



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**REMOCIÓN DE SEMILLAS PRE-DISPERSIVA EN LA  
RESERVA DE LA BIÓSFERA DE TEHUACÁN-CUICATLÁN**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**BIÓLOGA**

PRESENTA:

**MÓNICA BEATRIZ GONZÁLEZ MONTES**

**DIRECTORA DE TESIS: DRA. ANA MARÍA CONTRERAS  
GONZÁLEZ**

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México

Octubre del 2023





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 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.

## **Agradecimientos**

Quiero agradecer al Proyecto “Auge mezcalero y deudas de extinción: investigación interdisciplinaria hacia la sustentabilidad” con número Conahcyt 319061, por su financiamiento para que este trabajo de tesis se pudiera llevar a cabo.

A mi directora de tesis, la Dra. Ana Contreras, que, desde el primer día como su alumna, siempre estuvo al pendiente, le interesó que siempre diera mi máximo y nunca me rindiera. Muchas gracias por darme la oportunidad de haber estado involucrada en un proyecto en el cual aprendí mucho y me permitió conocer lugares tan bonitos de México. Gracias Anita por tu inmensa paciencia, por haberme enseñado tanto y por nunca dejarme sola.

A mi comité tutorial, el Dr. Héctor Godínez, la Dra. Leticia Ríos, el Dr. Francisco Rivera y el Dr. Leopoldo Vázquez, por sus comentarios, aportaciones y sugerencias en este proyecto.

También quiero agradecer a las Autoridades de San Juan Raya y Zapotitlán Salinas, por permitirnos realizar nuestras observaciones y trabajo de campo en sus comunidades. Igualmente agradezco a Cipriano Reyes Hernández por mostrarnos uno de los sitios de observación del xoconostle en San Juan Raya.

## Agradecimientos

A las primeras personas que quiero agradecer son a mis papás y hermanos, sin ustedes no estaría logrando nada de esto. Gracias por brindarme su apoyo incondicional, por soportarme aún en mis días más difíciles y por recordarme siempre que puedo con todo lo que me proponga y más. Mamá y papá, son mi ejemplo a seguir, gracias por siempre trabajar tan duro para poder darnos lo mejor. Gracias por alentarme a siempre querer más, por hacerme la persona que soy hoy en día. Todo lo que soy, se los debo completamente a ustedes. Oski y Popuchis, gracias por acompañarme en las madrugadas mientras hacía tarea, por acompañarme en mis locuras y por hacerme reír cuando más lo necesitaba. Familia Telerín, son mi base para seguir adelante, ¡los amo “MUCHO”!

También quiero agradecer a Ángel, quien me vio crecer en cada una de mis etapas, quien estuvo conmigo en las buenas y en las malas. Amor, gracias por nunca dejarme caer y recordarme de lo que soy capaz. Soy muy afortunada de haber encontrado una persona como tú para poder compartir mis logros.

A mis perritos Blackie, Canela, Apolo y Konan que fueron mi apoyo, mi salida de escape, mis pañuelos de lágrimas. También a mi Flikis y Fiona, que sé que donde sea que estén, siempre me estarán cuidando.

A mis amigos de la carrera, Barbas, Brendita, Benny, Alan, por hacer que mi risa se escuchara por toda la escuela, por hacer mis días en la universidad más bonitos y por hacer aquellas prácticas de campo inolvidables.

A mis amigas del CCH, Brenda, Martha y Ruhel que, a pesar de tanto tiempo de conocernos, siguen aquí conmigo, brindándome una amistad tan bonita. Gracias por todas las risas y por esos momentos tan únicos que he pasado a su lado.

También quiero agradecer a Pam, quien me salvó sin darse cuenta. Amiga, gracias por siempre haber estado para mí, apoyándome en todo momento. Que fortuna tuve de haberte encontrado en esta vida.

A Chucho, muchas gracias por llevarnos a lugares tan bonitos a pesar del tráfico y el cansancio (y los cabezazos que te daba al quedarme dormida). También por contarnos anécdotas tan únicas y compartirnos cachitos de tu vida. Ah, ¡y por supuesto las fotazas que tomabas en cada salida! A Jair, Zel, Joshua, Ariel y Xólotl, chicos, gracias por contribuir en este proyecto, por madrugar a pesar de estar muertos de cansancio y por siempre darlo todo. A Don Chuy, Don Pedro y Don Juan, quienes nos ayudaron mucho en campo, que, con su experiencia y conocimiento, muchos de los resultados que obtuvimos, son gracias a ellos.

## Dedicatoria

*A mis papás y hermanos,  
sin ustedes esto no sería posible*

## Índice General

<b>Resumen</b> .....	8
<b>Abstract</b> .....	9
<b>Introducción</b> .....	10
<b>Métodos</b> .....	14
<i>Área de estudio</i> .....	14
<i>Especies estudiadas</i> .....	14
<i>Trabajo de campo</i> .....	15
<i>Revisión bibliográfica</i> .....	17
<i>Análisis de datos</i> .....	17
<i>Redes de interacción</i> .....	18
<b>Resultados</b> .....	19
<i>Trabajo de campo</i> .....	19
<i>Revisión bibliográfica</i> .....	36
<b>Discusión</b> .....	43
<b>Conclusiones</b> .....	47
<b>Literatura citada</b> .....	48

## Índice de figuras

<b>Figura 1.</b> Tiempo de forrajeo por visita de las especies de aves .....	22
<b>Figura 2.</b> Número de individuos por visita de las especies de aves que visitaron los frutos de las especies de plantas .....	24
<b>Figura 3.</b> Número de frutos y/o semillas removidas por visita .....	29
<b>Figura 4.</b> Frecuencias de visitas que realizaron las diferentes especies de aves hacia los frutos de las especies de plantas .....	30
<b>Figura 5.</b> Estimación del número de frutos por individuo durante el trabajo en campo de las distintas especies de plantas estudiadas .....	31
<b>Figura 6.</b> Correlación entre número de frutos disponibles de los individuos de especies de cactáceas observados con respecto al número de individuos de aves alimentándose .....	32
<b>Figura 7.</b> Red de interacción planta-ave a partir de las observaciones de forrajeo tomados en San Juan Raya .....	34
<b>Figura 8.</b> Red de interacción planta-ave a partir de las observaciones de forrajeo tomados en Zapotitlán Salinas .....	35
<b>Figura 9.</b> Número de semillas removidas por las especies de aves registradas en la literatura dentro de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán .....	40
<b>Figura 10.</b> Especies de plantas a las cuales las aves se dirigen después de forrajear a partir de datos obtenidos de la revisión bibliográfica .....	40
<b>Figura 11.</b> Número de semillas removidas en distintas regiones de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán .....	41
<b>Figura 12.</b> Red de interacción planta-ave a partir de los registros de la literatura de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán .....	42

## Índice de cuadros

<b>Cuadro 1.</b> Especies de aves que se observaron alimentando de los frutos de las distintas especies de cactáceas en San Juan Raya y en Zapotitlán Salinas .....	21
<b>Cuadro 2.</b> Tipos de manipulación de los frutos o semillas de las especies de plantas estudiadas .....	26
<b>Cuadro 3.</b> Parte consumida y estadio de desarrollo de los frutos consumidos de las especies de plantas estudiadas .....	27
<b>Cuadro 4.</b> Estudios de remoción de semillas por aves que se han realizado en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán .....	36
<b>Cuadro 5.</b> Especies de aves registradas que remueven semillas de las especies de plantas dentro de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán, obtenidas a partir de la revisión bibliográfica .....	37
<b>Cuadro 6.</b> Parte consumida del fruto por las diferentes especies de aves descritas en la literatura dentro de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán .....	39

## Resumen

Las aves juegan un papel determinante en la remoción de semillas en las zonas áridas y semiáridas, como la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC). Las visitas de las aves frugívoras a las plantas, ya sean depredadoras o dispersoras de semillas, determinarán la supervivencia y establecimiento de las poblaciones vegetales. El objetivo del presente estudio fue evaluar la remoción primaria de semillas por aves en la RBTC. Para cumplir con dicho objetivo, se realizó trabajo de campo donde se llevaron a cabo observaciones directas de individuos de *Lemaireocereus hollianus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Opuntia puberula* y *Stenocereus stellatus* durante su temporada de fructificación en Zapotitlán Salinas y San Juan Raya. Las observaciones se realizaron en puntos fijos desde el amanecer y hasta tres horas después y, desde las 16:30 hasta el anochecer. Así mismo, se hizo una descripción del estado de conocimiento de la remoción pre-dispersiva de semillas por aves en la Reserva a través de una revisión bibliográfica. Con la información obtenida, se analizaron los patrones de interacción planta-ave en la remoción primaria de semillas dentro de la RBTC por medio de redes de interacción. *Zenaida asiatica* obtuvo el mayor número de individuos consumiendo por visita los frutos de *L. hollianus*, la cual ha sido considerada como depredadora de semillas por estudios previos. Mientras que el resto de las especies de aves presentaron un número similar de individuos durante la remoción de los frutos de las demás especies de plantas. Por otro lado, se registró a *Phainopepla nitens* como principal removedor de semillas de *M. geometrizans* en San Juan Raya, dicha especie, puede llegar a ser considerada como dispersora de semillas. En cambio, en el resto de las especies de cactáceas no se encontraron diferencias significativas en el número de semillas removidas por las diferentes especies de aves. Por otra parte, las semillas de *M. geometrizans* y *S. stellatus* fueron removidas por más especies de aves tanto en la red obtenida del trabajo en campo como en la revisión bibliográfica. Igualmente, en ambas redes obtenidas, el género de planta que obtuvo un menor número de interacciones es *Opuntia*. Como conclusión, *Z. asiatica* presentó el mayor número de individuos alimentándose de *L. hollianus*. Mientras que, *P. nitens* fue el principal removedor de semillas de *M. geometrizans* en San Juan Raya. Las cactáceas *M. geometrizans* y *S. stellatus* se pueden considerar especies importantes para el mantenimiento de la red planta-ave frugívora de la RBTC al ser aquellas especies con mayor número de interacciones. Conocer las especies de aves que remueven las semillas en este tipo de ambientes es esencial, debido a que pueden colocar las semillas en sitios adecuados para su germinación y establecimiento. Esto proporciona una idea sobre la intensidad en que pueden beneficiar o perjudicar a las poblaciones vegetales que están involucradas en esta interacción.

## Abstract

Birds play an important role in seed removal in arid and semi-arid areas, such as the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve (RBTC). The visits of frugivorous birds to plants, whether they are predators or seed dispersers, will determine the survival and establishment of plant populations. The objective of the present study was to evaluate primary seed removal by birds in the RBTC. To meet this objective, field work was carried out where direct observations of *Lemaireocereus hollianus*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Opuntia puberula* and *Stenocereus stellatus* individuals were carried out during their fruiting season in Zapotitlán Salinas and San Juan Raya. Observations were made at fixed points from dawn until three hours later and from 4:30 p.m. until dusk. Likewise, a description of the state of knowledge of pre-dispersal seed removal by birds in the Reserve was made through a bibliographic review. With the information obtained, the plant-bird interaction patterns in the primary seed removal within the RBTC were analyzed through interaction networks. *Zenaida asiatica* obtained the highest number of individuals consuming the fruits of *L. hollianus* per visit, which has been considered a seed predator by previous studies. While the rest of the bird species presented a similar number of individuals during the removal of the fruits of the other plant species. On the other hand, *Phainopepla nitens* was recorded as the main seed remover of *M. geometrizans* in San Juan Raya, this species can be considered a seed disperser. On the other hand, in the rest of the cactus species, no significant differences were found in the number of seeds removed by the different bird species. On the other side, *M. geometrizans* and *S. stellatus* seeds were removed by more bird species both in the network obtained from field work and in the bibliographic review. Likewise, in both networks obtained, the plant genus that obtained the lowest number of interactions is *Opuntia*. In conclusion, *Z. asiatica* presented the highest number of individuals feeding on *L. hollianus*. While *P. nitens* was the main seed remover of *M. geometrizans* in San Juan Raya. The cacti *M. geometrizans* and *S. stellatus* can be considered important species for the maintenance of the frugivorous plant-bird network of the RBTC as they are the species with the greatest number of interactions. Knowing the birds species that remove seeds in this type of environment is essential, because they can place seeds in suitable sites for their germination and establishment. This provides an idea about the intensity to which they may benefit or harm the plant populations that are involved in this interaction.

## Introducción

Las comunidades están compuestas por organismos de diferentes especies que interactúan entre sí en un lugar y tiempo determinados (Southwood, 1987). Dentro de sus principales características se encuentran la presencia de distintos atributos y procesos, entre los cuales destacan las interacciones bióticas (Córdova-Tapia y Zambrano, 2015). Las interacciones son relaciones que se establecen entre dos o más organismos los cuales pueden resultar beneficiados, perjudicados o no ser afectados, dependiendo del tipo de interacción que tengan (Medel et al., 2009; Boege y del Val, 2011).

Dentro de las interacciones positivas se encuentra el mutualismo, interacción en la cual los dos organismos involucrados son beneficiados (Pérez, 2007). Un ejemplo de mutualismo ocurre cuando las semillas son dispersadas por distintos animales, y es denominado zoocoria (Martínez-Orea et al., 2009). Este mecanismo incluye dos tipos: la ectozoocoria y la endozoocoria. En el caso del primer mecanismo, la dispersión de semillas ocurre mediante la adhesión de las semillas al cuerpo de los animales (García, 1991), mientras que el segundo ocurre cuando las semillas son consumidas por estos (Revilla y Encinas-Viso, 2015) y, posteriormente son defecadas o regurgitadas en un sitio diferente a aquel en donde fueron consumidas (García, 1991). En la endozoocoria existe una relación costo-beneficio, en la cual las plantas invierten energía y nutrientes para poder producir sus frutos obteniendo como recompensa la dispersión de sus semillas a través de los animales, quienes obtienen nutrientes al consumir el fruto (Snow, 1971).

El estudio de las interacciones ecológicas ayuda a comprender mejor el funcionamiento de las comunidades y ecosistemas (Martínez-Adriano, 2017). Estas interacciones se pueden representar a través de las redes de interacción, que ayudan a describir de una manera gráfica la relación entre las especies (del Val de Gortari, 2022), y a su vez, permiten identificar especies clave que pueden mantener la estabilidad de una comunidad (Martínez-Falcón et al., 2019). Las redes mutualistas son muy heterogéneas, es decir, la mayoría de las especies interactúan con otras pocas especies, pero unas pocas especies están más conectadas de lo que se esperaría del azar. En este tipo de redes los especialistas interactúan con los generalistas, y los generalistas interactúan entre ellos; también están construidas mediante dependencias débiles y asimétricas, es decir, si una planta depende mucho de un animal, el animal apenas dependerá de esa planta (Bascompte y Jordano, 2008).

Existen características presentes en los frutos como el color, accesibilidad, peso, contenido nutricional, capacidad de digestión, competencia por otros dispersores y, la eficiencia de dispersión (Gautier-Hion et al., 1985) que condicionan los diferentes síndromes de dispersión, como la ornitocoría. En este síndrome, los frutos son carnosos y de colores llamativos (rojo,

naranja, morado) cuando están maduros, una característica importante ya que las aves cuentan con una excelente visión (Pérez-Villafaña, 2000). Se ha reportado que las aves que visitan cactáceas columnares (como *Subpilocereus repandus*, *S. griseus* y del género *Pilosocereus*) principalmente consumen frutos con pulpa de color rojo, en matorrales de zonas áridas (Soriano et al., 1999; Soriano y Ruiz, 2002).

Debido a lo anterior, muchas aves remueven semillas en la planta parental, a este comportamiento se le conoce como remoción pre-dispersiva de semillas. Esto ocurre cuando las aves toman los frutos y/o semillas directamente de la planta madre y los transportan a un lugar distinto de ella (Rozo-Mora y Parrado-Rosselli, 2004; Huaman, 2020). La contribución de las aves a la adecuación de las plantas dispersadas depende del componente *cantidad*, donde se toma en cuenta el número de visitas y de semillas removidas por visita. También depende de la *calidad* de los sitios en los que depositan las semillas y el tipo de manipulación que le den a la semilla desde que la mantienen en el pico hasta que la ingieren. Ambos componentes permiten identificar a los dispersores legítimos (García, 2000; Calviño-Cancela, 2002; Schupp et al., 2010).

Se ha reportado que las aves del género *Myiarchus* son los dispersores efectivos de semillas de *Bursera longipes* en un bosque tropical caducifolio en el suroeste de México, ya que ayudan a incrementar la germinación debido a que eliminan el pseudoarilo de las semillas al momento de pasar por su intestino (Almazán-Núñez et al., 2016). En el caso de *M. geometrizans* en Zapotitlán Salinas, se ha descrito que las aves son los principales dispersores, particularmente el Capulinerio Negro (*P. niteus*). Esta especie de ave remueve una gran cantidad de semillas al consumir los frutos en su totalidad y posteriormente, se dirige a la zona de mezquiales que son plantas nodrizas eficientes (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009).

Por otro lado, se ha observado que el Carpintero del Balsas (*M. hypopolius*) es el principal dispersor primario de semillas de *S. stellatus* en un bosque tropical caducifolio en Coxcatlán, Puebla (Álvarez-Espino et al., 2017). Mientras que para *S. pruinosus*, se ha descrito al Cenzontle Norteño (*Mimus polyglottos*) y al Cuicacoche Pico Curvo (*Toxostoma curvirostre*) como dispersores legítimos de esta especie de cactácea, ya que mostraron una gran frecuencia de visitas, mantuvieron un buen tiempo las semillas en su tracto digestivo y aceleraron su germinación significativamente (García, 2000).

