wagler) y *Carduelis psaltria* (jilguero dominico), en el momento de alimentarse picotean el fruto para abrirlo y toman la pulpa, lo que es una combinación del tipo de forrajeo II y III descritos por Moermond & Denslow (1985).

En cuanto al tiempo de permanencia en la planta durante el forrajeo, fue muy variado dependiendo de la especie. *Icterus parisorum* (21 seg.), *Icterus wagleri* (33.66 seg.) y *Mimus polyglottos* (34.44 seg.), fueron de las especies para las que se obtuvieron los valores más bajos, mientras que *Pheucticus melanocephalus* (picogordo tigrillo) (113 seg.) *Carpodacus mexicanus* (124.91 seg.) *Tyrannus vociferans* (128.77 seg.) y resultaron ser las especies que permanecieron más tiempo sobre el garambullo alimentándose (Tabla 4)

Referente al tiempo promedio de manipuleo y el tiempo promedio de permanencia de las semillas dentro del tracto digestivo, es notable que las aves no mantienen el alimento por más de media hora. En el caso del murciélago se obtuvo un valor muy alto, de más de una hora (Tabla 5).

Tabla 4. Hábitos alimenticios de las especies de aves que se alimentan de *Myrtillocactus geometrizans*. Tiempo promedio de permanencia en la planta, tiempo mínimo y máximo expresado en segundos con su respectiva desviación estándar (\pm), en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla (Las especies se encuentran ordenadas de acuerdo al tiempo de permanencia).

Especie	Tiempo prom. de permanencia (seg.)	No prom. de individuos/ visita	No prom. de frutos consumidos/ visita	Rango de tiempo min.-max (seg.)	n
<i>M. tuberculifer</i>	13	1	-	-	1
<i>I. parisorum</i>	21 \pm 16.70	1	1	6-40	4
<i>I. wagleri</i>	33.66 \pm 21.90	1	1	21-78	7
<i>M. polyglottos</i>	34.44 \pm 20.50	1	1.33 \pm 0.57	8-76	9
<i>M. nuttingi</i>	37.33 \pm 25.80	1.33 \pm 0.57	1.5 \pm 0.70	16-30	3
<i>M. cinerascens</i>	44 \pm 1.41	1	1	43-45	2
<i>Z. asiatica</i>	49.35 \pm 49.93	1.1 \pm 0.47	2	11-324	20
<i>A. mystacalis</i>	53.75 \pm 41.50	2.37 \pm 0.74	3	18-109	4
<i>P. bidentata</i>	57	3	-	-	1
<i>P. nitens</i>	57.61 \pm 68.87	1.95 \pm 0.29	1.62 \pm 0.78	4-275	145
<i>Myiarchus sp.</i>	71.4 \pm 62.36	1.23 \pm 0.43	1	9-195	10
<i>P. chrysopeplus</i>	82	1	-	-	1
<i>C. jocosus</i>	91.11 \pm 87.25	1.09 \pm 0.29	-	11-194	17
<i>M. hypopolius</i>	92.88 \pm 71.39	1.18 \pm 0.45	2.02 \pm 0.95	14-351	132
<i>I. pustulatus</i>	98	1	1	-	1
<i>T. curvirostre</i>	108.5 \pm 102.18	1.15 \pm 0.36	1.33 \pm 0.47	6-377	27
<i>P. melanocephalus</i>	113 \pm 58.20	1.16 \pm 0.40	3 \pm 1.26	54-213	4
<i>C. mexicanus</i>	124.91 \pm 129.4	1.68 \pm 0.66	2.8 \pm 0.83	8-369	53
<i>T. vociferans</i>	128.77 \pm 77.02	1.1 \pm 0.3	1.8 \pm 0.74	14-216	9

Tabla 5. Tiempo promedio de manipuleo y tiempo promedio de permanencia de las semillas de *Myrtillocactus geometrizans* en el tracto digestivo con su respectiva desviación estándar (\pm), obtenidos a partir de las especies que fueron mantenidas en semi-cautiverio, en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla.

Especie	tiempo de manipuleo (seg)	tiempo de permanencia (min)	tiempo de manipuleo max-min (seg)	n
<i>Sturnira lilium</i>	144.80 \pm 84.28	75	314.27-40.06	2
<i>Carpodacus mexicanus</i>	44.18 \pm 66.03	27.19 \pm 19.27	211-3.3	3
<i>Icterus pustulatus</i>	26.08 \pm 35.40	42	63.6-2.1	1
<i>Phainopepla nitens</i>	16.50 \pm 14.28	18.2 \pm 7.70	52.77-1.06	6
<i>Melanerpes hypopolius</i>	13.70 \pm 15.82	14.38 \pm 8.39	36.38-3.16	5
<i>Mimus polyglottos</i>	4.70 \pm 2.40	16.75 \pm 12.97	10.52-2.53	2
<i>Tyrannus vociferans</i>	4.18 \pm 2.45	-	7-1.92	1

Frecuencia de visitas

Las tasas de frecuencia de visita (visita/hr) más elevadas, de las aves frugívoras que se alimentaron de los frutos de *M. geometrizans* se obtuvieron para *Melanerpes hypopolius* (1.137 visitas/hr), *Phainopepla nitens* (1.534 visitas/hr) y *Carpodacus mexicanus* (0.7619 visitas/hr) (figura 5).

No obstante, *Carpodacus mexicanus* a pesar de ser una de las especies que más visitó las plantas de *M. geometrizans* no puede ser considerado como un dispersor legítimo, debido a que la mayor parte de las semillas que pasan por su tracto digestivo son destruídas.

