



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

Remoción primaria de semillas de *Bursera galeottiana*, *Castela tortuosa* y *Lycium boerhaviifolium*, en el matorral xerófilo.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
BIÓLOGA

PRESENTA:

PAMELA HERRERA SERRANO

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. ANA MARÍA CONTRERAS GONZÁLEZ



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dedicatoria

A Pancky y a Frambuesa, mis más grandes amores en esta vida.

Agradecimientos

A CONAHCYT por el financiamiento del proyecto “Auge mezcalero y deudas de extinción: Investigación interdisciplinaria hacia la sustentabilidad”, con número 319061. Gracias por permitirme participar en este grandioso proyecto y por todas las enseñanzas que me llevo.

A mi familia, sobre todo mi mamá, mi abuela y a Joni, porque siempre me impulsaron y apoyaron en cada una de mis etapas y mis decisiones, gracias por aguantarme y por motivarme siempre a echarle ganas. Les debo todo en esta vida, sé que siempre podré confiar en ustedes y ustedes en mí, ojalá me alcance la vida para devolverles todo lo que me han dado, los amo.

A mi directora de tesis, Anita, por siempre mostrarse una persona comprometida, admirable, y trabajadora, y por siempre ser una persona dispuesta a enseñarnos y resolver nuestras dudas con la mejor actitud. Le agradezco profundamente el tiempo que compartimos juntas y por la paciencia que me tuvo, sin ella este trabajo no hubiera sido posible.

A Chucho, por todo el aprendizaje y los largos y pesados kilómetros que recorrió con nosotros para que este trabajo fuera posible, agradezco mucho todos sus sabios comentarios, y el esfuerzo, calor y frío que pasó con nosotros, te tengo mucho cariño. También agradezco a cada una de las personas que participaron en los muestreos junto con nosotros, especialmente a Maurino, Don Chuy, Don Juan y Don Pedro, y a las autoridades de cada localidad por abrirnos las puertas de San Juan y del Jardín. Por último, agradezco a mis compañeros de laboratorio por la ayuda en los muestreos.

Agradezco mucho a mi queridísima hermane Mo, gracias por cada uno de los lugares que hemos visitado juntas, por hacer los muestreos tan divertidos y cálidos. Actualmente eres una de mis mejores amigas y espero que me permitas estar en tu vida un muy buen rato más, te quiero mucho.

Al Club 96, porque con ellos conocí el significado tan puro y leal de la palabra amistad. Con ustedes comprendí realmente lo que es la complicidad, sinceridad, confianza, incondicionalidad y cariño en un grupo de amigos, me dieron los mejores días de mi vida llenos de risas y abrazos, y siempre les agradeceré infinitamente por eso. Gracias Caro por siempre ser tan asertiva, inteligente y comprensiva, y por guiar siempre al grupo para llevar a cabo el trabajo. A Dani por siempre ser tan empático, amoroso y solidario, siempre un abrazo tuyo me hizo sentir que todo estaría bien. A Anthony, por siempre llenar de chistes y ocurrencias las horas de trabajo, haciendo más amenos los días pesados. Y a Anuar, por

siempre guiarnos y explicarnos todo lo que se nos dificultaba. Gracias por esta etapa tan maravillosa que siempre llevaré en mi corazón.

A mis esponjiamigos; Aranza, porque siempre me has impulsado a cosas nuevas, en ti veo mucho potencial y es un orgullo para mí ser tu amiga, te amo mucho y agradezco tanto poderte conocer a lo largo de la carrera. A Marina, por siempre ser mi amiga fiel, agradezco tanto tu amistad y tu apoyo, y espero seguir compartiendo aventuras juntas. A Vero y a Pazy, que siempre me compartieron sus conocimientos con la mejor actitud, y desde un punto de vista tan humano y empático ya que hubo veces que me sentía tan perdida y torpe, pero siempre su carisma me impulsaba a echarle más ganas, siempre fueron un ejemplo a seguir para el grupo y en especial para mí, eso siempre se los voy a agradecer.

A Omarcito, por todas las aventuras que recorriste conmigo mientras realice mi tesis y en todo este gran proceso, por escucharme en mis días buenos y malos, por motivarme e impulsarme a siempre ser la mejor en lo que hiciera, tenemos mil aventuras más que recorrer y sobre todo juntos, en la maestría, te amo mucho, gracias por concluir y empezar esta nueva etapa a mi lado.

A todos mis amigos que hice en la carrera y que siempre me impulsaron y echaron la mano para concluir esta bella etapa, especialmente a Antonio, Mariana, Emmanuel y Dieguito, los quiero muchoo.

Al bello Zahir, una de las personas que más admiro como biólogo y como persona. Te quiero mucho amigo, eres una gran inspiración para mí. Siempre creeré que tienes un futuro brillante y no hay palabras para explicar todo lo que yo creo que puedes lograr. Te admiro y quiero mucho.

A cada una de las personas que conocí en este camino y a los profesores que me impulsaron y motivaron para en un futuro ser como ellos, los quiero mucho.

Por último, a mis mascotas Pancky y Frambuesa, los amores de mi vida y mis más grandes motores. Yo no las salvé a ustedes, sino ustedes me salvaron a mí, y aunque Frambuesa ya no pudo ver el culmino de esta etapa, esto es por y para ustedes. Son las mejores cosas que me pasaron en la vida y no hay palabras para expresar lo mucho que las amo, y lo importante que son y serán para mí por siempre, hasta la eternidad.