Otra interacción que se puede presentar durante la remoción de semillas es la depredación (Wilson y Traveset, 2000; Contreras-González y Arizmendi, 2014). Esta se considera una fuerza selectiva importante, ya que puede disminuir el éxito reproductivo de las plantas y afectar su reclutamiento y demografía. De esta manera, los depredadores de semillas disminuyen la probabilidad de la dispersión de semillas, y su impacto depende de la intensidad

de la depredación (Nahuel y de Viana, 2009; Contreras-González y Arizmendi, 2014). La depredación pre-dispersiva ocurre cuando las semillas aún se encuentran en la planta madre, por lo tanto, la muerte de la semilla se produce antes de su dispersión por agentes activos, afectando en forma directa el número de semillas que serán dispersadas (Nahuel y de Viana, 2009).

Se ha reportado que el papel que tiene el Pinzón Mexicano (*Haemorhous mexicanus*) en la población de cactus columnares de *Cephalocereus tetetzo* en el Valle de Tehuacán, tiene un impacto, aunque no muy alto, sobre el mantenimiento de su población (Godínez-Álvarez et al., 2002). Igualmente, se evaluó la importancia de las aves frugívoras como depredadoras de semillas del cactus columnar *C. tetetzo* en Santa María Tecomavaca, Oaxaca (Contreras-González y Arizmendi, 2014). Se obtuvo que un gran porcentaje de las semillas consumidas por la Paloma de Alas Blancas (*Z. asiatica*), la Guacamaya Verde (*Ara militaris*) y el Pinzón Mexicano fueron destruidas al pasar por su tracto digestivo; estas especies son las principales consumidoras de los frutos de este cactus en la zona.

Por otro lado, en la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala, Jalisco se evaluó la importancia que tiene el Loro Corona Lila (*Amazona finschi*) como depredador pre-dispersivo de *Astronium graveolens* en el bosque tropical caducifolio. Se mostró que *A. finschi* realizó una depredación pre-dispersiva del 43% de las semillas, en comparación de los insectos que depredaron el 1.3%. Se concluyó que los loros juegan un papel muy importante como depredadores de semillas de los bosques tropicales caducifolios, además de ser reguladores de las poblaciones de plantas (Villaseñor-Sánchez et al., 2010).

En ambientes estresantes como ambientes áridos y semi-áridos, el establecimiento de las plantas es difícil por la escasez de agua, fuerte insolación y altas temperaturas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Boege y del Val, 2011). Por lo tanto, el papel que juegan los dispersores en este tipo de ambientes es muy importante, ya que depositan las semillas en microhábitats adecuados para asegurar el crecimiento y sobrevivencia de la planta (Almazán-Núñez et al., 2016). Esto ocurre comúnmente debajo de ciertas plantas denominadas plantas “nodrizas”, las cuales modifican el microhábitat bajo sus copas, incrementando la humedad, brindando protección contra herbívoros, proporcionando sombra y un suelo con mayor cantidad de nutrientes; a todo este proceso se le conoce como facilitación (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez et al., 2002; Castillo y Valiente-Banuet, 2010; Boege y del Val, 2011).

La Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una zona con poca humedad, una intensa insolación y suelos con muy poca materia orgánica (Godínez-Álvarez et al., 1999; Dávila et al., 2002). Se sabe que la mayoría de las especies de cactáceas requieren de plantas

perennes que actúen como plantas nodrizas para que la semilla tenga mayor probabilidad de germinar y establecerse. Conocer este componente dentro de la reserva es importante debido a que el Valle de Tehuacán es considerado como el centro de diversidad de cactáceas más importante (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Por ello, las aves juegan un papel determinante como removedores de semillas en las zonas áridas (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Godínez-Álvarez et al., 1999; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009). Por lo tanto, estudiar la dinámica de visita de aves frugívoras a las plantas ayudará a mejorar la comprensión de los procesos que regulan la regeneración de la cobertura vegetal en estos ambientes.

De tal modo que, las semillas pueden llegar a los sitios adecuados para su germinación y establecimiento gracias a la participación de las aves, por lo que es importante conocer qué especies de aves están involucradas en la remoción de semillas dependiendo de su papel como depredadoras o dispersoras de semillas. Además, es importante conocer los sitios probables donde las semillas pueden llegar a ser colocadas por las aves, sitios que pueden ser adecuados para su germinación y establecimiento bajo una planta perenne (nodriza), ya que esto influirá en la supervivencia de las plantas, por lo que estas interacciones tienen efectos sobre la estructura de las comunidades vegetales.

Se ha descrito que especies como *Z. asiatica*, *M. hypopolius*, *M. polyglottos*, *T. curvirostre*, *P. nitens* y *H. mexicanus*, actúan como principales removedores de semillas en plantas de la RBTC, por lo tanto, se esperaba que en el presente estudio también se obtuviera un mayor registro de estas especies de aves como consumidoras de frutos de *L. hollianus*, *M. geometrizzans*, *O. puberula* y *S. stellatus*. De igual manera, se ha demostrado que la especie de ave *P. nitens* es el principal removedor de semillas de *M. geometrizzans*, entonces, también se esperaba obtener una mayor remoción por parte de esta especie de ave para los frutos de esta cactácea.

Por lo que el objetivo general del presente estudio fue evaluar la remoción primaria de semillas por aves en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. Para evaluar dicho objetivo se plantearon los siguientes objetivos particulares: i) evaluar *in situ* la remoción primaria de semillas del Baboso (*Lemaireocereus hollianus*), del Garambullo (*Myrtillocactus geometrizzans*), del Nopal Rastrero (*Opuntia puberula*) y del Xoconostle (*Stenocereus stellatus*) presentes en las localidades de San Juan Raya y Zapotitlán Salinas con la finalidad de identificar el posible papel que tienen las aves en la reserva, ya sea como potenciales depredadores y/o dispersores de semillas; ii) describir el estado de conocimiento sobre la remoción primaria de semillas por aves en la RBTC; iii) analizar los patrones de interacción

planta-ave en la remoción pre-dispersiva de semillas dentro de la reserva mediante redes de interacción.

## Métodos

*Área de estudio.* La Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es un área natural protegida que comprende parte del sureste del estado de Puebla y noroeste del estado de Oaxaca. Es considerada una región semiárida, con una temperatura media anual de 21°C y una precipitación media anual de 400 mm (SEMARNAT, 2013), cuya aridez se debe a la sombra orográfica producida por la Sierra Madre Oriental (Godínez-Álvarez et al., 2009; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009).

Dentro de la reserva, se encuentra Zapotitlán de las Salinas, una cuenca local del Valle de Tehuacán, Puebla. El sitio de estudio en esta localidad se ubica entre las coordenadas 18°20'0.615" - 18°19'28.33" LN y 97°27'21.93" - 97°27'8.23" LO (*Obs pers*). Presenta una temperatura media anual de 21°C con una precipitación anual de 380 mm. Las principales asociaciones de plantas se caracterizan por la dominancia de cactáceas columnares, principalmente por *C. tetetzo* (Paz, 2006; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009). Entre las especies de plantas perennes que se pueden encontrar están: *Mimosa luisana*, *Prosopis laevigata*, *Cercidium praecox*, *Acacia coulteri*, *A. constricta*, *Ceiba parvifolia*, *Cordia curassavica* así como *Agave marmorata* y *A. karwinskii*, junto con otras cactáceas como *O. pilifera*, *S. stellatus*, *S. pruinosus*, *Echinocactus plathyacanthus*, *M. geometrizzans* y *Mammillaria colina*, así como numerosos arbustos que forman el sotobosque (Arizmendi y Espinosa de los Monteros, 1996).

Otra localidad dentro de la reserva es San Juan Raya, una comunidad que pertenece al municipio de Zapotitlán de las Salinas que se localiza a 30 kilómetros al suroeste de Tehuacán, entre los límites de Puebla y Oaxaca. El sitio de estudio se localiza entre las coordenadas 18°19'10.52" - 18°17'54.52" LN, y 97°38'17.24" - 97°38'44.49" LO. El sitio consta de un clima semidesértico con una precipitación anual de 400 a 500 mm (Rojas et al., s/f). Las especies de plantas que se encuentran en la zona son *Beaucarnea gracilis*, *M. geometrizzans*, *E. plathyacanthus*, cactáceas columnares como *C. macrocephala* y *C. mezcalaensis*, y otras especies como *A. marmorata*, *A. kerchovei*, *Yucca periculosa*, *C. praecox*, además de diversas especies de nopales (*Opuntia spp.*) (Arizmendi y Espinosa de los Monteros, 1996; Naturalista, 2017).

### *Especies estudiadas*

*Lemaireocereus hollianus* conocida comúnmente como "Baboso" o "Acompes", es una especie endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán que se caracteriza por tener tallos rectos

de verde oscuro con una altura de 3.0 - 5.0 m. Su floración ocurre entre abril y julio, mientras que su fructificación se lleva a cabo entre mayo y septiembre. Presenta frutos semicarnosos, de color rojo a púrpura, que miden de 5 a 7 cm de largo, con semillas de 2.2 a 3.5 mm de largo (Rodríguez-Arévalo et al., 2006; Arias et al., 2012).

*Myrtillocactus geometrizans* conocida como "Garambullo" es una cactácea columnar candelabriforme que mide de 2.0 - 7.0 m de alto. Puede llegar a presentar dos periodos de floración, el primero que inicia a finales de febrero y termina en mayo y el segundo, que inicia a finales de junio y principios de julio. Su periodo de fructificación se considera variable, ya que puede iniciar desde marzo y finalizar hasta septiembre. Su fruto es globoso, pequeño (1 a 2 cm), de color purpúreo oscuro, sin espinas y sus semillas miden de 1.5 a 2 mm (Pérez-Villafaña, 2000; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009).

*Opuntia puberula* se le conoce comúnmente como "Arpón", "Nopal de Tortuga", "Lengua de Vaca" y "Nopal Rastrero". Presenta tallos con cladodios de 7.0 - 15.0 (-18.0) cm largo, 5.0 - 10.0 cm ancho, decumbentes, obovados, elípticos o angostamente ovados, con manchas púrpura alrededor de las aréolas o cubriendo completamente al cladodio. Su floración ocurre de marzo a abril y su fructificación de abril a septiembre. Tiene frutos piriformes, rojos a púrpura, pubescentes con pulpa rojo a púrpura de 2.5 - 4.0 cm largo, 1.8 - 3.0 cm ancho y con semillas de 4.0 - 4.6 mm largo, 2.5 - 3.0 mm ancho (Arias et al., 2012).

*Stenocereus stellatus* conocida comúnmente como "Pitayo" o "Xoconostle" es una cactácea columnar que puede presentar ramificación desde la base y medir de 2.0 - 5.0 m de alto. Su floración ocurre de junio a octubre y la fructificación de julio a octubre. Presenta frutos anchos, globosos y rojos de 3.5 - 4.0 cm de largo y 3.0 - 4.0 cm de ancho, presenta pulpa roja y semillas negras de 1.4 - 2.3 mm largo, 1.0 - 1.6 mm ancho. (Arias et al., 2012; Álvarez-Espino et al., 2017).

Se estudiaron a *L. hollianus*, *O. puberula* y *S. stellatus* debido a que no existen trabajos sobre la remoción primaria de semillas por aves en dichas plantas. En cambio, para *M. geometrizans* se pretendía ampliar la información que existe sobre las aves que remueven sus frutos.

Para cumplir con los objetivos del presente estudio, se obtuvieron datos de remoción de semillas mediante trabajo de campo, así como una revisión bibliográfica.

#### *Trabajo de campo*

Para evaluar la remoción de semillas in situ se realizaron observaciones directas de 1 a 5 individuos en puntos fijos (focales) desde el amanecer y hasta tres horas después y, desde las 16:30 hasta el anochecer. Las observaciones se llevaron a cabo durante la temporada de fructificación de las especies de cactáceas de interés. En San Juan Raya (SJR) se observó a

*S. stellatus* en agosto y septiembre de 2022 (62.8 horas de esfuerzo de muestreo). En esta misma localidad se observó a *M. geometrizzans* en abril y mayo de 2023 (111.8 horas de esfuerzo de muestreo). En Zapotitlán Salinas (ZS) se observó a *M. geometrizzans* en junio de 2022 (16.6 horas de esfuerzo de muestreo) y en mayo de 2023 (16.5 horas de esfuerzo de muestreo). También se observó a *O. puberula* en julio de 2022 (14.3 horas de esfuerzo de muestreo) y, para *L. hollianus* las observaciones se hicieron en junio y julio de 2022 (89.7 horas), y de junio a septiembre del mismo año se realizaron para *S. stellatus* (178.9 horas). La diferencia del esfuerzo de muestreo entre las especies se debe a la disponibilidad de frutos de cada especie y a que el estadio de los frutos durante los muestreos era mayormente inmaduros.

Con ayuda de binoculares se registraron datos como la especie de ave forrajeando, que fueron identificadas con guías de campo especializadas (Kaufman, 2000; Howell y Webb, 2005; Arizmendi y Valiente-Banuet, 2006; Peterson y Chalif, 2008). También se tomaron datos de frecuencia de visitas de los individuos, número de individuos alimentándose, parte consumida del fruto (pulpa y/o semilla), número de semillas o frutos removidos, tiempo de forrajeo, tipo de manipulación y estadio de los frutos (Castillo, 2011; Contreras-González y Arizmendi, 2014). Debido a la baja disponibilidad de frutos maduros durante los muestreos y, a que la mayoría de los frutos se encontraban inmaduros, las observaciones de cada muestreo se realizaron durante dos días por mes.

El número de semillas removidas por las aves fue obtenida a través de la observación directa de los individuos de aves alimentándose. Sin embargo, cuando no era posible cuantificar el número de semillas consumidas, fue estimado a través del número de picotazos llevados a cabo por las aves al momento de alimentarse de los frutos y el número promedio de semillas de los frutos de las diferentes especies de cactáceas estudiadas. Para lo cual se colectaron tres frutos de *L. hollianus*, 15 y 11 frutos de *M. geometrizzans* en San Juan Raya y Zapotitlán Salinas, respectivamente. Para *O. puberula* se colectaron tres frutos y para *S. stellatus* se colectaron siete y cuatro frutos en Zapotitlán Salinas y San Juan Raya, respectivamente.

El tipo de manipulación de los frutos por aves en el presente estudio fue mandibulación, machacado, que consuman por completo el fruto y el picoteo poco a poco. La mandibulación ocurre cuando se mantiene el fruto en el pico y se rota con movimientos rápidos de las mandíbulas. El machacado se refiere cuando el fruto se mueve sobre el pico a tal grado que es aplastado o destruido. Cuando los frutos son consumidos en su totalidad, el uso de las mandíbulas es mínima. Por último, el picoteo poco a poco implica que las aves agarren trozos de pulpa (Moermond y Denslow, 1985).

La estimación del número de frutos de las diferentes especies estudiadas se cuantificó directamente cuando era posible, sin embargo, cuando los frutos eran abundantes se estimó a través del conteo de número de frutos de tres “brazos” o ramas que fueron elegidos al azar, posteriormente, se contó el total de los “brazos” (Chapman et al., 1992; Contreras-González et al., 2009).

### *Revisión bibliográfica*

Para describir el estado de conocimiento sobre la remoción primaria de semillas por aves en la RBTC, se realizó una búsqueda donde se tomaron en cuenta trabajos de especies de plantas con diferente forma de vida. La búsqueda se hizo a través de la base de datos de la Dirección General de la UNAM, así como en Google Académico y Tesiunam. Se usaron palabras clave como “seed removal”, “primary seed removal”, “RBTC”, “ornithocory”, “seed predation”, “pre-dispersal seed predation”, “remoción primaria”, “remoción pre-dispersiva”, “dispersión de semillas”, “depredación pre-dispersiva”, “ornitocoria” y “Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán”.

Se encontraron trabajos desde el año 1991 hasta el año 2017. De los artículos y tesis encontrados se obtuvieron los mismos datos que fueron registrados en el trabajo en campo. Así mismo, se revisó en qué tipos de vegetación presentes en la Reserva es donde se han realizado los trabajos que han evaluado la remoción primaria de semillas, con la finalidad de conocer cuál es el tipo de vegetación más estudiado o la zona donde se llevó a cabo una mayor remoción de semillas.

A partir de los datos registrados del número de semillas removidas por cada especie de ave, se cuantificó el total de las semillas removidas y así, se pudo inferir el principal removedor de semillas.

### *Análisis de datos*

Debido al número de datos, se aplicó la prueba de normalidad Shapiro-Wilk para el tiempo de forrajeo que cada especie de ave obtuvo en todas las especies de cactáceas, para el número de individuos de las especies de aves que consumieron los frutos de *M. geometrizans* (SJR y ZS) y de *S. stellatus* (ZS) y para el número de semillas que fueron removidas por las aves de todas las especies de plantas. Mientras que, para el número de individuos de las especies de aves que consumieron los frutos de *L. hollianus*, se aplicó Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf, 1987).

Para probar si hay diferencias entre el tiempo de forrajeo que cada especie de ave obtuvo, entre el número de individuos de las especies de aves que consumieron los frutos y, entre el número de frutos o semillas removidas de todas las especies de cactáceas excepto para *S.*

*stellatus* (SJR), se aplicó un Análisis de la Varianza (ANOVA) (Sokal y Rohlf, 1987). Para determinar si existen diferencias en los datos de tiempo de forrajeo que cada especie de ave obtuvo y el número de semillas removidas de *S. stellatus* (SJR), que no fueron normales, se aplicó la prueba U de Mann Whitney (Ostertagová et al., 2014).

Se aplicó una prueba de  $\chi^2$  para determinar si existen diferencias en las frecuencias de visitas, el tipo de manipulación, estadio de desarrollo y parte consumida de los frutos y, para conocer qué datos presentaron las diferencias, se analizaron los residuales estandarizados (Blair y Taylor, 2008).