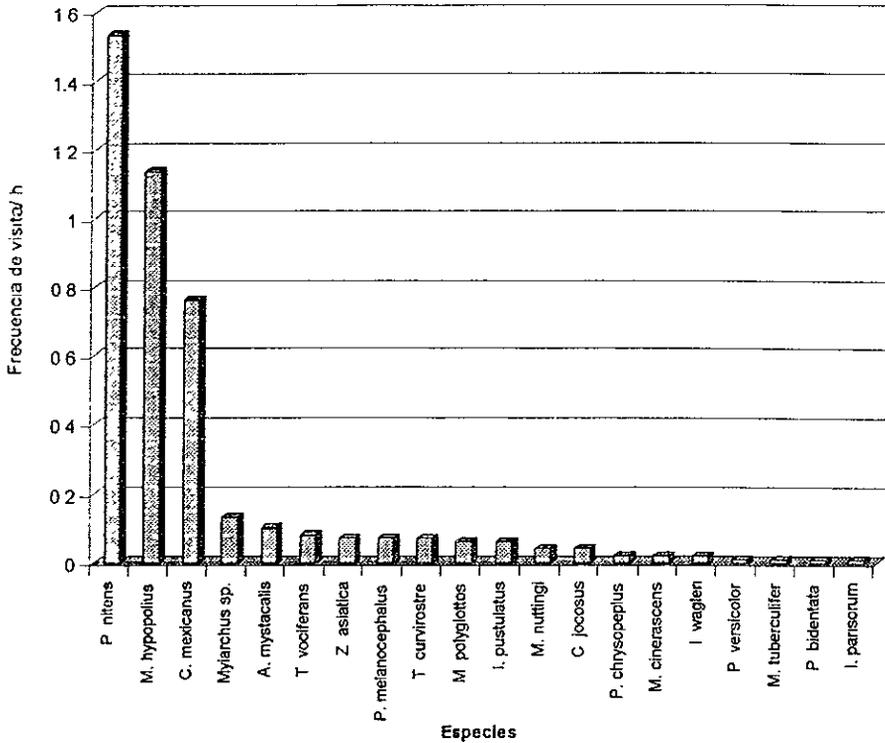


Figura 5. Frecuencia de visita por hora de las especies de aves consumidoras de frutos de *Myrtillocactus geometrizans*, en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla.

Al estimar la abundancia relativa de las especies de aves, *Melanerpes hypopolius* (0.23 indiv/m²) y *Phainopepla nitens* (0.12 indiv/m²) resultan ser las especies más abundantes en la cima del Cutá con respecto al resto de las especies de aves estudiadas (Figura 6). En el caso de los mamíferos únicamente se estimó la abundancia de *S. liliium* (0.027 indiv/m²).

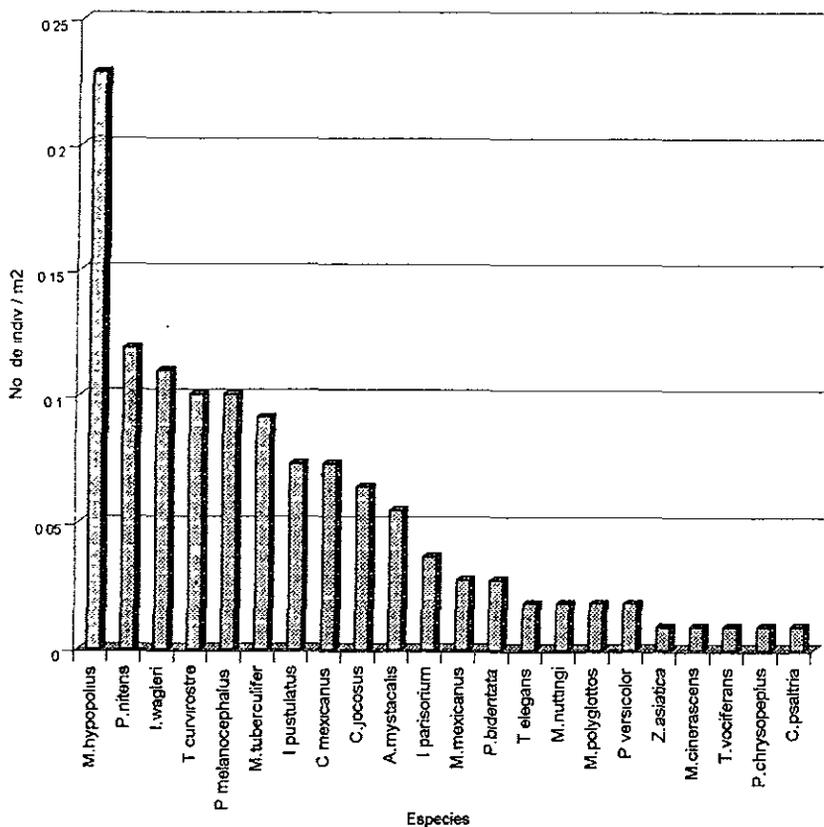


Figura 6. Abundancia relativa de las especies de aves consumidoras del garambullo, en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla.

Pruebas de germinación.

El porcentaje de germinación de las semillas que pasaron por el tracto digestivo de aves y mamíferos fue considerablemente mayor que para aquellas que no fueron consumidas por los animales;

Para las tres especies de mamíferos considerados se obtuvieron porcentajes de germinación altos tal es el caso de *Urocyon cinereoargenteus* ($85\% \pm 1.020$), *Sturnira liliium* ($75\% \pm 0.89$) y *Bassariscus astutus* ($70\% \pm 2$). Las especies de aves que mostraron los porcentajes de germinación más altos con respecto al resto de las especies fueron *Mimus polyglottos* ($75\% \pm 1.45$), *Phainopepla nitens* ($75\% \pm 2.2$) y *Melanerpes hypopolius* ($61\% \pm 3.71$). En cuanto a las semillas control ($15\% \pm 0.89$), éstas tuvieron el porcentaje de germinación más bajo (Figura 7), existiendo diferencias significativas ($P < 0.0001$) entre el porcentaje de semillas germinadas que pasaron por el tracto digestivo de los diferentes vertebrados y las semillas control.

Al calcular la tasa de germinación por día ocurre algo similar, las especies que obtuvieron la tasa de germinación más alta fueron, (en orden decreciente) *Urocyon cinereoargenteus*, *Sturnira liliium*, *Mimus polyglottos*, *Catharus guttatus*, *Phainopepla nitens* y *Bassariscus astutus*, mientras que la tasa de germinación más baja fue para el control, y *Tyrannus vociferans* (Figura 8A y B). La prueba de Tukey muestra la presencia de diferencias significativas entre la tasa de germinación de las especies *U. cinereoargenteus* y *T. vociferans* ($P < 0.001$), *U. cinereoargenteus* y el control ($P < 0.003$), *S. liliium* y *T. vociferans* ($P < 0.004$), y *S. liliium* y el control ($p < 0.009$).

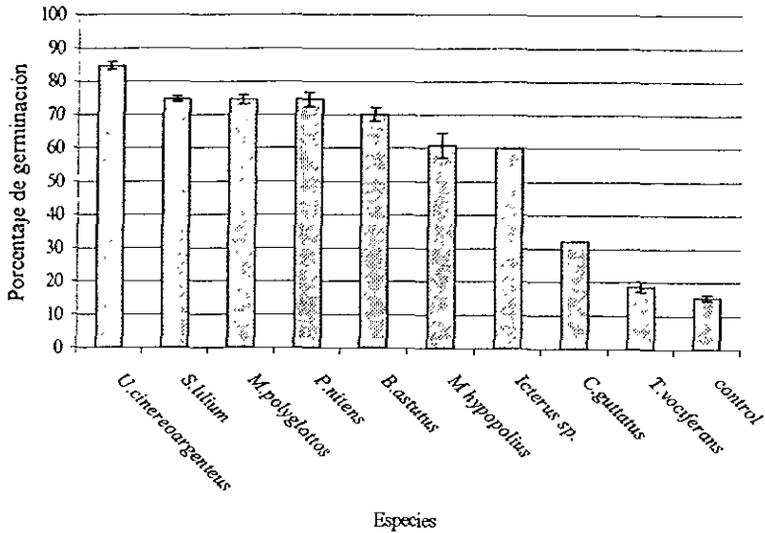


Figura 7. Porcentaje de germinación de semillas de las diferentes especies de aves y mamíferos que se alimentaron de los frutos de *Myrtillocactus geometrizans*, en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla.

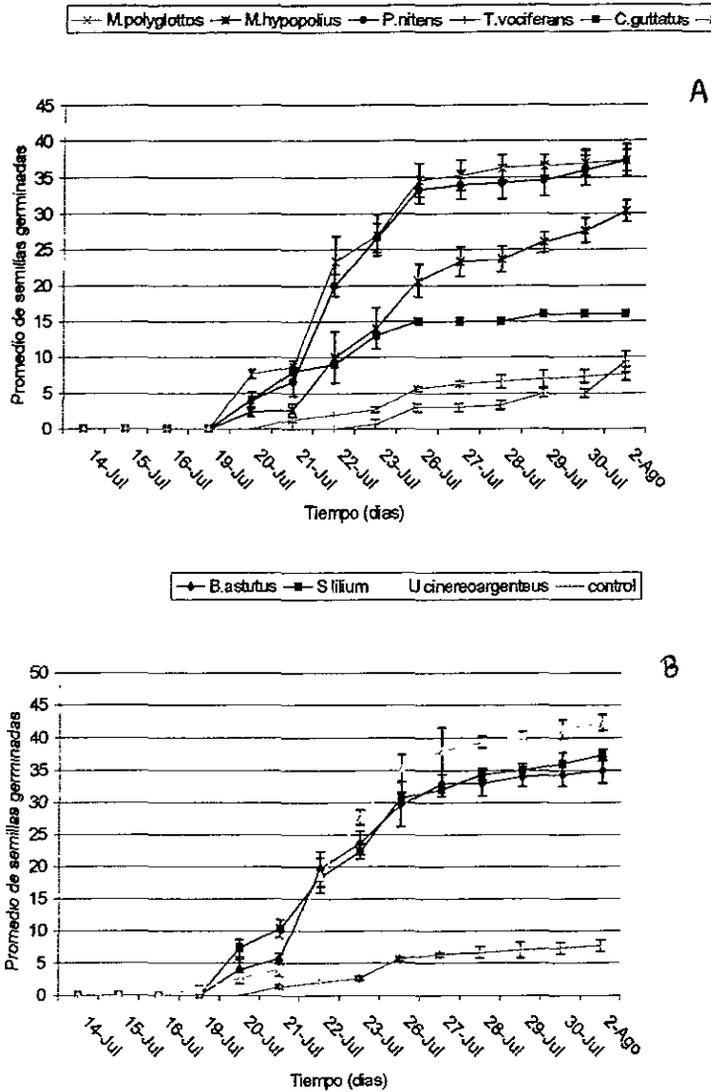


Figura 8. Tasa de germinación de semillas al pasar por el tracto digestivo de aves (A) y mamíferos (B) en Zapotitlán de las Salinas, Tehuacán, Puebla.

Al estimar el índice de efectividad, *M. hypopolius* (0.48) resulta ser la especie con la efectividad más alta, seguida de *S. liliium* (0.39), *P. nitens* (0.28) y *M. polyglottos* (0.0016). Es importante mencionar que el dato de *S. liliium* debe ser considerado con reserva debido a que para calcular su efectividad se utilizó el promedio de frecuencias de visita de *Leptonycteris curasoae* y *Chaeronycteris mexicana* calculadas para *Neobuxbaumia tetetzo* (proporcionadas por Godínez, enviado a prensa).

DISCUSIÓN.

Myrtillocactus geometrizans es una planta en la que se presenta el síndrome de la onitocoria, pues sus frutos poseen las características como su tamaño pequeño, color llamativo y poco olor, además de estar compuestos principalmente por carbohidratos y lípidos, considerados como alimentos fundamentales los cuales ofrecen a los individuos energía que puede ser utilizada rápidamente para la realización de sus diferentes actividades y para la formación de estructuras corporales (Frandsen 1985).