Por otra parte, se realizó una Correlación de Pearson para probar si existe alguna relación entre la oferta de frutos (número de frutos) vs el número de individuos de aves que visitan a las especies de plantas. Esto no se pudo determinar para *O. puberula*, ya que fue difícil diferenciar el número de individuos de la especie de esta cactácea, y se tomó como un único individuo.

Cabe mencionar que no se consideraron los datos del número de individuos y frecuencias de visitas de las especies de aves que obtuvo *O. puberula*, así como *S. stellatus* (SJR) para poder realizar un análisis estadístico, ya que hubo un bajo número de registros y cada dato presentó el mismo valor (1).

#### *Redes de interacción*

Para analizar los patrones de interacción planta-ave en la remoción pre-dispersiva de semillas dentro de la reserva, se realizaron redes de interacción. Para lo cual se construyeron dos redes de interacción, una para cada sitio. Las redes se construyeron a partir de los registros de las especies de aves que remueven las semillas de las especies de plantas observadas en campo, así como de la revisión bibliográfica. Únicamente para las redes obtenida del trabajo en campo se obtuvieron los parámetros de anidamiento, robustez, conectividad y especialización. Debido a que los datos obtenidos a partir de la bibliografía son datos de diferentes sitios, distintos años, otros métodos y la variación natural de las poblaciones de aves y producción de frutos no es la misma, no se consideró pertinente obtener los parámetros para dicha red.

El anidamiento es una medida de la forma en que están conectadas las especies en la red. Esto ocurre cuando las especies especialistas interactúan solo con las generalistas, pero a su vez, estas interactúan también entre ellas. Este parámetro se basa en la temperatura T (grado de desorden de la matriz) de cada matriz, donde  $T^0 = 0$  indican que la matriz está anidada y  $T^0 = 100$  indica que no hay anidamiento (Dormann, 2009; Lara-Rodríguez et al., 2012).

La robustez se calcula por medio de la simulación de extinción de especies dentro de la red. Esta simulación de extinciones ayuda a identificar la robustez que tienen las redes para mantener su función ecológica dentro de las comunidades y los ecosistemas. Por lo tanto, una red que pierde especies más conectadas sería menos robusta que una red que pierde especies menos conectadas, ya que lo primero conlleva a mayor inestabilidad y al posible colapso de la red (Martínez-Falcón et al., 2019).

La conectividad mediante las redes de interacción mide el porcentaje de enlaces observados con base en el total de enlaces posibles dentro de la red. La conectividad constituye una medida de generalización de la red y se usa para efectuar comparaciones con los valores reportados para otras redes (Lara-Rodríguez et al., 2012; Martínez-Falcón et al., 2019).

La especialización tiene un rango que va de 0 (sin especialización) a 1 (completamente especializada) (Martínez-Falcón et al., 2019) y, se refiere al número de especies con las que cada una de las especies de la red interactúa (Lara-Rodríguez et al., 2012).

Todos los datos empleados para los análisis estadísticos y para la construcción de las redes de interacción fueron analizados mediante el programa R usando los paquetes “tidyverse”, “car”, “ggpubr”, “ggplot2”, “multcomp”, “compute.es” y “rapportools” (R Development Core Equipo, 2022).

## Resultados

*Trabajo de campo.* Se registraron seis especies de aves consumiendo los frutos de *L. hollianus* (Cuadro 1). Sin embargo, únicamente se obtuvo el tiempo de forrajeo de cuatro especies de aves, que fue similar entre ellas. *Zenaida asiatica* pasó más tiempo consumiendo los frutos de *L. hollianus* ( $5.33 \pm 3.84$  min), seguida de *M. hypopolius* ( $3.34 \pm 0.41$  min) y de *T. curvirostre* ( $2.42 \pm 0.42$  min). En cambio, *H. mexicanus* fue la especie de ave que pasó menor tiempo forrajeando ( $2.28 \pm 0.42$  min) (Fig. 1). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el tiempo de forrajeo de las diferentes especies de aves que se alimentan de *L. hollianus* ( $F_{3,34}=1.07$ ,  $p>0.05$ ).

Se observaron seis especies de aves consumiendo los frutos de *M. geometrizzans* (SJR) (Cuadro 1). En este sitio el Carpintero Mexicano (*Dryobates scalaris*) tardó más tiempo consumiendo los frutos de *M. geometrizzans* (3 min), seguido de *H. mexicanus* ( $1.53 \pm 0.46$  min), *T. curvirostre* ( $1.07 \pm 0.44$  min), *P. nitens* ( $0.94 \pm 0.25$  min), el Zacatonero Embridado (*Peucaea mystacalis*) ( $0.74 \pm 0.21$  min) y, por último, el Rascador Viejita (*Melospiza fusca*) ( $0.61 \pm 0.13$  min) (Fig. 1). No obstante, no se encontraron diferencias significativas entre el tiempo de forrajeo de las especies de aves que se alimentan de *M. geometrizzans* (SJR) ( $F_{5,25}=1.224$ ,  $p>0.05$ ).

Se registraron cinco especies de aves alimentarse de los frutos de *M. geometrizzans* (ZS) (Cuadro 1). Se encontró que, el Saltapared Barranqueño (*Catherpes mexicanus*) fue la especie que pasó mayor tiempo alimentándose de *M. geometrizzans* ( $28.5 \pm 23.5$  min), seguida de *M. polyglottos* (4 min), el Luis Bienteveo (*Pitangus sulphuratus*) (3 min) y *M. hypopolius* ( $2.5 \pm 1.75$  min). Mientras que el Papamoscas Garganta Ceniza (*Myiarchus cinerascens*) resultó con el menor tiempo de forrajeo (1 min) (Fig. 1). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre las diferentes especies que se alimentan de los frutos de *M. geometrizzans* (ZS) ( $F_{4,3}=0.676$ ,  $p>0.05$ ).

Referente a la cactácea *O. puberula*, se observaron tres especies de aves consumiendo sus frutos (Cuadro 1). Sin embargo, únicamente se registró el tiempo de forrajeo de dos especies, *T. curvirostre* y de la Calandria Tunera (*Icterus parisorum*). *Toxostoma curvirostre* pasó más tiempo alimentándose de los frutos de esta cactácea ( $1.75 \pm 0.47$  min) en comparación de *I. parisorum* (1 min) (Fig. 1). No existieron diferencias entre el tiempo de forrajeo entre estas especies ( $F_{1,3}=0.491$ ,  $p>0.05$ ).

*Melanerpes hypopolius* y el Jilguerito Dominicó (*Spinus psaltria*) fueron registrados alimentándose de los frutos de *S. stellatus* (SJR) (Cuadro 1). El tiempo que permanecieron las aves forrajeando fue similar entre ellas ( $W=8$ ,  $p>0.05$ ), aunque *M. hypopolius* presentó un mayor tiempo de forrajeo ( $2.33 \pm 1.02$  min) en comparación con *S. psaltria* ( $2.19 \pm 0.72$  min) (Fig. 1).

En cambio, *S. stellatus* (ZS) obtuvo un total de siete especies de aves consumiendo de sus frutos (Cuadro 1). La Calandria Dorso Negro Mayor (*I. cucullatus*) tardó más tiempo forrajeando (6 min), seguido de *T. curvirostre* ( $3.65 \pm 0.88$  min). Mientras que *H. mexicanus* y *M. polyglottos* permanecieron 1.5 ( $\pm 0.28$ ) min y 1 min alimentándose respectivamente. Estas dos últimas especies tardaron menos en consumir los frutos (Fig. 1). No se encontraron diferencias en el tiempo que pasan alimentándose de los frutos de *S. stellatus* (ZS) ( $F_{6,19}=0.657$ ,  $p>0.05$ ).

*Zenaida asiatica* presentó el mayor número de individuos ( $3.6 \pm 1.76$  individuos) consumiendo los frutos de *L. hollianus* ( $F_{5,58}=1.421$ ,  $p<0.05$ ). En segundo lugar, se encuentra *M. polyglottos* con dos individuos. En tercer lugar, está *M. hypopolius* con 1.22 ( $\pm 0.15$  individuos), mientras que en el resto de las especies únicamente un individuo se alimentó de sus frutos (Fig. 2).

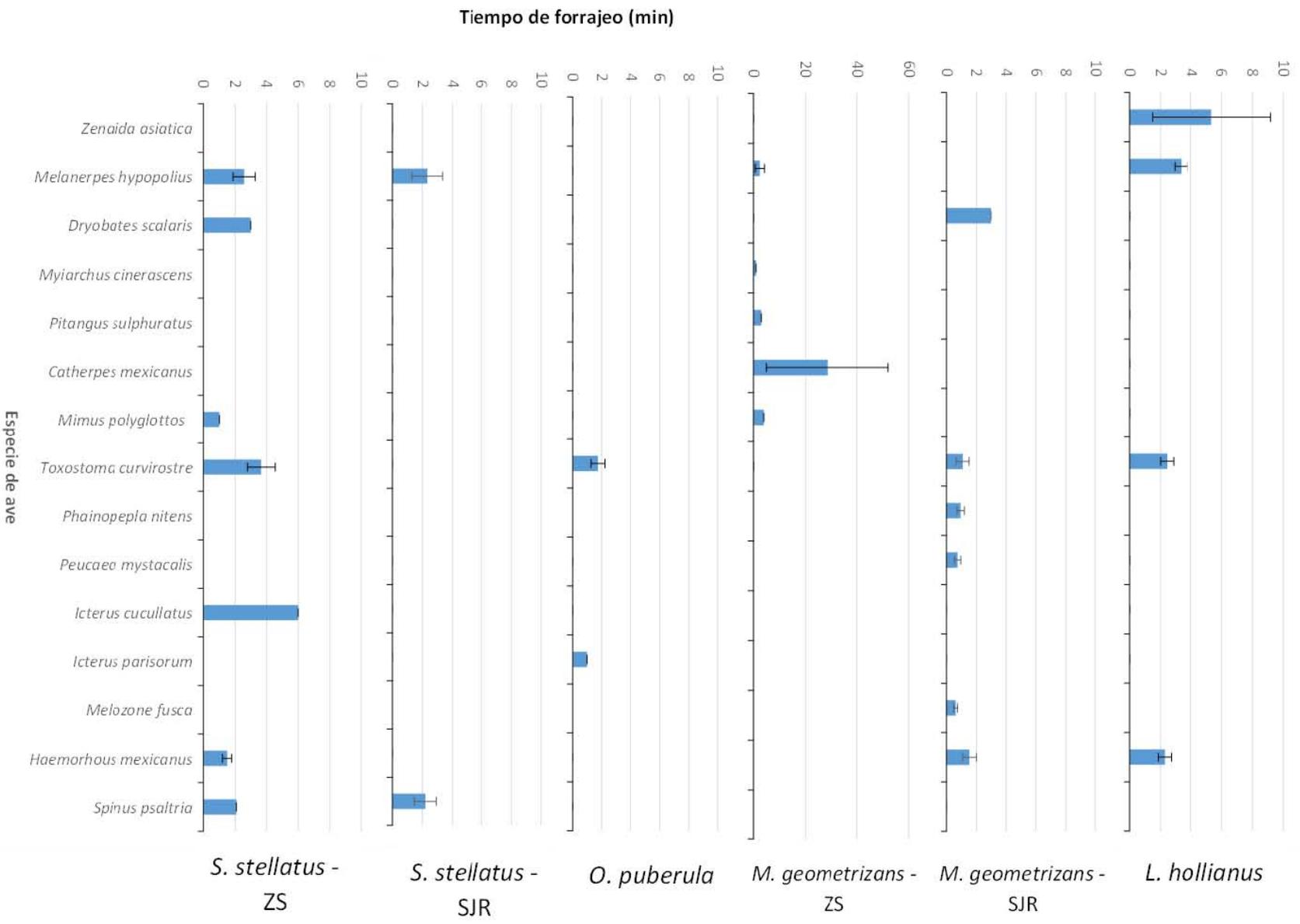
*Peucaea mystacalis* presentó el mayor número de individuos consumiendo los frutos de *M. geometrizzans* (SJR) ( $1.8 \pm 0.48$  individuos), seguido de *M. fusca* ( $1.5 \pm 0.28$  individuos) y *T. curvirostre* ( $1.1 \pm 0.1$  individuos).

**Cuadro 1.** Especies de aves que se observaron alimentando de los frutos de las distintas especies de cactáceas en San Juan Raya y en Zapotitlán Salinas. Donde: SJR –San Juan Raya; ZS –Zapotitlán Salinas;

Espece de ave	<i>Lemaireocereus hollianus</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> – SJR	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> – ZS	<i>Opuntia puberula</i>	<i>Stenocereus stellatus</i> – SJR	<i>Stenocereus stellatus</i> – ZS
<i>Zenaida asiatica</i>	x					
<i>Melanerpes hypopoli</i>	x		x		x	x
<i>Dryobates scalaris</i>		x				x
<i>Myiarchus cinerascens</i>			x			
<i>Pitangus sulphuratus</i>			x			
<i>Campylorhynchus jocosus</i>	x					
<i>Catherpes mexicanus</i>			x			
<i>Mimus polyglottos</i>	x		x			x
<i>Toxostoma curvirostre</i>	x	x		x		x
<i>Toxostoma ocellatum</i>				x		
<i>Phainopepla nitens</i>		x				
<i>Peucaea mystacalis</i>		x				
<i>Icterus cucullatus</i>						x
<i>Icterus parisorum</i>				x		
<i>Melozona fusca</i>		x				
<i>Haemorhous mexicanus</i>	x	x				x
<i>Spinus psaltria</i>					x	x

En cambio, *D. scalaris*, *P. nitens* y *H. mexicanus* presentaron el menor número de individuos (1 individuo para cada uno) (Fig. 2). No se mostraron diferencias significativas para el número de individuos de cada especie de ave que visitó los frutos de *M. geometrizans* (SJR) ( $F_{5,25}=2.029$ ,  $p>0.05$ ).

*Catherpes mexicanus* obtuvo el mayor número de individuos alimentándose de los frutos de *M. geometrizans* (ZS) (2 individuos), seguido de *P. sulphuratus* ( $1.5 \pm 0.5$  individuos). Mientras que el resto de las especies, *M. hypopoli*, *M. polyglottos* y *M. cinerascens* presentaron el número de individuos más bajo (1 individuo) (Fig. 2). No se encontraron diferencias significativas en el número de individuos alimentándose de los frutos ( $F_{4,4}=3$ ,  $p>0.05$ ).



**Figura 1.** Tiempo de forrajeo por visita de las especies de aves. Donde: SJR – San Juan Raya, ZS – Zapotitlán Salinas.

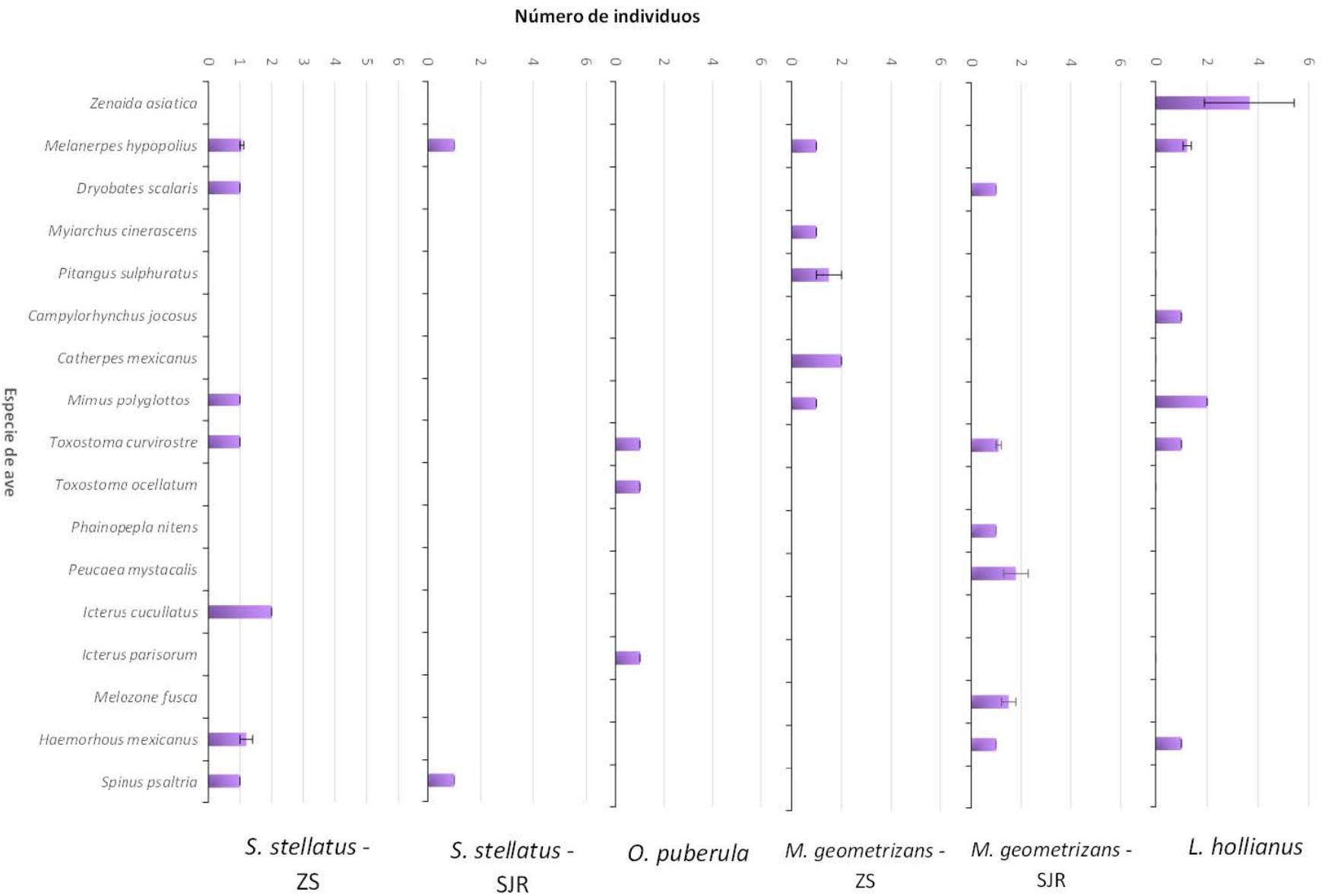
Por otra parte, no existieron diferencias significativas entre el número de individuos que visitaron los frutos de *O. puberula*, ya que las tres especies presentaron el mismo número de individuos (1 individuo) (Fig. 2).