De acuerdo con Levey (1987) la cantidad de azúcar contenida en un fruto juega un papel importante en su selección, pues en estudios con diferentes organismos los frugívoros y nectarívoros mostraron tener una preferencia a sustancias dulces, influyendo de esta forma en la remoción y en el proceso de la dispersión (Thompson & Willson 1979, Denslow & Moermond 1982, Herrera 1982, Levey 1987).

Otro factor que apoya el síndrome de ornitocoria en el garambullo, es que las aves resultaron ser el principal agente dispersor de sus semillas, pues en este estudio se registraron 24 especies de aves como posibles dispersoras legítimas y solo 3 especies de mamíferos. Las 24 especies de aves registradas corresponden al 27% del total de especies de aves (90) registradas para el Valle de Tehuacán

Al estimar el índice de efectividad, *M. hypopolius* (0.48) resulta ser la especie con la efectividad más alta, seguida de *S. liliium* (0.39), *P. nitens* (0.28) y *M. polyglottos* (0.0016). Es importante mencionar que el dato de *S. liliium* debe ser considerado con reserva debido a que para calcular su efectividad se utilizó el promedio de frecuencias de visita de *Leptonycteris curasoae* y *Chaeronycteris mexicana* calculadas para *Neobuxbaumia tetetzo* (proporcionadas por Godínez, enviado a prensa).

DISCUSIÓN.

Myrtillocactus geometrizans es una planta en la que se presenta el síndrome de la onitocoria, pues sus frutos poseen las características como su tamaño pequeño, color llamativo y poco olor, además de estar compuestos principalmente por carbohidratos y lípidos, considerados como alimentos fundamentales los cuales ofrecen a los individuos energía que puede ser utilizada rápidamente para la realización de sus diferentes actividades y para la formación de estructuras corporales (Frandsen 1985).

De acuerdo con Levey (1987) la cantidad de azúcar contenida en un fruto juega un papel importante en su selección, pues en estudios con diferentes organismos los frugívoros y nectarívoros mostraron tener una preferencia a sustancias dulces, influyendo de esta forma en la remoción y en el proceso de la dispersión (Thompson & Willson 1979, Denslow & Moermond 1982, Herrera 1982, Levey 1987).

Otro factor que apoya el síndrome de ornitocoria en el garambullo, es que las aves resultaron ser el principal agente dispersor de sus semillas, pues en este estudio se registraron 24 especies de aves como posibles dispersoras legítimas y solo 3 especies de mamíferos. Las 24 especies de aves registradas corresponden al 27% del total de especies de aves (90) registradas para el Valle de Tehuacán

por Arizmendi y Espinosa (1996) y son el 35% de las 68 especies de aves que registramos en la cima del Cutá durante el periodo del muestreo.

En el trabajo realizado por Palacios (1999) en la cima del cerro Cutá, reporta solo 11 especies de aves dispersoras de semillas del garambullo, valor que es muy inferior al encontrado en este trabajo (24 especies de aves). La mayoría de las especies coinciden con las nuestras excepto el cuitlacoche manchado (*Toxostoma ocellatum*) y la matraca del desierto (*Campylorhynchus brunneicapillus*) que nunca fueron vistos alimentarse del *M. geometrizans*. *Toxostoma ocellatum* durante este estudio, fue visto una sola vez posado sobre un garambullo, pero no se le vio alimentarse y en cuanto a *C. brunneicapillus* nunca fue visto, escuchado ni capturado en la cima del Cutá durante el periodo de la estancia, por lo que es posible que Palacios haya errado en la identificación de la especie, debido a que Arizmendi (com.pers.) menciona que *C. brunneicapillus* se encuentra en la parte baja del Valle.

Al considerar los diferentes componentes de efectividad tenemos que en cuanto a la frecuencia de visita, las aves *Phainopepla nitens* (1.53 visitas/hr), *Melanerpes hypopolius* (1.13 visitas/hr) y *Carpodacus mexicanus* (0.76 visitas/hr) fueron las especie que más visitaron a la planta. Esto muestra que los frutos del garambullo pueden ser alimento tanto de especies que pueden ser consideradas como dispersoras legítimas y depredadoras como es el caso de *C. mexicanus* quien destruye las semillas en el momento de alimentarse, además de que según datos de Steenbergh & Lowe (1977) para el Saguaro (*Carnegiea gigantea*) el número de semillas viables encontradas en las excretas de animales depredadores es muy bajo en comparación de las encontradas en las excretas de especies consideradas como legítimas dispersoras.

Al analizar el tiempo de permanencia y el número de frutos consumidos por visita, variables que están muy relacionadas con la frecuencia de visita, es evidente que *P. nitens* visita al garambullo por periodos cortos de 57 seg y lo hace

en pareja, consumiendo un promedio de 2 frutos por visita, *M. polyglottos* hace visitas de un solo individuo y por un tiempo de 34 seg tomando 1 fruto por visita mientras que *M. hypopolius* suele forrajear en grupos de tres individuos, por un tiempo de 92 seg y consumen de 2 frutos por individuo en cada visita. El número de individuos que visitan la planta y el número de frutos consumidos son importantes, ya que tiene una influencia directa en el número de semillas que serán removidas (Herrera & Jordano 1981, Schupp 1993, Loiselle & Blake 1999, Palacios 1999). Referente al tiempo que gastan en cada una de sus visitas puede estar en relación con el tipo de forrajeo, pues estas tres especies cuando se alimentan lo hacen tomando el fruto y lo engullen de un solo bocado, lo que les permite consumir un mayor número de frutos por visita o bien hacer un mayor número de visitas a la planta, mientras que las especies consideradas como depredadoras tales como *Carpodacus mexicanus*, *Pheucticus melanocephalus* y *Aimophila mystacalis* permanecen en la planta más tiempo debido a que su tipo de forrajeo es más elaborado pues ellos emplean una combinación del tipo II y III, toman el fruto lo abren y finalmente engullen trozos de la pulpa. Foster (1987), demostró que la eficiencia alimenticia de las aves es diferente dependiendo de su tipo de forrajeo, siendo más eficientes aquellas aves que toman los frutos de un solo bocado, pues requieren de solo unos pocos segundos para alimentarse, el fruto pasa a su tracto digestivo donde las semillas son separadas de la pulpa y son desechadas sin daño alguno. Sin embargo, especies como *Carpodacus mexicanus* requieren de manipular los frutos para extraer la pulpa por lo que la mayoría de las semillas son destruidas.