*Melanerpes hypopolius* y *S. psaltria* presentaron el mismo número de individuos visitando los frutos de *S. stellatus* (SJR) (1 individuo) (Fig. 2). En cuanto al número de individuos de cada especie de ave que se alimentó de los frutos de *S. stellatus* (ZS), este fue similar ( $F_{6,21}=1.896$ ,  $p>0.05$ ). *Icterus cucullatus* presentó el mayor número de individuos (2 individuos), seguido de *H. mexicanus* ( $1.2 \pm 0.2$  individuos) y *M. hypopolius* ( $1.06 \pm 0.06$  individuos). Mientras que *D. scalaris*, *M. polyglottos*, *S. psaltria* y *T. curvirostre* mostraron el menor número de individuos consumiendo los frutos de *S. stellatus* (ZS) (1 individuo) (Fig. 2).

La forma de manipulación de las semillas de *L. hollianus* que ocurrió más frecuente fue el picoteo poco a poco, ya que sólo *H. mexicanus* presentó una manipulación que correspondió a la mandibulación (Cuadro 2). No existieron diferencias significativas entre el tipo de manipulación ( $X^2=6$ ,  $df=5$ ,  $p>0.05$ ). Se observó que la pulpa y las semillas fueron las partes que más consumieron las aves, así como frutos tanto maduros como inmaduros (Cuadro 3). No obstante, no se presentaron diferencias significativas en la parte consumida de los frutos ( $X^2=0.875$ ,  $df=3$ ,  $p>0.05$ ) y el estadio de desarrollo de los frutos consumidos ( $X^2=2.925$ ,  $df=5$ ,  $p>0.05$ ).

Por otro lado, únicamente se presentaron dos formas de manipulación de los frutos de *M. geometrizzans* (SJR y ZS), que son el picoteo poco a poco y que se tragaran por completo el fruto. Este último fue la forma de manipulación más usada por parte de las aves (Cuadro 2). No obstante, no existieron diferencias significativas entre las maneras de manipulación del fruto de *M. geometrizzans* en San Juan Raya ( $X^2=4$ ,  $df=15$ ,  $p>0.05$ ) y Zapotitlán Salinas ( $X^2=4.55$ ,  $df=15$ ,  $p>0.05$ ). De igual manera, no hubo diferencias significativas respecto a la parte consumida del fruto en San Juan Raya ( $X^2=4.06$ ,  $df=10$ ,  $p>0.05$ ) ni en Zapotitlán Salinas ( $X^2=8.75$ ,  $df=10$ ,  $p>0.05$ ). Las aves se alimentaron mayormente de frutos maduros que inmaduros. No existieron diferencias significativas para el estadio de frutos consumidos en San Juan Raya ( $X^2=2.75$ ,  $df=5$ ,  $p>0.05$ ), ni para Zapotitlán Salinas ( $X^2=2.66$ ,  $df=5$ ,  $p>0.05$ ) (Cuadro 3).

Referente a la forma de manipulación de las semillas de *O. puberula*, las tres especies de aves que se alimentaron de sus frutos lo hicieron a través del picoteo poco a poco (Cuadro 2). Se observó que tanto la pulpa como las semillas fueron consumidas, excepto por el Cuicacoche Moteado (*T. ocellatum*), ya que únicamente se alimentó de las semillas.



**Figura 2.** Número de individuos por visita de las especies de aves que visitaron los frutos de las especies de plantas. Donde: SJR – San Juan Raya, ZS - Zapotitlán Salinas.

Sin embargo, no existieron diferencias significativas para la parte consumida del fruto ( $X^2=0.83$ ,  $df=2$ ,  $p>0.05$ ). Las tres especies de aves consumieron solo frutos maduros (Cuadro 3).

*Melanerpes hypopolius* y *S. psaltria* se alimentaron de los frutos de *S. stellatus* (SJR) mediante el picoteo poco a poco. *Spinus psaltria* también se alimentó tragándose por completo las semillas (Cuadro 2). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre los tipos de manipulación ( $X^2=0.75$ ,  $df=1$ ,  $p>0.05$ ). La pulpa como las semillas fueron consumidas por las dos especies de aves. No hubo diferencias significativas en cuanto a la parte consumida del fruto por las dos especies de aves ( $X^2=0$ ,  $df=1$ ,  $p>0.05$ ). También se les observó alimentarse de frutos maduros e inmaduros, sin embargo, se observó que *M. hypopolius* igualmente se alimentó de los frutos de *S. stellatus* casi maduros, los cuales presentaban cáscara mayormente verde con tonos y pulpa rojos (Cuadro 3). De igual forma, no presentaron diferencias significativas entre el estadio de los frutos consumidos ( $X^2=0.16$ ,  $df=1$ ,  $p>0.05$ ).

Los frutos de *S. stellatus* (ZS) fueron manipulados mediante distintas formas. *Haemorhous mexicanus* realizó más formas de manipulación como mandibulación, machacado y picoteo poco a poco de los frutos. Mientras que las demás especies como *D. scalaris* e *I. cucullatus* realizaron solo mandibulación. En el caso *M. polyglottos* y *T. curvirostre* llevaron a cabo el picoteo poco a poco y *S. psaltria* tragó por completo las semillas. *Melanerpes hypopolius* realizó estos dos últimos tipos de manipulación (Cuadro 2). Sin embargo, no existieron diferencias significativas entre el tipo de manipulación de los frutos ( $X^2=15.69$ ,  $df=18$ ,  $p>0.05$ ). La pulpa como las semillas fueron consumidas por todas las especies, excepto por *S. psaltria* que únicamente consumió las semillas. Referente al estadio de los frutos, las aves se alimentaron mayormente de los frutos maduros (Cuadro 3). No existieron diferencias significativas para la parte consumida o el estadio de los frutos ( $X^2=0.92$ ,  $df=6$ ,  $p>0.05$ ;  $X^2=10$ ,  $df=6$ ,  $p>0.05$  respectivamente).

*Melanerpes hypopolius* removió el mayor número de semillas ( $36.70 \pm 6.46$  semillas) de *L. hollianus*, seguido de *T. curvirostre* ( $30.6 \pm 8.41$  semillas) y *Z. asiatica* ( $30.33 \pm 15.05$  semillas). Mientras que *H. mexicanus* removió el menor número de semillas ( $22.9 \pm 7.80$  semillas). Sin embargo, no existieron diferencias significativas entre la remoción efectuada por cada especie de ave ( $F_{3,38}=0.545$ ,  $p>0.05$ ) (Fig. 3).

Se encontraron diferencias significativas en el número de semillas removidas de los frutos de *M. geometrizzans* (SJR) ( $F_{5,25}=5.214$ ,  $p<0.05$ ). *Phainopepla nitens* fue la especie que removió una mayor cantidad de semillas ( $101.07 \pm 20.14$  semillas).

**Cuadro 2.** Tipos de manipulación de los frutos o semillas de las especies de plantas estudiadas. Donde: SJR – San Juan Raya; ZS – Zapotitlán Salinas PC – picoteo poco a poco; TC – tragan por completo; MN – mandibulación; MC – machacado.

Espece de planta	<i>Lemnaireocereus hollianus</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> - SJR	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> - ZS	<i>Opuntia puberula</i>	<i>Stenocereus stellatus</i> - SJR	<i>Stenocereus stellatus</i> - ZS
<i>Zenaida asiatica</i>	PC	-	-	-	-	-
<i>Melanerpes hypopolius</i>	PC	-	PC, TC	-	PC	PC
<i>Dryobates scalaris</i>	-	TC	-	-	-	MN
<i>Myiarchus cinerascens</i>	-	-	TC	-	-	-
<i>Pitangus sulphuratus</i>	-	-	TC	-	-	-
<i>Campylorhynchus jocosus</i>	PC	-	-	-	-	-
<i>Catherpes mexicanus</i>	-	-	PC	-	-	-
<i>Mimus polyglottos</i>	PC	-	TC	-	-	PC
<i>Toxostoma curvirostre</i>	PC	TC, PC	-	PC	-	PC
<i>Toxostoma ocellatum</i>	-	-	-	PC	-	-
<i>Phainopepla nitens</i>	-	TC	-	-	-	-
<i>Peucaea mystacalis</i>	-	PC	-	-	-	-
<i>Icterus cucullatus</i>	-	-	-	-	-	MN
<i>Icterus parisorum</i>	-	-	-	PC	-	-
<i>Melospiza fusca</i>	-	TC, PC	-	-	-	-
<i>Haemorhous mexicanus</i>	MN	PC	-	-	-	MN, MC, PC
<i>Spinus psaltria</i>	-	-	-	-	PC, TC (las semillas)	TC (las semillas)

En segundo lugar, está *T. curvirostre* ( $82.36 \pm 12.31$  semillas), seguida de *M. fusca* ( $35.6 \pm 29.62$  semillas) y *D. scalaris* (15 semillas). Mientras que *P. mystacalis* y *H. mexicanus* removieron la menor cantidad de semillas ( $4 \pm 1.41$  y 1 semilla respectivamente) (Fig. 3).

Referente al número de semillas removidas de *M. geometrizans* (ZS), *M. hypopolius* realizó la mayor remoción de semillas ( $105.66 \pm 58.28$  semillas), en comparación de *M. cinerascens*, *P. sulphuratus* y *M. polyglottos*, ya que cada especie removió 43 semillas. Mientras que *C. mexicanus* removió la menor cantidad de semillas (2 semillas) (Fig. 3).

**Cuadro 3.** Parte consumida y estadio de desarrollo de los frutos consumidos de las especies de plantas estudiadas. Donde: SJR – San Juan Raya; ZS – Zapotitlán Salinas; P – pulpa; S – semillas; C – completo; M – maduro; I – inmaduro.

Especie de ave	<i>Lemaireocereus hollianus</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> – SJR	<i>Myrtillocactus geometrizans</i> – ZS	<i>Opuntia puberula</i>	<i>Stenocereus stellatus</i> – SJR	<i>Stenocereus stellatus</i> – ZS
<i>Zenaida asiatica</i>	P; S; M; I	-	-	-	-	-
<i>Melanerpes hypopolius</i>	P, S; M, I	-	P, S; M, I	-	P, S; I, M, Casi maduros	P, S; M, I
<i>Dryobates scalaris</i>	-	P, S; M	-	-	-	P, S; M
<i>Myiarchus cinerascens</i>	-	-	C; M	-	-	-
<i>Pitangus sulphuratus</i>	-	-	C; M	-	-	-
<i>Campylorhynchus jocosus</i>	M	-	-	-	-	-
<i>Catherpes mexicanus</i>	-	-	P; M	-	-	-
<i>Mimus polyglottos</i>	M	-	C; M	-	-	P, S; M
<i>Toxostoma curvirostre</i>	P, S; M, I	P, S, C; M	-	P, S; M	-	P, S; M, I
<i>Toxostoma ocellatum</i>	-	-	-	S; M	-	-
<i>Phainopepla nitens</i>	-	P, S; M	-	-	-	-
<i>Peucaea mystacalis</i>	-	P, S; M, I	-	-	-	-
<i>Icterus cucullatus</i>	-	-	-	-	-	P, S; M
<i>Icterus parisorum</i>	-	-	-	P, S; M	-	-
<i>Melospiza fusca</i>	-	P, S; M	-	-	-	-
<i>Haemorhous mexicanus</i>	P, S; M, I	P; M	-	-	-	P, S; M, I
<i>Spinus psaltria</i>	-	-	-	-	P, S; I, M	S; M

No obstante, no existieron diferencias significativas entre la remoción de cada especie de ave ( $F_{4,4}=0.682$ ,  $p>0.05$ ).

*Toxostoma curvirostre* removió un mayor número de semillas ( $12.5 \pm 11.5$  semillas) de *O. puberula*, seguido de *T. ocellatum* ( $1.5 \pm 0.5$  semillas) y de *I. parisorum* que removió el menor número de semillas (1 semilla) (Fig. 3). Sin embargo, no existieron diferencias significativas entre el número de semillas removidas ( $F_{2,4}=0.27$ ,  $p>0.05$ ).

*Melanerpes hypopolius* fue la especie que removió más número de semillas de *S. stellatus* (SJR), ya que obtuvo una remoción de  $100 (\pm 33.12)$  semillas, a diferencia de *S. psaltria* que

removió  $22.6 (\pm 13.19)$  semillas (Fig. 3). No obstante, no existieron diferencias significativas entre la remoción de las especies de ave ( $W=8, p>0.05$ ).

Por otra parte, *D. scalaris* removió un mayor número de semillas de *M. geometrizzans* (ZS) (76 semillas), seguido de *M. hypopolius* ( $36.66 \pm 10.74$  semillas) y *T. curvirostre* ( $24 \pm 9.45$  semillas). En comparación de *S. psaltria*, *I. cucullatus* y *M. polyglottos* que fueron las especies que removieron la menor cantidad de semillas (8, 2 y 1 semilla respectivamente). Sin embargo, no existieron diferencias significativas entre el número de semillas removidas por las distintas especies de aves ( $F_{6,19}=0.655, p>0.05$ ) (Fig. 3).

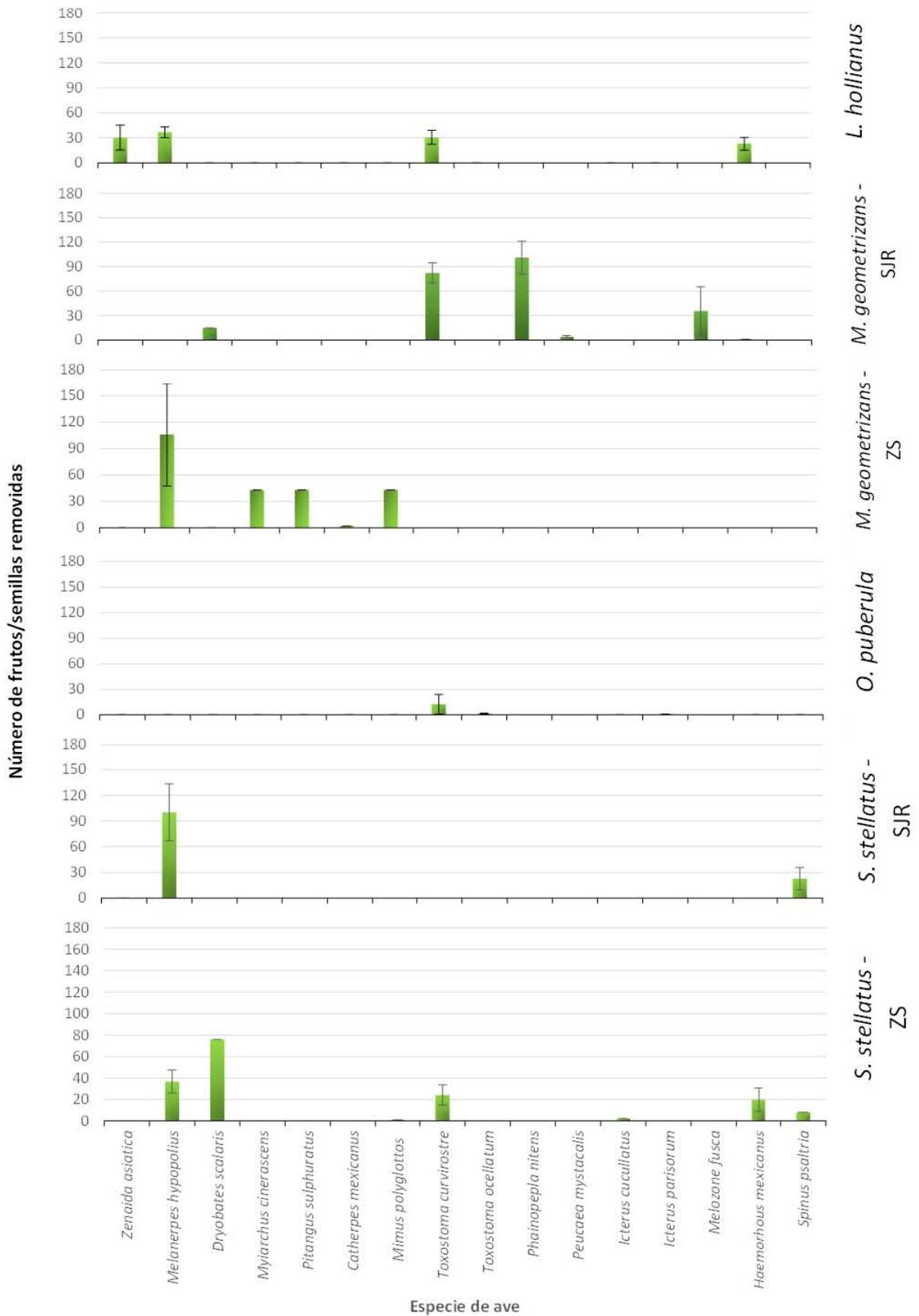
La frecuencia de visitas a *L. hollianus* fue similar para todas las especies de aves ( $\chi^2=19.814, df=45, p>0.05$ ). *Haemorhous mexicanus* presentó el mayor número de visitas ( $3.33 \pm 0.69$  visitas), seguido de *M. hypopolius* ( $3.32 \pm 0.39$  visitas), *T. curvirostre* ( $2.44 \pm 1.09$  visitas) y *Z. asiatica* ( $1.33 \pm 0.33$  visitas). A diferencia de la Matraca del Balsas (*C. jocosus*) y *M. polyglottos* que presentaron el menor número de visitas (1 visita) (Fig. 4).