Otro componente de efectividad considerado fue la abundancia de las distintas especies de frugívoros. En este sentido *Melanerpes hypopolius*, *Phainopepla nitens* e *Icterus wagleri* fueron las especies más abundantes en la cima del Cutá, mientras que para los mamíferos terrestres (*Urocyon cinereoargenteus* y *Bassariscus astutus*) desconocemos cual es su abundancia

relativa. Sin embargo, con base en informes de Rojas (com. pers) estos mamíferos son relativamente abundantes en el Valle de Tehuacán. *Sturnira lilium* es una especie rara tanto en la cima del Cutá como en el Valle de Tehuacán (Rojas com. pers.), debido a que esta especie es encontrada en áreas húmedas y es más frecuente capturarla en zonas cercanas a arroyos (Gannon et al. 1989).

En lo que concierne al sitio donde las semillas son depositadas, en el presente trabajo se observó que las aves se retiraron con mayor frecuencia (42.33%) después de alimentarse a la zona de selva baja, por lo que se infiere que las semillas están siendo depositadas en sitios favorables para su germinación pues en estos sitios la existencia de lugares con sombra son más probables debido a la presencia de arbustos que pueden actuar como nodrizas, dando las condiciones adecuadas para la germinación de las semillas. Aunado a ello la conducta de algunas de las especies de aves tales como *Mimus polyglottos* y *Phainopepla nitens* entre otras, ayudan a incrementar la probabilidad de que las semillas sean depositadas en sitios favorables para su germinación (obs.pers), pues muchas de ellas complementan sus dietas con insectos y al estar forrajeando sobre arbustos en busca de artrópodos es probable que excreten las semillas debajo de arbustos (Godínez 2000, obs pers).

Las plantas nodriza favorecen la germinación de semillas y el desarrollo de plántulas, (estadios del ciclo de vida de las cactáceas que afectan más a la dinámica poblacional de las plantas), tal es el caso de *Neobuxbaumia tetetzo* y de *Carnegiea gigantea*, donde las aves y los murciélagos pueden llevar las semillas bajo arbustos contribuyendo al nodricismo y por tanto teniendo un efecto positivo en la dinámica poblacional de las cactáceas al incrementar el crecimiento de plántulas (Steenbergh & Lowe 1977, Valiente-Banuet et al. 1991a, Valiente-Banuet et al. 1991b, Godínez et al. 1999). Las plantas que funcionan como nodrizas proporcionan sitios de sombra donde la evaporación es baja, la temperatura y la tasa de transpiración es modificada por la diferencia de radiación

solar (Steenbergh & Lowe 1977, Valiente-banuet *et al.* 1991a), además de que Franco & Nobel (1989) han mencionado que bajo las plantas nodrizas existen altos niveles de nutrientes que elevan la tasa de crecimiento de las cactáceas, incrementándose la probabilidad de sobrevivencia de las plantas. No obstante, Valiente-Banuet *et al.* (1991a) encontraron que los niveles de nitrógeno fueron significativamente más bajos en sitios cercanos a las plantas nodrizas que en las áreas abiertas, lo que sugiere que la fertilidad del suelo bajo plantas tiene una gran variabilidad.

Los mamíferos terrestres *U. cinereoargenteus* (877 semillas/excreta) y *B. astutus* (542 semillas/excreta), al excretar depositan una gran cantidad de semillas viables, pero la desventaja de ellos, es que lo hacen en sitios abiertos y sobre rocas, ya que sus excretas son un mecanismo importante para la comunicación de estos mamíferos (Fritzell & Haroldson 1982, Pogluyen-Neuwall & Toweill 1988), con esto las semillas quedan expuestas a una radiación directa, por lo que su efecto en la dinámica poblacional de las plantas es negativo, de acuerdo con Gódinez (2000) donde ocurre lo mismo en su estudio con *Neobuxbaumia tetetzo* en el Valle de Tehuacán, Puebla.

Referente a *S. liliium* es probable que deposite las semillas de los frutos consumidos en lugares favorables. Aunque no existe información específica sobre la conducta de forrajeo de esta especie, se sabe que *L. curasoeae* y *C. mexicana* especies que pertenecen a la misma familia (Phyllostomidae) utilizan los arbustos de mayor abundancia como perchas (Howell 1979, Fleming & Sosa 1994, Godínez 2000). Emmons (1990) sugiere que en el género *Sturnira* al carecer de uropatagio le permite moverse con agilidad. Lo que ayuda a los murciélagos a forrajear en las ramas de la vegetación. Aunado a esto Valiente-Banuet *et al.* (1991b) mencionan haber encontrado un alto número de plántulas bajo *Mimosa luisana*, *Caesalpinia melanadenia* y *Cercidium praecox* (Ruiz y Pavón) en el Valle de Tehuacán, Puebla.

El tercer componente de efectividad evaluado fue el porcentaje y la tasa de germinación de las semillas que pasaron a través del tracto digestivo de los vertebrados con respecto al control. En los resultados es notorio que *U. cinereoargenteus* (85%), *P. nitens* (75%), *M. polyglottos* (74%), *S. liliium* (75%) y *B. astutus* (70%), resultaron ser las especies con los valores más altos en ambas pruebas, existiendo una notable diferencia con respecto a las semillas control (15%) para las que se obtuvieron los valores más bajos; poniendo de manifiesto la importancia que tienen estos frugívoros en la germinación de las semillas, tal como ocurre con *Pachycereus hollianus*, *P. pringlei* y *S. gummosus* en los que sus semillas mejoran su germinación al haber pasado por el tracto digestivo de algún animal (Valiente-Banuet *et al.* 1996).