*Myrtillocactus geometrizzans* (SJR) obtuvo a *H. mexicanus* como la especie de ave con mayor número de visitas ( $1.33 \pm 0.33$  visitas), seguido de *M. fusca* ( $1.25 \pm 0.25$  visitas), y *P. mystacalis* ( $1.2 \pm 0.2$  visitas). Mientras que *D. scalaris*, *T. curvirostre* y *P. nitens* presentaron el menor número de visitas (1 visita) (Fig. 4). No obstante, no existieron diferencias significativas entre la frecuencia de visitas hacia los frutos de *M. geometrizzans* ( $\chi^2=5.64, df=5, p>0.05$ ).

Para la frecuencia de visitas de *M. geometrizzans* (ZS), se obtuvo a *C. mexicanus* con el mayor número de frecuencias de visitas ( $2.5 \pm 0.5$  visitas), seguido de *M. hypopolius* ( $1.33 \pm 0.33$  visitas), en comparación de *M. polyglottos*, *P. sulphuratus* y *M. cinerascens* que presentaron el número más bajo (1 visita) (Fig. 4). Sin embargo, no se encontraron diferencias en las frecuencias de visitas entre las especies de aves ( $\chi^2=12.01, df=12, p>0.05$ ).

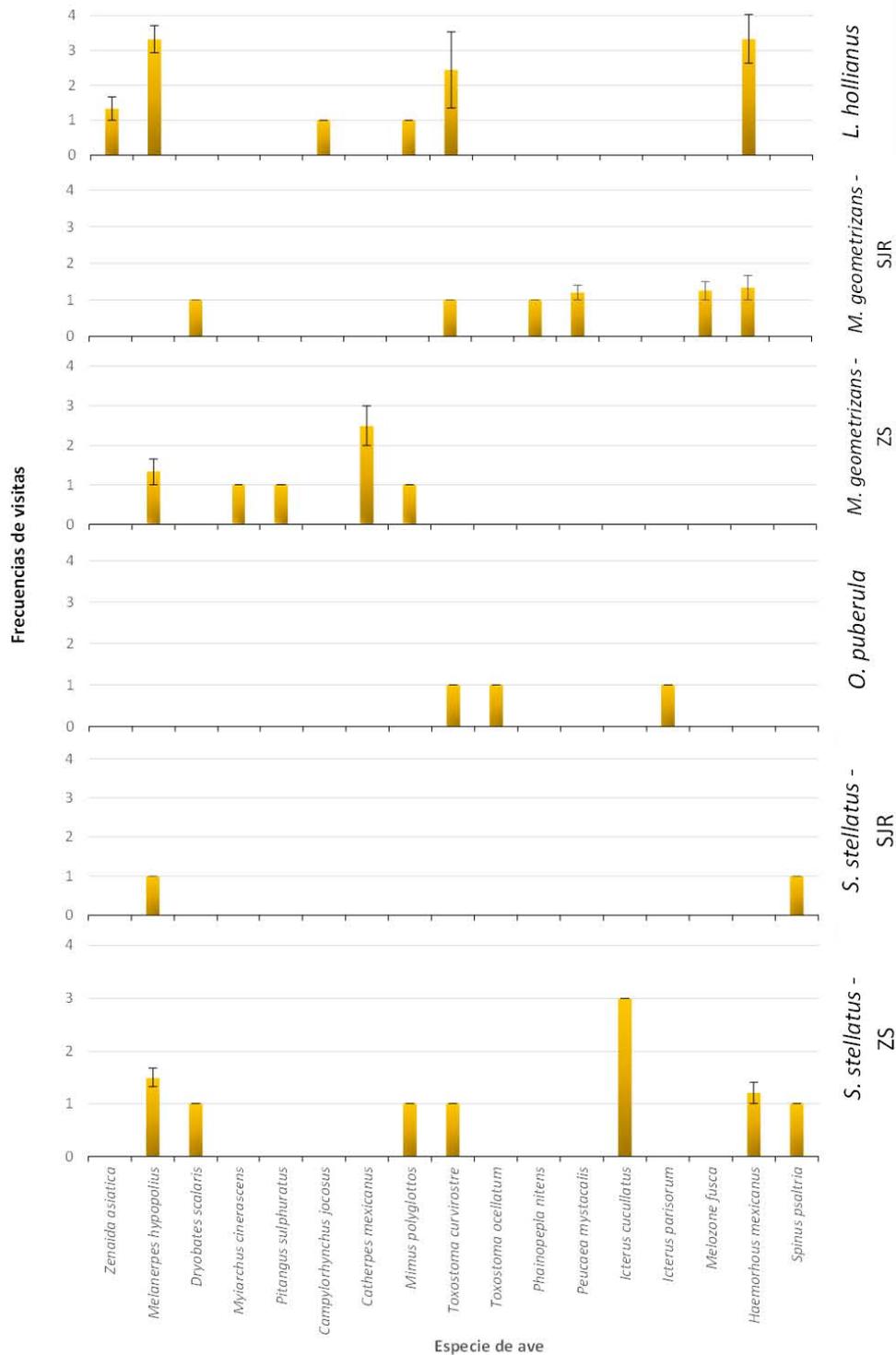
Igualmente, no existieron diferencias significativas entre las frecuencias de visitas que realizaron las aves hacia los frutos de *O. puberula*, ya que todas las especies presentaron el mismo número de frecuencias de visitas (1 visita) (Fig. 4).

A pesar de que *M. hypopolius* y *S. psaltria*, removieron diferentes cantidades de semillas de *S. stellatus* (SJR), presentaron la misma frecuencia de visitas (1 visita) (Fig. 4). Por otra parte, se observó que *I. cucullatus* realizó la mayor frecuencia de visitas a los frutos de *S. stellatus* (ZS), con tres visitas, seguido de *M. hypopolius* ( $1.5 \pm 0.18$  visitas).



**Figura 3.** Número de frutos y/o semillas removidas por visita. Donde: SJR San Juan Raya, ZS – Zapotitlán Salinas.

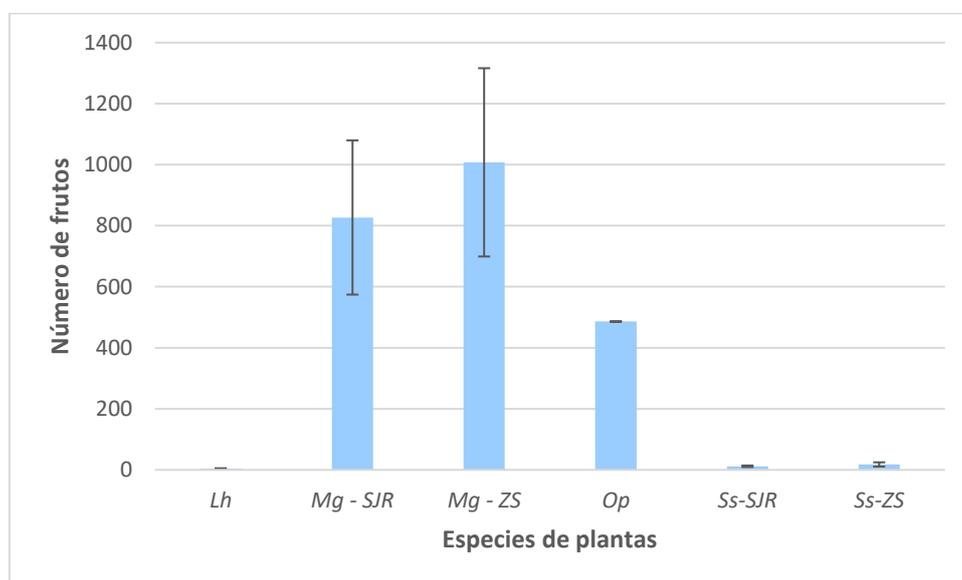
Mientras que *D. scalaris*, *M. polyglottos*, *S. psaltria* y *T. curvirostre* realizaron el menor número de visitas, ya que solo realizaron una visita (Fig. 4). Sin embargo, no se encontraron diferencias en el número de visitas por parte de las diferentes especies de aves ( $\chi^2=12.017$ ,  $df=12$ ,  $p>0.05$ ).



**Figura 4.** Frecuencias de visitas que realizaron las diferentes especies de aves hacia los frutos de las especies de plantas. Donde: SJR - San Juan Raya, ZS – Zapotitlán Salinas.

Referente al número de frutos totales de cada especie de cactácea estudiada, *M. geometrizzans* (ZS) presentó un mayor número de frutos con un total de 1007.61 ( $\pm$  308.50) frutos y *M. geometrizzans* (SJR) con 827 ( $\pm$  252.72) frutos por individuo. En segundo lugar, está *O. puberula* con 486 frutos. En tercer lugar, se encuentra *S. stellatus* (ZS) seguido de *S. stellatus* (SJR) con 17.85 ( $\pm$  6.98) y 11.85 ( $\pm$  2.53) frutos por individuo respectivamente. Por último, está *L. hollianus* con un total de seis frutos por individuo ( $\pm$ 1.55 frutos) (Fig. 5).

No se encontró ninguna correlación con el número de individuos de aves que visitaron las especies de cactáceas y el número de frutos producidos. *Lemaireocereus hollianus* obtuvo un  $R=0.39$ ,  $p=0.05$ , *M. geometrizzans* (SJR) mostró un  $R=-0.1$ ,  $p=0.05$ , mientras que *M. geometrizzans* (ZS) obtuvo un  $R=-0.037$ ,  $p=0.05$ , *S. stellatus* (SJR y ZS) mostró un  $R=-0.15$ ,  $p=0.05$  y  $R=0.13$ ,  $p=0.05$ , respectivamente (Fig. 6).

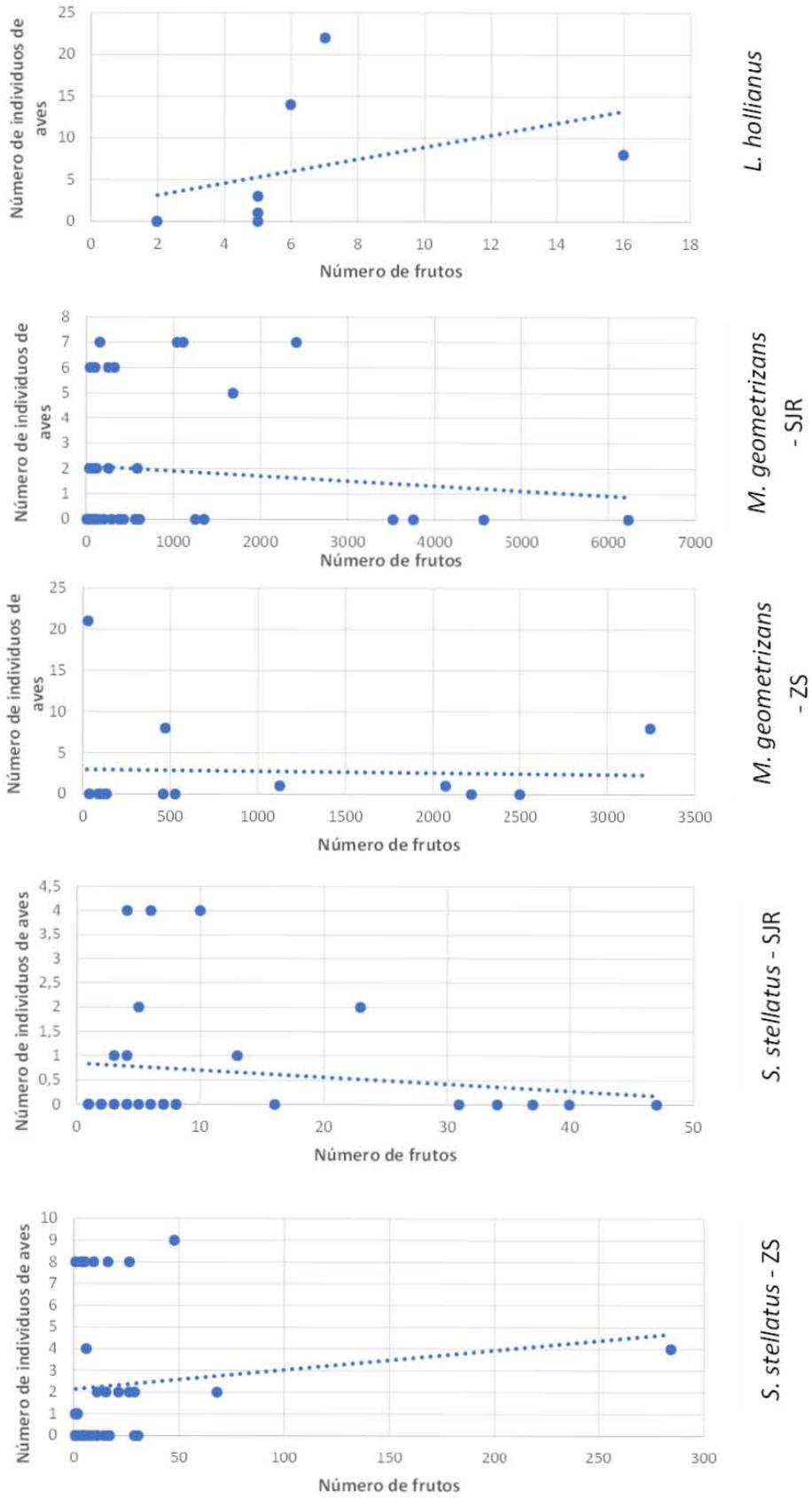


**Figura 5.** Estimación del número de frutos por individuo durante el trabajo en campo de las distintas especies de plantas estudiadas. Donde: Lh – *L. hollianus*, Mg – SJR – *M. geometrizzans* San Juan Raya, Mg – ZS – *M. geometrizzans* Zapotitlán Salinas, Op – *O. puberula*, Ss - SJR – *S. stellatus* San Juan Raya, Ss – ZS – *S. stellatus* Zapotitlán Salinas.

#### Red de interacción - SJR

*Myrtillocactus geometrizzans* obtuvo el mayor número de enlaces, ya que ocho especies de aves consumieron sus frutos. En cambio, los frutos de *S. stellatus* únicamente fueron consumidos por dos especies de aves. Por otro lado, todas las especies de aves removieron las semillas de una sola especie de cactácea (Fig. 7).

Se obtuvo un anidamiento de 54.9, una robustez para las especies de aves de 0.75 y de 0.49 para las especies de plantas. La pendiente de extinción para las aves es de 3.09 y de 0.98 para las plantas. La conectancia de la red es de 0.5.



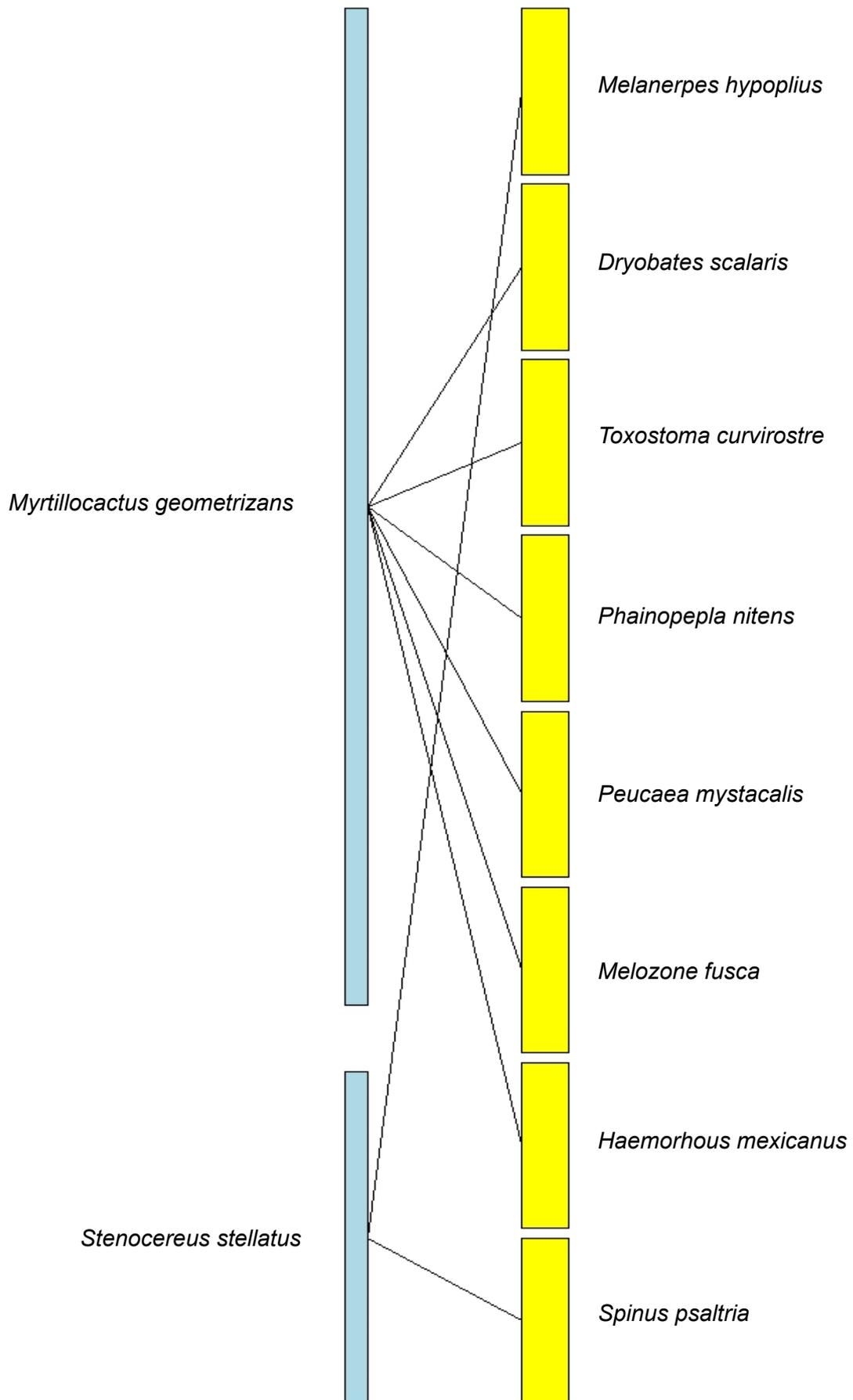
**Figura 6.** Correlación entre número de frutos disponibles de los individuos de especies de cactáceas observados con respecto al número de individuos de aves alimentándose. Donde: SJR – San Juan Raya, ZS – Zapotitlán Salinas.

### *Red de interacción – ZS*

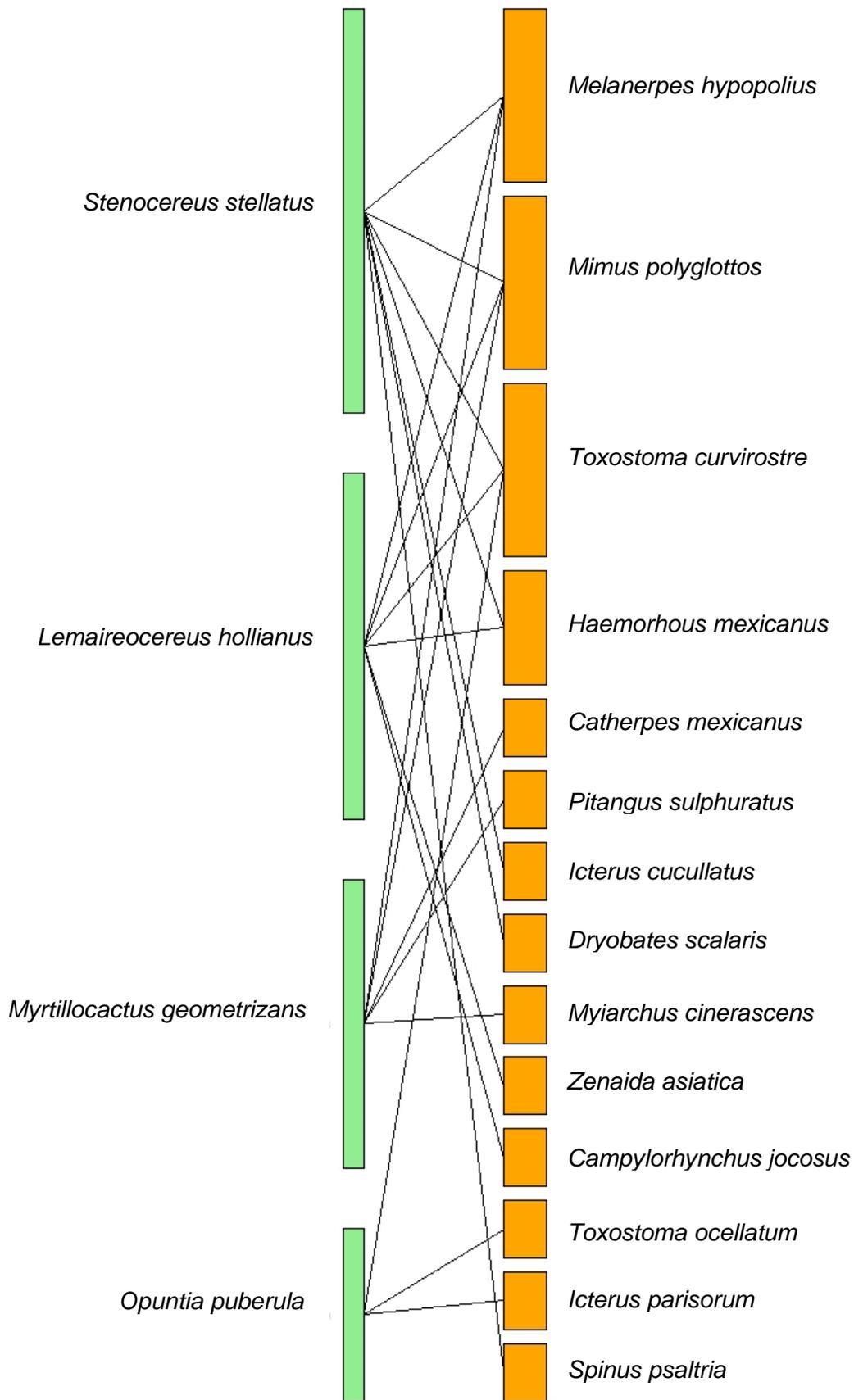
*Stenocereus stellatus* obtuvo el mayor número de interacciones ya que siete especies de aves removieron sus semillas. En segundo lugar, está *L. hollianus* seguida de *M. geometrizzans* y por último, *O. puberula*. Cada especie de cactácea registró seis, cinco y tres especies de aves que participaron como removedores de semillas (figura 8).

Por otro lado, aquellas especies de plantas que obtuvieron el número más alto de interacciones son *M. hypopolius*, *M. polyglottos* y *T. curvirostre*. *Haemorrhous mexicanus* solo interactuó con dos especies de plantas mientras que el resto de las especies de aves interactuaron con una cactácea.

Se obtuvo un anidamiento de 43.7, una robustez para las especies de aves de 0.86 y de 0.57 para las especies de plantas. La pendiente de extinción para las aves es de 6.47 y de 1.43 para las plantas. La conectancia de la red es de 0.37 y presenta una especialización de -0.39.



**Figura 7.** Red de interacción planta-ave a partir de las observaciones de forrajeo tomados en San Juan Raya.



**Figura 8.** Red de interacción planta-ave a partir de las observaciones de forrajeo tomados en Zapotitlán Salinas.

**Revisión bibliográfica.** Se encontró un total de ocho artículos y siete tesis del año 1991 hasta el año 2017 y, del año 2000 hasta el año 2015, respectivamente (Cuadro 4). En dichos trabajos se ha descrito la remoción de semillas de ocho especies de plantas dentro de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán (Cuadro 5).

**Cuadro 4.** Estudios de remoción primaria de semillas por aves que se han realizado en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán.

Localidad	Especie de planta removida	Autor y año	Tipo de publicación
San Juan Raya, Puebla	<i>C. mezcalaensis</i>	Castillo, 2011	Tesis
Cima del Cerro Cutá, Puebla	<i>M. geometrizers</i>	Pérez-Villafaña, 2000	
		Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009	Artículo
Jardín Botánico Helia Bravo, Puebla	<i>C. tetetzo</i>	Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991	
Valle de Zapotitlán, Puebla		Valiente-Banuet et al., 1996	
Jardín Botánico Helia Bravo, Puebla		Godínez-Álvarez et al., 1999	
		Godínez-Álvarez et al., 2002	
Valle de Tehuacán		Godínez-Álvarez y Jordano, 2007	
Santa María Tecomavaca, Oaxaca, en el Cañón Sabino		Contreras-González y Arizmendi, 2014	Artículo
	Contreras-González, 2015	Tesis	
Valle de Zapotitlán, Puebla	<i>C. macrocephala</i>		Rios, 2009
Cima del Cerro Cutá, Puebla	<i>S. pruinosis</i>		García, 2000
Valle de Zapotitlán, Puebla	<i>O. pilifera</i>	Paz, 2006	Artículo
Santa María Tecomavaca, en el Cañón Sabino y San Juan Coyula	<i>B. aptera</i> , <i>B. schlechtendalii</i> , <i>C. tetetzo</i> , <i>Bunchosia montana</i> , <i>Celtis caudata</i> , <i>Lysiloma divaricata</i>	Contreras-González et al., 2009	
Barranca de Muchil en San Rafael Coxcatlán	<i>B. morelensis</i>	Ramos-Ordoñez, 2009	Tesis
		Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2011	Artículo
Coxcatlán, Puebla	<i>S. stellatus</i>	Álvarez-Espino et al., 2017	

En la literatura se ha registrado a *Zenaida asiatica*, *M. hypopolius*, *D. scalaris* y *H. mexicanus* como removedores de los frutos de todas las especies de plantas estudiadas en la RBTC. En

cambio, especies como la Paloma Doméstica (*Columba livia*), la Huilota Común (*Z. macroura*), *A. militaris*, entre otras, fueron descritas como removedores de semillas de una sola especie de planta (*C. tetetzo*).

Aquellas especies de plantas que fueron registradas con una mayor actividad de remoción son *M. geometrizers*, *S. stellatus* y *C. mezcalaensis* con 26, 22 y 17 especies de aves respectivamente que se alimentaron de sus frutos. Al contrario, especies como *B. morelensis* y *C. macrocephala* presentaron 13 especies de aves alimentándose de sus frutos para cada uno. Mientras que *O. pilifera* obtuvo el menor registro, con un total de nueve especies de aves.

**Cuadro 5.** Especies de aves registradas como removedores primarios de semillas dentro de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán, obtenidas a partir de la revisión bibliográfica.

Especies de aves	Especies de plantas							
	<i>Cephalocereus tetetzo</i>	<i>Cephalocereus macrocephala</i>	<i>Cephalocereus mezcalaensis</i>	<i>Stenocereus pruinosus</i>	<i>Stenocereus stellatus</i>	<i>Myrtillocactus geometrizers</i>	<i>Opuntia pilifera</i>	<i>Bursera morelensis</i>
<i>Columba livia</i>	x							
<i>Zenaida asiatica</i>	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Zenaida macroura</i>	x							
<i>Columbina inca</i>	x				x			
<i>Columbina passerina</i>	x							x
<i>Ara militaris</i>	x							
<i>Momotus mexicanus</i>				x		x		
<i>Trogon elegans</i>			x			x		
<i>Melanerpes hypopolius</i>	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Dryobates scalaris</i>	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Empidonax sp.</i>					x			
<i>Pyrocephalus rubinus</i>					x			
<i>Myiarchus tuberculifer</i>						x		x
<i>Myiarchus cinerascens</i>			x			x		x
<i>Myiarchus nuttingi</i>						x		x
<i>Myiarchus tyrannulus</i>				x				x
<i>Myiarchus sp.</i>					x	x		
<i>Myiozetetes similis</i>					x			
<i>Tyrannus vociferans</i>						x		
<i>Tyrannus crassirostris</i>					x			
<i>Tyrannus verticalis</i>					x			

<b>Especies de aves</b>	<i>Cephalocereus tetetzo</i>	<i>Cephalocereus macrocephala</i>	<i>Cephalocereus mezcalaensis</i>	<i>Stenocereus pruinus</i>	<i>Stenocereus stellatus</i>	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	<i>Opuntia piliifera</i>	<i>Bursera morelensis</i>
<i>Troglodytes aedon</i>					x			
<i>Campylorhynchus jocosus</i>			x	x		x	x	
<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	x							
<i>Pheugopedius maculipectus</i>					x			
<i>Polioptila albiloris</i>		x						
<i>Polioptila caerulea</i>					x			
<i>Catharus guttatus</i>						x		
<i>Mimus polyglottos</i>	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Toxostoma curvirostre</i>	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Phainopepla nitens</i>	x	x				x		
<i>Lanius ludovicianus</i>		x						
<i>Vermivora celata</i>		x						
<i>Oreothlypis virginiae</i>					x			
<i>Setophaga coronata</i>			x					
<i>Setophaga virens</i>					x			
<i>Peucaea mystacalis</i>		x	x	x	x	x		x
<i>Pipilo albicollis</i>			x		x			
<i>Piranga bidentata</i>						x		
<i>Piranga sp.</i>						x		
<i>Pheucticus chrysopheplus</i>			x			x		x
<i>Pheucticus melanocephalus</i>				x		x		
<i>Passerina cyanea</i>					x			
<i>Passerina versicolor</i>						x		x
<i>Cyanocompsa cyanoides</i>	x							
<i>Molothrus aeneus</i>				x				
<i>Icterus cucullatus</i>		x	x				x	
<i>Icterus wagleri</i>		x	x	x		x		
<i>Icterus parisorum</i>			x	x		x		
<i>Icterus pustulatus</i>	x		x	x		x		x
<i>Icterus spurius spurius</i>							x	
<i>Icterus sp.</i>					x			
<i>Haemorhous mexicanus</i>	x	x	x	x	x	x	x	x

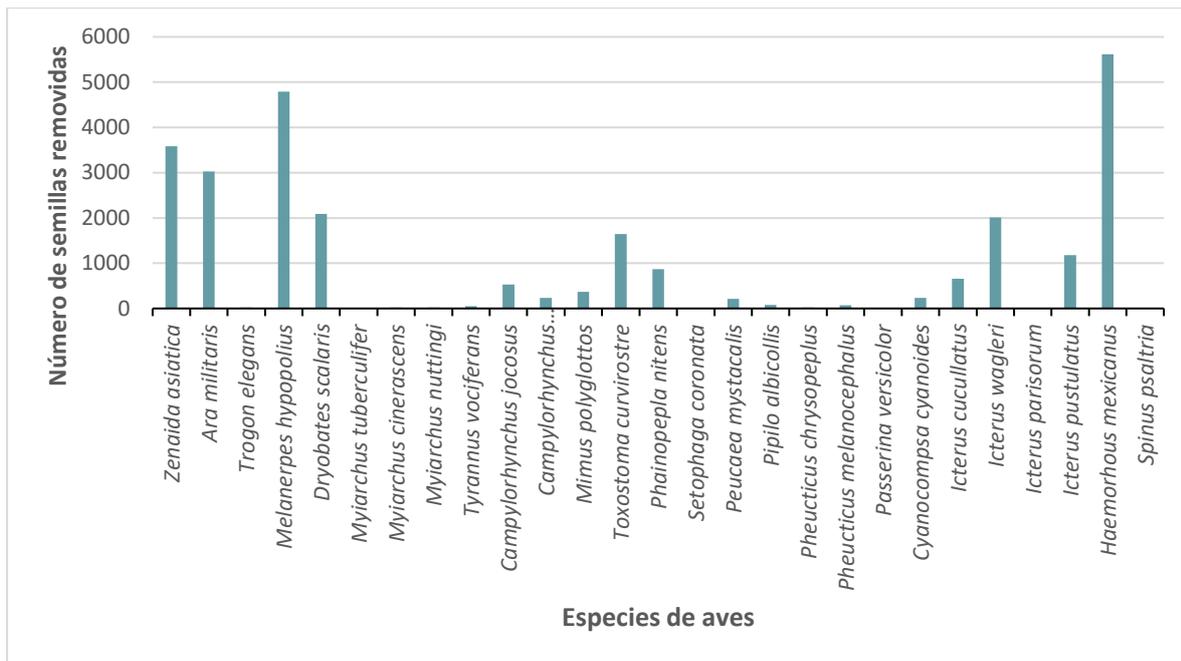
<i>Spinus psaltria</i>						x		
------------------------	--	--	--	--	--	---	--	--

Con respecto a la parte consumida de los frutos (semilla, pulpa o el fruto entero), se encontró que la parte que más consumen las especies de aves es la pulpa (Cuadro 6). Respecto al número de semillas removidas que se registró por parte de los distintos autores se encontró que, *H. mexicanus* es la especie que remueve un mayor número de semillas (5,617.15 semillas) de las diferentes especies de plantas.

**Cuadro 6.** Parte consumida del fruto por las diferentes especies de aves descritas en la literatura dentro de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán.