Los resultados de germinación no concuerdan con lo reportado por García *et al.* (1998) quienes encontraron una mayor germinación de semillas de *Myrtillocactus geometrizans* provenientes de los frutos (97.1%) que de las extraídas de los excrementos de carnívoros (66.36%), completamente contrario a lo que se reporta en el presente estudio. Esta diferencia posiblemente se deba a las condiciones en que fueron puestas a germinar las semillas. Aunado a esto Godínez-Alvarez y Valiente-Banuet (1998) mencionan que para algunas cactáceas el pasar por el tracto digestivo de los vertebrados no tiene ningún efecto en cuanto a la viabilidad de las semillas. Sólo son un vector para ser depositadas en sitios favorables para su germinación.

Cuando se evalúa el índice de efectividad, en el cual se conjuntan los componentes de calidad y cantidad, obtenemos que *Melanerpes hypopolius* (0.48) es considerado como un dispersor legítimo seguido de *Sturnira liliium* (0.38), *Phainopepla nitens* (0.28) y *Mimus polyglottos* (0.0016). El valor del índice obtenido en este estudio nos da una idea sobre la efectividad de los dispersores sin embargo, se sugiere considerar el valor con reservas, pues para evaluar la efectividad de una especie se deben de tomar en cuenta la conducta de los

dispersores después de alimentarse ya que de esto depende si las semillas llegan a sitios donde puede darse su germinación.

Los resultados del índice de efectividad muestran a *Melanerpes hypopolius* como un dispersor legítimo de semillas de *M. geometrizzans*. Sin embargo, aun cuando esta especie presenta valores altos de efectividad, su patrón de vuelo y su conducta de percharse y forrajear principalmente sobre cactus, hace poco probable que esta ave deposite las semillas en sitios en donde existan arbustos que puedan funcionar como nodrizas y cuyas condiciones favorezcan su germinación. En la mayoría de los trabajos realizados sobre nodricismo con cactáceas se reporta siempre la existencia de una relación arbusto-cactácea, no encontrándose que especies de cactáceas actúen como nodrizas de otros cactus, es decir, no hay un reclutamiento exitoso de semillas en la relación cactus-cactus (Steenbergh & Lowe 1977, Valiente-Banuet *et al.* 1991a, Valiente-Banuet *et al.* 1991b, Godínez *et al.* 1999, Valiente-Banuet (com. pers.). Dado lo anterior si *M. hypopolius* realiza la mayoría de sus actividades en una zona de *N. tetezo* la posibilidad de establecimiento de las semillas de *M. geometrizzans* resulta ser baja o nula.

Para el caso de *Sturnira liliium* su valor no es confiable, ya que los datos de frecuencia de visita que se consideraron para calcular el índice fueron los reportados por Godínez (2000) para otras especies de la misma familia *L. corasoae* y *C. mexicana*. Sin embargo, existen estudios en los que otras especies de este género resultan ser dispersores legítimos de semillas de plantas de selva (Schöndube 1994). En la cima del Cutá, *Sturnira liliium* es una especie rara y por tanto su frecuencia de visita sería baja, dado lo anterior se infiere que su participación como dispersor es mínima.

Phainopepla nitens, es un dispersor legítimo de semillas de *M. geometrizzans* estando de acuerdo con Walsberg (1975), Larson (1996) y Valiente-Banuet *et al.* (1997), pues se observó que esta especie tiene la conducta de

alimentarse y de volar directamente a zonas de mezquite o hacia otros arbustos, donde las semillas son depositadas bajo plantas perennes que ayudan a su desarrollo.

Con base en lo anterior se concluye que *Myrtillocactus geometrizans* es una planta en la que se presenta claramente el síndrome de la ornitocoria, siendo el grupo de las aves el vector principal en la dispersión y germinación de semillas de *M. geometrizans*. Al evaluar el índice de efectividad, *Phainopepla nitens* resulta ser un dispersor legítimo de semillas de *M. geometrizans*, debido a que tanto para esta cactácea como para otras tal como en *Neobuxbaumia tetetzo* la calidad del dispersor es importante para la sobrevivencia de las semillas, pues dependen de que éste las lleve a un sitio donde las condiciones sean adecuadas para su germinación, en este caso debajo de arbustos que sirvan como plantas nodrizas.