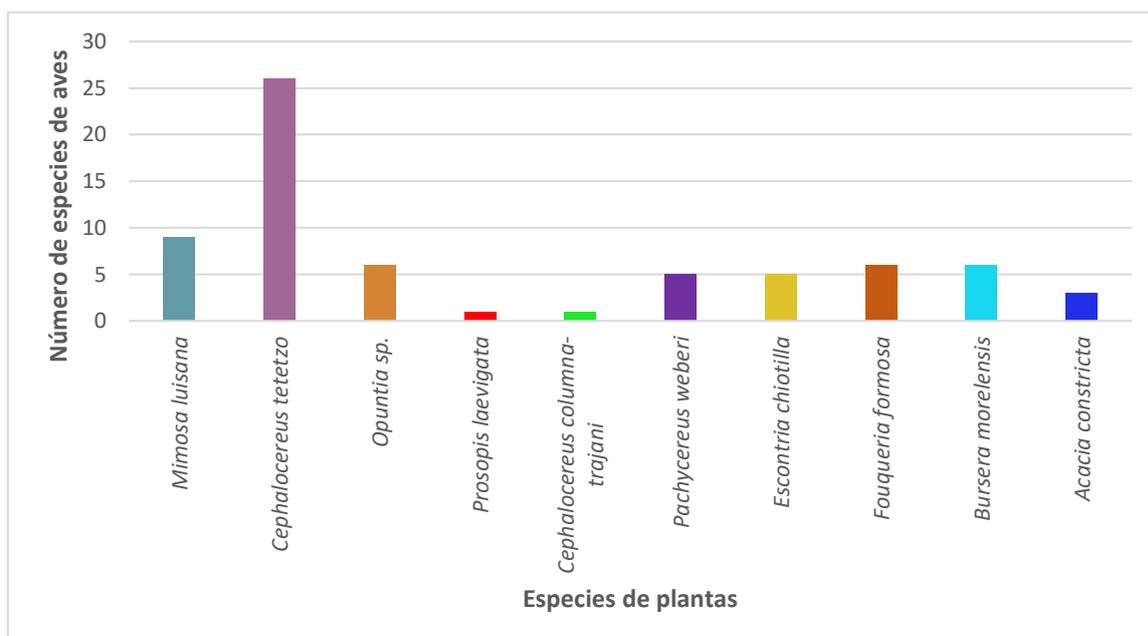
Especies de aves	Parte consumida del fruto		
	Semilla	Pulpa	Completo
<i>Zenaida asiatica</i>	x	x	
<i>Ara militaris</i>	x	x	
<i>Melanerpes hypopolius</i>		x	x
<i>Dryobates scalaris</i>		x	
<i>Tyrannus vociferans</i>			x
<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>		x	
<i>Mimus polyglottos</i>		x	x
<i>Toxostoma curvirostre</i>		x	
<i>Phainopepla nitens</i>			x
<i>Peucaea mystacalis</i>		x	
<i>Pheucticus melanocephalus</i>		x	
<i>Passerina versicolor</i>		x	
<i>Cyanocompsa cyanoides</i>	x	x	
<i>Icterus wagleri</i>		x	
<i>Icterus parisorum</i>		x	
<i>Icterus pustulatus</i>		x	
<i>Haemorhous mexicanus</i>	x		
<i>Spinus psaltria</i>		x	

En segundo lugar, se encuentra *M. hypopolius* (4,787.42 semillas) y es seguida por *Z. asiatica* (3,587.44 semillas). Al contrario de *T. tuberculifer* y *Passerina versicolor*, que fueron registradas como las especies que removieron una menor cantidad (3.57 semillas para cada especie) (Fig. 9).



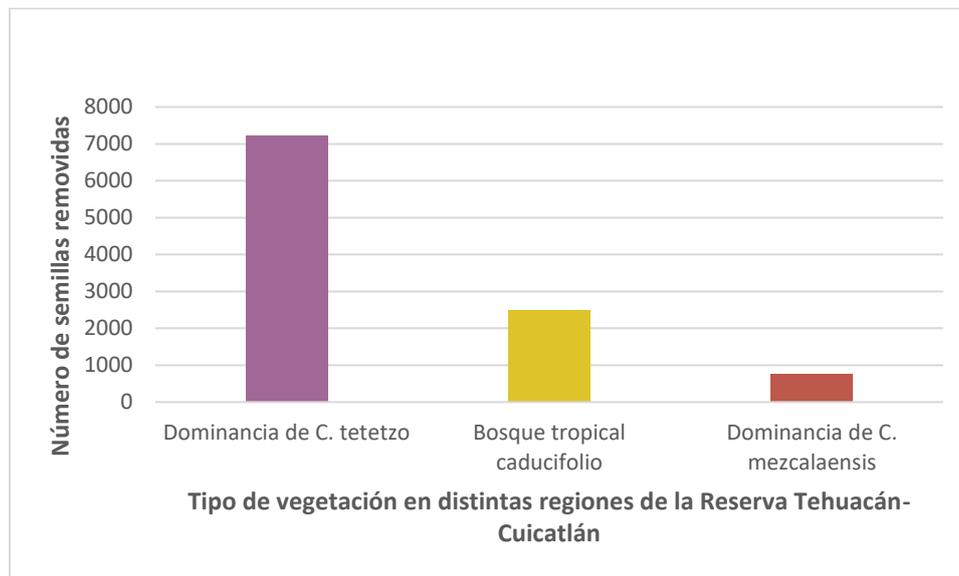
**Figura 9.** Número de semillas removidas por las especies de aves registradas en la literatura dentro de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán.

Las aves se dirigieron mayormente a *C. tetetzo* y *Mimosa luisana* después de alimentarse. *Cephalocereus tetetzo* registró visitas de 26 especies de aves mientras que, *M. luisana* obtuvo nueve especies de aves. En cambio, *Fouquieria formosa* y *B. morelensis* tienen visitas de seis especies. *Pachycereus weberi* y *Escontria chiotilla* presentaron visitas de cinco especies. Mientras que, *A. constricta* tuvo visitas de tres especies y, por último, *C. columna trajani* y *P. laevigata* tuvieron el menor número de especies visitándolas después de forrajear, ya que únicamente se registró una especie de ave para cada una (Fig. 10).



**Figura 10.** Especies de plantas a las cuales las aves se dirigen después de forrajear a partir de datos obtenidos de la revisión bibliográfica.

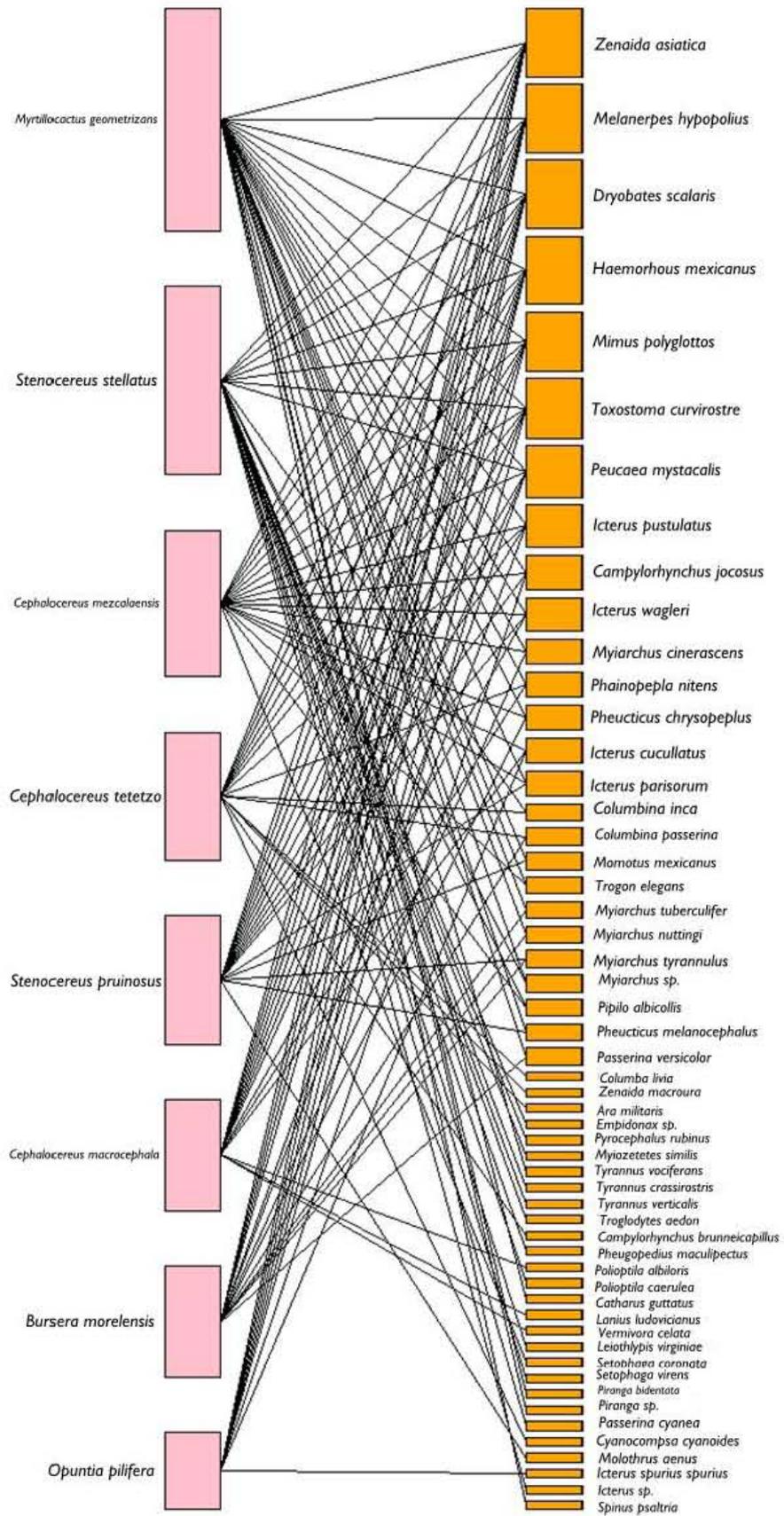
Aquellas zonas con dominancia de *C. tetetzo* presentan un mayor número de semillas removidas (7,223 semillas). En segundo lugar, se encuentran aquellas regiones con vegetación de bosque tropical caducifolio (2,502 semillas). Finalmente, zonas con dominancia de *C. mezcalaensis* tuvieron el menor registro de remoción de semillas (758 semillas) (Fig. 11).



**Figura 11.** Número de semillas removidas en distintas regiones de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán.

#### *Redes de interacción a partir de los registros obtenidos de la literatura*

*Myrtillocactus geometrizans* tuvo el mayor número de interacciones puesto que, más especies de aves se alimentaron de sus frutos. En cambio, *O. pilifera* presentó la menor cantidad de enlaces debido a que menos especies de aves consumieron sus frutos. Por otro lado, *Z. asiatica*, *M. hypopolius*, *D. scalaris* y *H. mexicanus* fueron las especies de aves que mostraron la mayor cantidad de enlaces, al alimentarse de los frutos de todas las especies de plantas. Mientras que especies como *C. livia*, *Z. macroura*, *A. militaris*, entre otras, presentaron el menor número de interacciones ya que únicamente consumieron los frutos de una especie de planta (Fig. 11).



**Figura 12.** Red de interacción planta-ave a partir de los registros de la literatura de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán.

## Discusión

La remoción de semillas en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán es una interacción de vital importancia para las poblaciones de plantas. Esto se debe a que, dentro de la remoción primaria existen especies de aves clave que ayudarán a que las semillas sean colocadas en sitios adecuados para la sobrevivencia y establecimiento de las plantas. Sin embargo, también existen ciertas especies de aves consideradas depredadoras de semillas, ya que dañan al embrión al consumir el fruto o disminuyen la probabilidad de germinación, al colocar las semillas en sitios inadecuados. Por lo tanto, la remoción de semillas puede favorecer o afectar a las poblaciones de especies vegetales (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez et al., 1999; Schupp et al., 2010).

De acuerdo con nuestras observaciones, se registraron 11 y siete especies de aves alimentándose de los frutos de *M. geometrizans* y *S. stellatus*, respectivamente. Sin embargo, se han descrito 24 especies de aves para *M. geometrizans* (Pérez-Villafaña, 2000; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009) y 23 especies de aves para *S. stellatus* (Álvarez-Espino et al., 2017) como removedores de semillas. Esta diferencia posiblemente se deba al estado mayormente inmaduro de los frutos y su baja disponibilidad durante el trabajo en campo. Otra causa de esta diferencia puede ser debido a que los trabajos de Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet (2009) y Álvarez-Espino et al. (2017) tuvieron mayor esfuerzo de muestreo.

Conocer las especies de aves que están involucradas y el rol que tienen en la remoción de semillas, permite conocer el efecto que presentan sobre las poblaciones de las especies vegetales (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez et al., 1999). A pesar de que todas las especies de aves mostraron un número similar de semillas removidas, se ha reportado que *M. hypopolius* es el mayor removedor de *S. stellatus* en el bosque tropical caducifolio (Álvarez-Espino et al., 2017). De igual manera para *C. tetetzo* (Godínez-Álvarez, 2000; Godínez-Álvarez et al., 2002) y es uno de los principales removedores de *C. mezcalaensis* (Castillo, 2011).

Sin embargo, se ha mostrado que *M. hypopolius* no es un excelente dispersor. Por ejemplo, se ha reportado que en *S. pruinosus* (García, 2000), *C. tetetzo* (Godínez-Álvarez et al., 2002), *M. geometrizans* (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009) y *C. mezcalaensis* (Castillo, 2011) pasa mucho tiempo cerca o perchado en la planta parental o en conespecíficos después de alimentarse, lo que posiblemente ocasione que defaque las semillas debajo de estas plantas (Godínez-Álvarez et al., 2002; Castillo, 2011; Contreras-González y Arizmendi, 2014). Este comportamiento puede estar ocurriendo en Zapotitlán de las Salinas como en San Juan Raya, puesto que ya había sido reportado por Godínez-Álvarez et al. (2002) en la primera localidad

y, por Castillo (2011) en la segunda localidad. Por lo tanto, es importante reconocer el papel que tiene *M. hypopolius* como removedor de semillas, ya que es una especie endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán que podría no llegar a colocar las semillas en sitios apropiados para su germinación y establecimiento (Arizmendi y Espinosa de los Monteros, 1996; Dávila et al., 2002; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009; Castillo, 2011).

*Phainopepla nitens* fue la especie de ave que removió una mayor cantidad de semillas de *M. geometrizzans* en San Juan Raya. Esto coincide con Pérez-Villafaña (2000) y Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet (2009), ya que reportaron a esta especie de ave como el removedor de semillas más importante para *M. geometrizzans* en Zapotitlán Salinas. En dichos trabajos, *P. nitens* consumió los frutos en su totalidad, lo que coincide con el presente estudio, garantizando así una mayor remoción de semillas. Así mismo, Pérez-Villafaña (2000) y Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet (2009) observaron que *P. nitens* obtuvo una mayor frecuencia de visitas y una fidelidad para dirigirse a los mezquiales después de forrajear.

Por otro lado, *M. hypopolius* no se registró como removedor de los frutos de *O. puberula*, a pesar de que se ha reportado que es una especie removedora de semillas de *O. pilifera* (Paz, 2006). Dicha ausencia posiblemente se deba a que la cobertura vegetal en donde se encontraban los individuos de *O. puberula* era muy densa, y probablemente los individuos de *M. hypopolius* no lograban percatarse de la disponibilidad de frutos existentes.

Se registró un número similar de semillas removidas para *O. puberula* por parte de *T. curvirostre*, *T. ocellatum* e *I. parisorum*. Sin embargo, se ha reportado que *T. curvirostre* es un buen dispersor de semillas de los frutos de *S. pruinosus* (García, 2000), *C. tetetzo* (Godínez-Álvarez, 2000) y *C. mezcalaensis* (Castillo, 2011). No obstante, Contreras-González y Arizmendi (2014) reportaron que esta especie de ave presenta una efectividad de dispersión baja para *C. tetetzo* en el bosque tropical caducifolio, ya que tuvo una frecuencia de visitas baja y después de alimentarse, sus visitas fueron a conespecíficos. Por otra parte, la remoción por parte de *T. ocellatum* es importante, ya que esta ave es endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Arizmendi y Espinosa de los Monteros, 1996; Dávila et al., 2002).

Por otro lado, se ha visto que *I. parisorum* es buen dispersor de *S. pruinosus* ya que retiene gran tiempo las semillas en su tracto digestivo (García, 2000). Sin embargo, se ha observado que esta especie de ave consume los frutos de *M. geometrizzans* picoteándolos y tragando posteriormente la pulpa, ocasionando que la mayoría de las semillas se destruyan (Moermond y Denslow, 1985; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009). Especies de aves de este mismo género han sido reportadas como removedores de semillas, como *I. pustulatus*, que removió los frutos de *C. tetetzo* (Contreras-González y Arizmendi, 2014), aunque no se consideró buen

dispersor. También se ha mostrado a *I. wagleri* como uno de los principales removedores de semillas de *C. mezcalaensis*, demostrando que la viabilidad de las semillas sigue alta aun cuando pasan por el tracto digestivo de las aves (Castillo, 2011). Tener en cuenta las especies de aves que realizan la remoción de semillas de *O. puberula* es importante, ya que se ha mostrado que la ingestión por animales influye en su germinación (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998).

A pesar de que no se mostraron diferencias significativas en la remoción de semillas por parte de *M. polyglottos*, García (2000) menciona a esta especie como uno de los dispersores legítimos de *S. pruinosus*. También se ha reportado que *M. polyglottos* consume el fruto de *M. geometrizzans* en su totalidad (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009), como ocurre en el presente estudio. Además, se reporta como removedor de *C. tetetzo* (Valiente-Banuet et al., 1996; Godínez-Álvarez et al., 2002), *O. pilifera* (Paz, 2006), *C. macrocephala* (Rios, 2009) y *S. stellatus* (Álvarez-Espino et al., 2017). Esta ave, al tener una dieta frugívora-insectívora (Arizmendi y Espinosa de los Monteros, 1996), es más probable que pueda depositar las semillas debajo de arbustos al buscar insectos para complementar su dieta (Godínez-Álvarez et al., 2002). Por otra parte, se ha descrito que *M. polyglottos* tiene el porcentaje de germinación más alto después de que defecara las semillas (García, 2000; Godínez-Álvarez et al., 2002). Todo lo anterior nos indica que es un buen dispersor de semillas.

Debido a que especies granívoras como *Z. asiatica* y *H. mexicanus* presentan molleja (García, 2000), destruyen las semillas cuando pasan por su tracto digestivo (Godínez-Álvarez et al., 2002; Paz, 2006; Castillo, 2011; Contreras-González y Arizmendi, 2014). *Haemorhous mexicanus* que se alimenta solo de semillas, presenta un pico corto y duro, comúnmente afilado en los bordes, causando que las semillas puedan ser molidas o cortadas (Welty, 1982). Esto se ha reportado anteriormente por Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet (2009), quienes mencionan que el 99% de las semillas de *M. geometrizzans* que pasaron por el tracto digestivo de esta especie de ave, fueron destruidas. Esto indica que son depredadoras de semillas.