LITERATURA CITADA

- Amín, M.A. 1996. *Ecología de comunidades de murciélagos en bosque tropical y hábitats modificados en la Selva Lacandona, Chiapas*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México 83 pp
- Aranda, S.J.M. 1981. *Rastros de los mamíferos silvestres de México. manual de campo*. Ed. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bioticos. Xalapa Ver. México 193pp.
- Arizmendi, M. C. y A. Espinosa de los M. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana*. 67: 25- 46.
- Arizmendi, M. C.; C. A. Domínguez & R. Dirzo. 1996. The role of an avian nectar robber and of Hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. *Functional Ecology* 10: 119- 127
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1986. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications. London 876 pp.
- Berlanga, G.H.A. 1991. *Las aves frugívoras de Chamela, Jalisco su recurso vegetal y su papel en la dispersión de semillas*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México 65 pp
- Bravo, H. H. y Sánchez. M. H. 1978. *Las cactáceas de México* Vol. 1. UNAM. México D.F. 743 pp.
- Cortés, J. A. 1997 Biología del género *Myrtillocactus* en México. In: *Programas y Resúmenes del I Congreso Nacional sobre Cactáceas*, Sociedad Mexicana de Cactología, A. C. y Colegio de postgraduados, noviembre 26-29. 1997. Colegio de postgraduados, Montecillo Estado de México.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- Dávila, P. A., Villaseñor, J. L., Medina, R., Ramírez, A., Salinas, A., Sánchez, J. y Tenorio, P. 1993. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán* fascículo 10 En: Listados Florísticos de México. Instituto de Biología. UNAM. México D.F.
- Denslow, J. S. & Moermond, T. C. 1982. The effect of accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubbs: han experimental study. *Oecology* 54:170-176
- Escalante, P., Sada, A. M. y Robles, G. J. 1996. *Listado de nombres comunes de las aves de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Sierra Madre*. México, 32 pp.
- Emmons, L. H. 1990. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. The University of Chicago Press, Chicago.USA. 281 pp
- Fleming, T & Sosa, V. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 75:845-851
- Fleming, T.H. 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. University of Chicago Press. 365 pp.
- Fleming, T.H., Hooper, E.T. & Wilson, D. E. 1972. Three central american bat communities: structure reproductive cycles, and movemnt patterns. *Ecology* 53(4):555-569
- Foster, M. S. 1987. Feeding Methods and efficiencies of selected frugivorous birds. *The Condor* 89:566-580
- Foster, M. S. 1990. Factor influencing birds foraging preferences among conspecific fruit trees. *The Condor* 92: 844-854
- Franco, A. C. & Nobel, P. S. 1989. Effect of nurse plants on the micrihabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870-886
- Frandsen, R. D. 1985. *Anatomía y fisiología de los animales domésticos*. 3era ed. Ed Interamericana. México. 517 pp
- Fritzell, E. K. & Haroldson, K. J. 1982. *Urocyon cinereoargenteus*. *Mammalian Species* 189:1-8

- Gannon, R. M., Willig, R. M. & Knox, J. J. Jr. 1989. *Sturnira lilium* Mammalian Species 333:1-5
- Gaona, P.O. 1997. *Dispersión de semillas y hábitos alimenticios de murciélagos frugívoros en la selva Lacandona, Chiapas*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México 54 pp
- García, A. 1991. La dispersión de las semillas. *Ciencias* 24: 3-6
- García, Ch. J., Montaña, C. y Sosa, V. 1998. Remoción de semillas de *Myrtillocactus geometrizans* (Garambullo) y *Ziziphus amole* (Cholulo) (Rhamnaceae) encontradas en excrementos de carnívoros, en Zapotitlan de las Salinas, Puebla. In: *Memorias asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. IV CNM, Xalapa, Veracruz, noviembre 23-27 1998*. Universidad Veracruzana, México. Instituto de Ecología, A. C.
- Godínez, A. H. 2000. *Dispersión biótica de semillas de Neobuxbaumia tetetzo (Coulter) Backeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología. UNAM. México.
- Godínez-Alvarez, H., & Valiente-Banuet, A. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of seed ingestion by dispersers and soils on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39:21-31
- Godínez-Alvarez H., Valiente-Banuet, B. A. & Valiente, B. L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, México. *Canadian Journal of Botany* 77.1-6
- González, E. M. & P. F. Quintana A. 1986. Seed Predation and dispersal in a dominant desert plant: *Opuntia*, ants, birds, and mammals. 273- 284 pp. In: Estrada, A. & T. H. Fleming (eds). *Frugivores and seed dispersal*. W. Junk Publishers, Dordrecht.

- Granados, S. D. 1994. *Ecología y dispersión de las plantas*. Universidad Autónoma de Chapingo. 111pp
- Herrera, C. M. & Jordano, P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecological Monographs* 51:203-218
- Herrera, C. M. 1982. Seasonal Variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63 (3): 773- 785
- Herrera, C. M., Jordano, P., López-Soria, L. & Amat, J. A. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64(3):315-344
- Howe, H. & Estabrook. 1977. On intraespecific competition for avian dispersers in tropical trees. *The American Naturalist* 111:817-832
- Howe, D. J. 1979. Flock foraging in nectar-feeding bats: advantages to the bats and to the host plants. *The American Naturalist* 114:23-49
- Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. pages 123-190 In: D. R. Murray (editor). *Seed dispersal*. Academic Press. Australia
- Howell, S. N. G. & Webb, S. 1995. *A guide to the birds on Mexico and northern Central America*. Oxford Univ. Press Oxford. 851 pp
- Humphrey, S. R. & Bonaccorso, F. J. 1979. Population and community ecology. In: Baker, R.J., Jones, J.K., & Carter, D. C. (eds). *Biology of bats of the new world family Phyllostomidae*, part III, special publications. The museum, Texas Tech University, 16: 409-441
- Izhaki, I., Korine, C. & Arad, Z. 1995. The effect of bat (*Rousettus aegyptiacus*) dispersal of seed germination in eastern Mediterranean Habitats. *Oecologia* 101:335-342
- Kunz, T. H. 1982. *Ecology of bats*. Plenum Press. USA, 425 pp
- Larson, D. 1996. Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: the plant's perspective. *Oikos* 76:113-120

- León, C. J., Soberón. M. J. and Llorente, B. 1998. Assessing completeness of Mexican sphinx moth inventories through species accumulation functions. *Diversity and Distributions* 4:37-44.
- Levey, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist* 129 (4): 471-485
- Loiselle, B. A. & Blake, J. G. 1999. Dispersal of Melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. *Ecology* 80(1):330-336
- Martínez, G, R. 1996. *Remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos en diferentes grados de perturbación antropogénica de la selva alta perennifolia en la región de Los Tuxtlas, Ver.* Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias.UNAM. México 116 pp.
- McAtte, W. I. 1947. Distribution of seed by birds. *The American Naturalist* 38: 214-223
- McAuliffe, J.R. 1988. Markovian Dynamics of simple and complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131(4):459-490
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el Trópico Húmedo Mexicano. 333- 354 pp. *In*: Medellín, R. a. y Ceballos, G. (eds). *Avances en estudio de los mamíferos de México*. AMMAC. Vol. 1.
- Moermond, T.C. & Denslow, J.S. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. 865-897 pp. *In*: Buchley, P.A., M.S. Foster, E.S. Morton, R.S. Ridgely & F.G. Buckley (eds). *Ornithological Monographs, No. 36, Neotropical Ornithology*. The American Ornithologists' Union. Washington, D.C.
- Molinari, J. 1993. El mutualismo entre frugívoros y plantas en las selvas tropicales: aspectos paleobiología, autoecología, papel comunitario. *Acta Biológica Venezuela* 14(4): 1-44
- Montes, A.L. 1966. *Bromatología*. Vol. I Ed. Universitaria de Buenos Aires, Argentina.