*Zenaida asiatica* obtuvo el número más alto de individuos alimentándose de los frutos de *L. hollianus*, lo cual, puede afectar negativamente a las semillas ya que las destruye al momento de ingerirlas, disminuyendo la probabilidad de germinación. Esto puede suponer un problema para las poblaciones de *L. hollianus* ya que se ha reportado que el consumo de sus semillas por aves sí afecta en su germinación, debido a que esta es más alta a comparación de aquellas semillas que se extrajeron directamente de los frutos (Valiente-Banuet et al., 1996). Cabe mencionar que no existen estudios previos sobre la remoción de semillas de *L. hollianus* así como de su estado poblacional. Esto es importante, ya que los encuestados en el trabajo de Rodríguez-Arévalo et al. (2006), mencionaron la fuerte disminución en la abundancia de

plantas y principalmente en los frutos de *L. hollianus*, lo que ha provocado que las aves los consuman antes de que maduren por completo. Por lo tanto, sería recomendable que se lleve a cabo un estudio más profundo sobre las interacciones ecológicas de *L. hollianus*.

Además, *Z. asiatica* se ha registrado como mayor removedor de semillas de *C. macrocephala* (Ríos, 2009), *B. morelensis* (Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2011), *C. tetetzo* (Godínez-Álvarez, et al., 2002; Contreras-González, 2015) y *S. stellatus* (Álvarez-Espino et al., 2017). Esto indica que posiblemente tenga impacto sobre las poblaciones de estas plantas, ya sea regulando las poblaciones o teniendo efectos negativos (Hulme, 1998; Hulme y Benkman, 2002; Contreras-González y Arizmendi, 2014).

A pesar de que no hubo diferencias en cuanto a las frecuencias de visitas, *H. mexicanus* se ha registrado como la especie que más visitó los frutos de *O. pilifera* (Paz, 2006) y *C. macrocephala* (Ríos, 2009). Esta especie también se ha reportado como el mayor visitante para los frutos de *M. geometrizans* (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009), *C. mezcalaensis*, (Castillo, 2011) y *B. morelensis* (Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2011). Además de ser la especie que removió más semillas para estas dos últimas especies de plantas. También se ha demostrado la remoción por esta especie de ave hacia los frutos de *C. tetetzo* (Godínez-Álvarez et al., 2002; Contreras-González, 2015) y *S. stellatus* (Álvarez-Espino et al., 2017). Esto indica que pueden presentar un efecto negativo sobre las poblaciones de plantas ya que destruyen las semillas al consumirlas (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009).

Cabe mencionar que una mayor observación de forrajeo de *Z. asiatica*, *M. hypopolius*, *M. polyglottos* y *H. mexicanus* y, por lo tanto, que hayan obtenido un mayor número de interacciones en las redes de interacción, posiblemente se deba a que estas especies de aves son especies residentes y, además, de las más abundantes que se han reportado para el Valle de Tehuacán, Puebla (Arizmendi y Espinosa de los Monteros, 1996).

Lara-Rodríguez et al. (2012), consideran a *S. stellatus* como una especie importante para el sostenimiento de la red planta-polinizador en la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán. Esta especie de planta además de *M. geometrizans* se pueden considerar esenciales para la red planta-ave frugívora, ya que ambas obtuvieron un alto número de interacciones en el presente estudio. Por lo tanto, pueden jugar un papel importante para el sostenimiento de las redes y, si ocurriese una extinción local o un evento que dañaran a estas especies, las redes se volverían muy inestables y esto llevaría a que se podría llegar a afectar la comunidad (Montoya et al., 2001; Lara-Rodríguez et al., 2012).

La red obtenida del trabajo en campo muestra que, si un evento afectara a las especies de aves, estas serían más robustas, en comparación con un evento que afectara a las especies

de plantas; recordando que un valor de robustez cercano a cero indica que la red se fragmenta muy fácilmente (Sheykhali et al., 2020). Además de que, mientras más especies generalistas se tengan en una red, esto conferiría mayor robustez, debido a que estas especies pueden presentar una mayor resistencia a las perturbaciones que las especialistas (Jordano et al., 2009).

Cabe mencionar que no existen trabajos donde se hayan realizado redes de interacción de planta-ave frugívora dentro de la Reserva, lo cual es importante, porque es un tipo de relación biótica esencial para aquellas especies donde requieren para su dispersión un vector biótico en los ambientes áridos y semi-áridos (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez et al., 2002; Almazán-Núñez et al., 2016), por lo que la elaboración de más estudios de este tipo es indispensable de realizar.

Por último, se recomienda hacer un estudio más completo como la efectividad de dispersión, ya que esto ayudará a determinar el papel de las especies de aves que se alimentan de los frutos de las plantas presentes en la RBTC. Debido a que en el presente estudio se enfocó solo en la remoción de semillas y no se tomaron en cuenta ciertos componentes importantes en este tipo de interacción, como el lugar en donde depositan las semillas, la probabilidad de germinación y la abundancia de las aves.

## **Conclusiones**

En el trabajo de campo se encontró que *Z. asiatica* obtuvo el mayor número de individuos alimentándose de los frutos de *L. hollianus*. De igual manera se obtuvo que *P. nitens* es el principal removedor de semillas de *M. geometrizzans* en San Juan Raya. Debido a la baja disponibilidad de frutos maduros no se encontraron removedores principales para *L. hollianus*, *O. puberula* y *S. stellatus*.

Las cactáceas *M. geometrizzans* y *S. stellatus* se pueden considerar importantes para el mantenimiento de la red planta-ave frugívora de los sitios estudiados. Por otro lado, las plantas del género *Opuntia* obtuvieron el menor número de interacciones para ambas redes, posiblemente por el sitio poco visibles para algunas aves donde se encuentran los individuos estudiados.

La remoción de semillas por aves en ambientes áridos y semi-áridos es importante debido a las condiciones estresantes que presentan estas zonas lo que podría llegar a dificultar la regeneración de estos ambientes, por lo que las aves deben de depositar las semillas en sitios adecuados para la germinación y establecimiento de las poblaciones vegetales. Cabe mencionar que no hay información sobre la remoción de muchas especies de plantas dentro

de la reserva, como es el caso de *L. hollianus* (que es endémica del Valle de Tehuacán) y *O. puberula*, lo que es importante, ya que se encontró que algunos de sus principales removedores son especies endémicas de la zona.

### Literatura citada

- Almazán-Núñez, R., Eguiarte, L., Arizmendi, M. y Corcuera, P. 2016. *Myiarchus* flycatchers are the primary seed dispersers of *Bursera longipes* in a Mexican dry forest. *PeerJ*: 1-23.
- Altmann, J. 1974. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behavior*, 49(3): 227-267.
- Álvarez-Espino, R., Ríos-Casanova, L. y Godínez-Álvarez, H. 2017. Seed removal in a tropical North American desert: an evaluation of pre- and post-dispersal seed removal in *Stenocereus stellatus*. *Plant Biology*, 19: 469-474.
- Arias, S., Gama-López, S., Guzmán-Cruz, L. y Vázquez-Benítez, B. 2012. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. UNAM, México.
- Arizmendi, M. y Espinosa de los Monteros, A. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 67: 25-46.
- Arizmendi, M. y Valiente-Banuet, A. 2006. *Aves de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán*. UNAM, México.
- Bascompte, J. y Jordano, P. 2008. Redes mutualistas de especies. *Investigación y Ciencia*: 50-59.
- Blair, C. y Taylor, R. 2008. *Bioestadística*. Pearson Educación.
- Boege, K. y del Val, E. 2011. Bichos vemos relaciones no sabemos. Diversidad e importancia de las interacciones bióticas. *Ciencias*, 102: 5-11.
- Calviño-Cancela, M. 2002. Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology*, 90: 775-784.
- Castillo, J. y Valiente-Banuet, A. 2010. Species-specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth of a columnar cactus. *American Journal of Botany*, 97(8): 1289-1295.
- Castillo, J. 2011. *Dispersión biótica de semillas de la cactácea columnar Neobuxbaumia mezcalaensis (Bravo) Backeberg en el Valle de Tehuacán, Puebla* (Tesis doctoral). Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Chapman, C., Chapman, R., Wingham, D., Gebo, and Gardner. 1992. Estimators of abundance of tropical trees. *Biotropica* 24:527– 531.

- Contreras-González, A., Rivera-Ortíz, F., Soberanes-González, C., Valiente-Banuet, A. y Arizmendi, M. 2009. Feeding ecology of Military Macaws (*Ara militaris*) in a semi-arid region of Central Mexico. *The Wilson Journal of Ornithology* 121(2): 384-391.
- Contreras-González, A. y Arizmendi, M. 2014. Pre-dispersal seed predation of the columnar cactus (*Neobuxbaumia tetetzo*, cactaceae) by birds in Central Mexico. *Ornitología Neotropical*, 25: 373-387.
- Contreras-González, A. 2015. *Efecto de las interacciones bióticas en algunos aspectos de la biología reproductiva del cactus Neobuxbaumia tetetzo en un bosque tropical caducifolio*. (Tesis doctoral). FES Iztacala, UNAM, México.
- Córdova-Tapia, F. y Zambrano, L. 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24(3): 78-87.
- Dávila, P., Arizmendi, M., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J., Casas, A. y Lira, R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-442.
- Del Val de Gortari, Ek. 2022. Redes de interacciones para el estudio de la biodiversidad. *Revista Digital Universitaria (RDU)*, 23(2). <http://doi.org/10.22201/cuaieed.16076079e.2022.23.2.9>
- Dormann, C., Fründ, J., Blüthgen, N. y Gruber, B. 2009. Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- García, A. 1991. La dispersión de las semillas. *Ciencias*, 24: 3-6.
- García, O. 2000. *Dispersión biótica de semillas de la cactácea columnar Stenocereus pruinosus (Otto) F.Buxb. en el Valle de Tehuacán-Puebla, México*. (Tesis de Licenciatura). FES Iztacala, UNAM, México.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussillon, C. y Thiollay, J. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65: 324-337.
- Godínez-Álvarez, H. y Valiente-Banuet, A. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39: 21-31.
- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. y Valiente, L. 1999. Biotic interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Can. J. Bot.* 77: 203-208.
- Godínez-Álvarez, 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-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A. y Rojas-Martínez, A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*, 83(9): 2617-2629.
- Huaman, D. 2020. *Frugivoría y dispersión primaria diurna en Lunania parviflora Spruce ex. Benth (Salicaceae) y Matisia cordata Bonpl. (Malvaceae), en el bosque amazónico del Pongo de Qoñec, Cusco-Perú*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional De San Antonio Abad Del Cusco, Perú.
- Hulme, P. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 1: 32 - 46.
- Hulme, P. & Benkman, C. 2002. Granivory. Pp. 132–154 in Herrera, C. M., & O. Pellmyr (eds). *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Howell, S. y Webb, S. 2005. *A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America*. Editorial Oxford University Press, USA.
- Jordano, P., Vázquez, D. y Bascompte, J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. *Ecología y Evolución de Interacciones Planta-Animal* (17-41). Editorial Universitaria.
- Kaufman, K. 2000. *Field Guide to Birds of North America*. Hillstar Editions L.C.
- Lara-Rodríguez, Nubia Zoe, Díaz-Valenzuela, Román, Martínez-García, Vanessa, Mauricio-López, Edith, Anaid-Díaz, Silvia, Valle, Oscar Israel, Fisher-de León, Ana Denisse, Lara, Carlos, & Ortiz-Pulido, Raúl. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(2), 569-577. Recuperado en 18 de octubre de 2022, de [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1870-34532012000200031&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-34532012000200031&lng=es&tlng=es).
- Martínez-Adriano, C. 2017. Enmarañada tela de interacciones ecológicas. *Ecofronteras* (21)61: 30-33.
- Martínez-Falcón AP, Martínez-Adriano CA, Dáttilo W. 2019. Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, pp. 265-283
- Martínez-Orea, Y., Castillo, S. y Guadarrama, P. 2009. La dispersión de frutos y semillas. *Ciencias*, 96: 38-41.
- Medel, R., Aizen, M. y Zamora, R. 2009. *Ecología y evolución de planta-animal*, Santiago de Chile, Chile: Universitaria.

- Moermond TC, Denslow JS. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. In: Buckley PA, Foster MS, Morton ES, Ridgely RS, Buckley FG, Eds. Ornithological Monographs, No. 36, Neotropical Ornithology, The American Ornithologists' Union. Washington, DC; pp. 865-97.
- Montoya, J. M., R. V. Solé y M. A. Rodríguez. 2001. La arquitectura de la naturaleza: complejidad y fragilidad en redes ecológicas. *Ecosistemas* 2:1–14.
- Nahuel, M & de Viana, M. 2009. Depredación pre-dispersiva de semillas en tres poblaciones del árbol *Enterolobium contortisiliquum* (Fabaceae). *Revista de Biología Tropical*, 57(3), 781-788. Retrieved October 17, 2022, from [http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442009000300026&lng=en&tlng=es](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442009000300026&lng=en&tlng=es).
- Naturalista. 2017. *Jardín Botánico Helia Bravo Hollis*. Consultado el 28 de enero, 2022 de <https://www.naturalista.mx/projects/jardin-botanico-helia-bravo-hollis-zapotitlan-salinas-pue-mx?tab=about>.
- Ostertagová, E., Ostertag, O. y Kovác, J. 2014. Methodology and Application of the Kruskal-Wallis Test. *Applied Mechanics and Materials*, 611: 115-120.
- Paz, L. 2006. *El papel de las aves en la dispersión de la cactácea Opuntia pilifera en Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México*. (Tesis de Licenciatura). FES Iztacala, UNAM, México.
- Pérez, V. 2007. La importancia del mutualismo para la conservación biológica. *Herreriana*, 3(2): 1-2.
- Pérez-Villafaña, M. 2000. *Dispersión de semillas biótica de Myrtillocactus geometrizans en el Valle de Tehuacán, Puebla*. (Tesis de Maestría). Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Pérez-Villafaña, M. y Valiente-Banuet, A. 2009. Effectiveness of Dispersal of an Ornithocorous Cactus *Myrtillocactus geometrizans* (Cactaceae) in a Patchy Environment. *The Open Biology Journal*, 2: 101-113.
- Peterson, R.T. and Chalif, E.L. 2008. *Aves de México. Guía de campo*. Editorial Diana, México.
- Pizo, M. 2004. Frugivory and habitat use by fruit-eating birds in a fragmented landscape of southeast Brazil. *Ornitología Neotropical*, 15: 117-126.
- Ramos-Ordoñez, M. y Arizmendi, M. 2011. Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments* 75: 757-762.
- Revilla, T. y Encinas-Viso, F. 2015. Ecología y evolución de la endozoocoría. *Acta Biol. Venez.*, 35(2): 187-215.

- Ríos, M. 2009. *Limitaciones en el reclutamiento de Neobuxbaumia macrocephala: un análisis de las interacciones a través de su ciclo reproductivo*. (Tesis de maestría). Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Rodríguez-Arévalo, Casas, A., Lira, R. y Campos, J. 2006. Uso, manejo y procesos de domesticación de *Pachycereus hollianus* (f.a.c. Weber) buxb. (cactaceae), en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Interciencia*, 31(9), 677-685. Recuperado en 17 de octubre de 2022, de [http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0378-18442006000900011&lng=es&tlng=es](http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0378-18442006000900011&lng=es&tlng=es).
- Rojas, A., Gutiérrez, S., Gío, F. y Ramírez, E. (s/f). *Los fósiles marinos de San Juan Raya, Puebla*. Consultado el 31 de marzo, 2023 de <http://132.248.15.121/personal-academico/GioArgaezRaul/FosilesMarinos.pdf>
- Rozo-Mora, M. y Parrado-Rosselli, A. 2004. Dispersión primaria diurna de semillas de *Dacryodes chimantensis* y *Protium paniculatum* (Burseraceae) en un bosque de tierra firme de la Amazona Colombiana. *Caldasia* 26(1): 111 - 124.
- Schupp, E., Jordano, P. y Gómez, J. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333 – 353.
- SEMARNAT. 2013. Programa de Manejo Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. México, D.F.
- Sheykhalí, S., Fernández-Gracia, J., Traveset, A., Ziegler, M., Voolstra, C., Duarte, C. y Eguíluz, V. 2020. Robustness to extinction and plasticity derived from mutualistic bipartite ecological networks. *Scientific Reports* 10, 9783. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66131-5>
- Snow, D. 1971. Evolutionary aspects of fruit eating by birds. *Ibis* 113:194-202
- Sokal, R. y Rohlf, J. 1987. *Introduction to biostatistics, 2nd edition* (ed. Dover).
- Soriano, P., Naranjo, M., Rengifo, C., Figuera, M., Rondón, M. y Ruiz, R. 1999. Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos*, 12(2): 91-100.
- Soriano, P. y Ruiz, A. 2002. The role of bats and birds in the reproduction of columnar cacti in the Northern Andes en Fleming, T. y Valiente-Banuet, A. (eds.). *Evolution, Ecology and Conservation of columnar cacti and their mutualists*. Arizona University Press, Tucson: 241- 263.
- Southwood, T. 1987. *Ecological methods*. London. Chapman and Hall. 524 p.
- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology*, 79: 961-971.

- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M., Rojas-Martínez, A. y Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological Relationships between Columnar Cacti and Nectar-Feeding Bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*(12)1: 103-119.
- Villaseñor-Sánchez, E., Dirzo, R. y Renton, K. 2010. Importance of the lilac-crowned parrot in pre-dispersal seed predation of *Astronium graveolens* in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, 26: 227-236.
- Welty, JC. 1982. *The Life of Birds*. Philadelphia: Saunders.
- Wilson, M. y Traveset, A. 2000. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities, 2nd edition* (ed. M. Fenner).
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer. New York, U.S.A