- National Geographic Society. 1983. *Field Guide to the Birds on North American*. Washington. 464 pp.
- Ortega, D. M. y Hernández, U.Y. 1986. *Manual de prácticas de bioquímica*. Colegio de Posgraduados. México. 43 pp
- Ortiz, P.R. 1994. *Frugivoría y dispersión de semillas por aves en el Morro de la Mancha, Ver.* Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. México 108pp
- Osorio, O., Valiente, A., Dávila, P. y Medina, R. 1996. Tipos de vegetación y diversidad β (beta) en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59:35-58
- Palacios, S.R. 1999. *Remoción de frutos de garambullo, Myrtillocactus geometrizans (Mart.) Conzole, por aves en Zapotitlán Salinas, Puebla*. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México 49 pp.
- Pérez, V. B. L. 1996. *Aspectos sobre la alimentación del Tucán Ramphastos sulfuratus y su efecto sobre la germinación, dentro de la dispersión de semillas*. UNAM. Campus Iztacala. México 112 pp.
- Peterson, R. T. & E. L. Chalif. 1973. *Field guide of Mexican Birds*. Houghton Mifflin Company. Boston. 298 pp.
- Poglayen-Neuwall, I. & Toweill, D. E. 1988. *Bassariscus astutus*. *Mammalian Species* 327: 1-8
- Rivas, G.M. 1993. Notas sobre el cultivo de cactáceas por semilla. *Cactology Society Mexican* 33: 93-95
- Rojas-Martínez, A., Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M del Coro., Alcántara, E. A. & Arita, H. T. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26:1065-1077.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México D.F. 432 pp.

- Schöndube, F.J.F. 1994. *Interacciones entre Saturnira ludovici (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) plantas del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlan, Jalisco, México: una aproximación naturalista*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Guadalajara. México. 114pp
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29
- Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit eating by birds. *Ibis* 113:194-202
- Sokal, R.R., & Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman & Co., New York. 831 pp.
- Sorensen, A. E. 1984. Nutrition energy and passage time: experiments with fruitpreference in European Blackbirds (*Turdus merulae*) *Journal of Animal Ecology* 53: 545-557
- Steenbergh, W. F. & Lowe, C. H. 1977. Ecology of the saguaro II. Reproduction, germination establishment growth and survival of the young plant. National park service. *Scientific Monograph*. Series No. 8. Washington, D.C. U.S. Government Printing Office.
- Thompson, J. & Willson, M. 1979. Evolution of temperature fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution* 33:973-982
- Valiente-Banuet, A. & Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, México. *Journal of Ecology* 79:961-971
- Valiente-Banuet, A., Vite, F., & Zavala-Hurtado, J. A. 1991a. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisana*. *Journal of Vegetation Science* 2:11-14
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro, C.A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Nuñez, H., Barnard, G. & Vazquez, E. 1991b. Spatial relationships between cacti

- and nurse shrubs in semi-arid environment in central México. *Journal of Vegetation Science* 2:15-20
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. C., Rojas-Martínez, A. & Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M. C. & Dávila, P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *American Journal of Botany* 84(4):452-455
- Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Berlin. 214pp
- Verdú, M., Catalá, F.J y García, F.J. 1989. Passeriformes frugívoros invernantes de la Devesa del Saler. *Medi Natural* 1: 89-96.
- Villaseñor, R. J. L., Dávila, A. P. y Chiang, F. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50:135-149
- Walsberg, G.E. 1975. Digestive adaptations of *Phainopepla nitens* associated with the eating of Mistletoe berries. *The Condor* 77: 169-174
- Zar, H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc. U.S.A. 718 pp

Apéndice 1

Tasa de frecuencia de visita (visita/hr), calculada para cada una de las especies de aves frugívoras observadas del 9 de mayo al 7 de junio de 1998 en el cerro Cutá, Zapotitlan de las Salinas, Puebla.

ESPECIES	Mañana (07:00 a 12:00 hrs)	Tarde (15:00 a 17:00 hrs)	Total
<i>Phainopepla nitens</i>	1.54733	1.48849	1.53408
<i>Melanerpes hypopolius</i>	1.19328	0.94722	1.13786
<i>Carpodacus mexicanus</i>	0.65565	1.12764	0.76196
<i>Myiarchus sp.</i>	0.11801	0.18042	0.13207
<i>Aimophila mystacalis</i>	0.09179	0.13531	0.10159
<i>Tyrannus vociferans</i>	0.02622	0.27063	0.08127
<i>Zenaida asiatica</i>	0.06556	0.09021	0.07111
<i>Toxostoma curvirostre</i>	0.09179	0	0.07111
<i>Pheucticus melanocephalus</i>	0.05245	0.13531	0.07111
<i>Mimus polyglottos</i>	0.06556	0.04510	0.06095
<i>Icterus pustulatus</i>	0	0.27063	0.06095
<i>Myiarchus nuttingi</i>	0.05245	0	0.04063
<i>Campylorhynchus jocosus</i>	0.05245	0	0.04063
<i>Pheucticus chrysopeplus</i>	0.02622	0	0.02031
<i>Myiarchus cinerascens</i>	0.02622	0	0.02031
<i>Icterus wagleri</i>	0.02622	0	0.02031
<i>Piranga bidentata</i>	0.01311	0	0.01015
<i>Passerina versicolor</i>	0.01311	0	0.01015
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	0.01311	0	0.01015
<i>Icterus parisorum</i>	0	0.04510	0.01015