Índice

Resumen	6
Abstract	7
Introducción	8
Objetivos	12
Métodos	12
Sitio de estudio.....	12
Especies estudiadas.....	13
Trabajo de campo.....	14
Análisis estadísticos.....	15
Resultados	16
Discusión	29
Conclusiones	36
Referencias	37

Índice de figuras

Figura 1. Número de frutos removidos por especie de ave en de los frutos de <i>Bursera galeottiana</i>	17
Figura 2. Tiempo de estancia de las aves que se alimentan de <i>Bursera galeottiana</i>	17
Figura 3. Número de individuos alimentándose de los frutos de <i>Bursera galeottiana</i>	18
Figura 4. Frecuencias de visita a los frutos de <i>Bursera galeottiana</i>	19
Figura 5. Manipulación de los frutos en <i>Bursera galeottiana</i>	19
Figura 6. Frecuencia de visitas después de forrajear hacia las categorías de distancia disponibles.....	21
Figura 7. Tiempo total de estancia de las aves después de forrajear en <i>Bursera galeottiana</i>	22
Figura 8. Número de frutos de <i>Castela tortuosa</i> consumidas por aves.....	23
Figura 9. Tiempo de estancia de las aves que se alimentan de los frutos de <i>Castela tortuosa</i>	24
Figura 10. Frecuencia de visitas después de alimentarse de los frutos de <i>Bursera galeottiana</i> y <i>Castela tortuosa</i>	25
Figura 11. Tiempo de estancia después de forrajear los frutos de <i>Castela tortuosa</i>	25
Figura 12. Número de frutos removidos de <i>Lycium boerhaviifolium</i> por especie de ave.....	26
Figura 13. Tiempo de estancia de las especies de aves que se alimentan de <i>Lycium boerhaviifolium</i>	27
Figura 14. Regresión lineal entre el número de individuos alimentándose y los frutos totales de <i>Bursera galeottiana</i>	28
Figura 15. Regresión lineal entre el número de individuos alimentándose y los frutos totales disponibles de <i>Castela tortuosa</i>	28
Figura 16. Regresión lineal entre el número de individuos alimentándose y los frutos totales disponibles de <i>Lycium boerhaviifolium</i>	29

Índice de cuadros

Cuadro 1. Especies de aves registradas alimentándose de las especies vegetales.....	16
Cuadro 2. Manipulación de frutos, parte del fruto consumido y estadio del fruto de las especies de aves registradas alimentándose de <i>Castela tortuosa</i> , <i>Bursera galeottiana</i> y <i>Lycium boerhaviifolium</i>	20

Resumen

La dispersión de semillas es uno de los procesos fundamentales en la dinámica poblacional, que beneficia tanto a la planta como al dispersor de semillas. Este trabajo se enfocó en evaluar la remoción primaria de semillas por aves de las especies: *Bursera galeottiana* (cuajote colorado), *Castela tortuosa* (chaparro amargoso) y *Lycium boerhaviifolium* (palo negro) en Zapotitlán Salinas y San Juan Raya, Puebla. Ésto con la finalidad de determinar las especies de aves participantes en este proceso, lo que permitirá evaluar si son posibles depredadoras o dispersoras de semillas, y finalmente comprender la conectividad ecológica entre las aves y la vegetación.

Encontramos que las aves del género *Myiarchus* (papamoscas) remueven semillas de manera primaria de *B. galeottiana*, consumiendo el fruto maduro y completo, aunque eventualmente puede consumir frutos inmaduros. *Peucaea mystacalis* (zacatonero embridado) se puede considerar depredador de semillas de *B. galeottiana* al consumir los frutos inmaduros. Las dos especies de aves removedoras de semillas de *C. tortuosa* fueron *Mimus polyglottos* (cenzontle) y *Phainopepla nitens* (capuliner negro) y consumen los frutos maduros y completos. Se ha descrito que el chaparro amargoso presenta compuestos químicos que pueden ahuyentar a los animales que podrían destruir las semillas, no obstante, podrían ser inocuos para los animales dispersores de semillas. Aunque *Passerina versicolor* (colorín morado) consumió el fruto completo y maduro de *C. tortuosa*, no se puede considerar dispersora de semillas, ya que se ha descrito que esta especie de ave es depredadora de semillas. *Phainopepla nitens* podría ser considerada como dispersora de semillas de *L. boerhaviifolium* gracias a las adaptaciones digestivas y al tiempo de retención de la semilla en el intestino. Aunque *Haemorhous mexicanus* (gorrión mexicano) consume el fruto entero, puede destruir la semilla al aplastarla con el pico, por lo que posiblemente sea depredadora de semillas de *L. boerhaviifolium*. Determinar las abundancias y gremios alimenticios de las aves removedoras de semillas que pueden actuar como dispersoras y depredadoras de semillas permitirá comprender el funcionamiento de la comunidad de aves, y así poder determinar la dominancia de algunas especies, de este modo se podrá analizar su efecto sobre ciertos procesos ecológicos del ambiente que tienen efectos a nivel de comunidades.

Abstract

Seed dispersal is one of the fundamental processes in population dynamics, which benefits both the plant and the seed disperser. This study was focused on evaluating the primary seed removal by birds of the species: *Bursera galeottiana* (cuajote colorado), *Castela tortuosa* (chaparro amargoso), and *Lycium boerhaviifolium* (palo negro) in Zapotitlán de las Salinas and San Juan Raya, Puebla. This with the aim of determining the bird species participating in this process, which will allow evaluation of whether they are possible predators or seed dispersers, and finally, understand the ecological connectivity between birds and vegetation.

We found that bird species of the genus *Myiarchus* (flycatchers) primarily remove seeds from *B. galeottiana*, consuming mature and complete fruit, and although it can eventually consume immature fruits. *Peucaea mystacalis* (bridled sparrow) can be considered a seed predator of *B. galeottiana* by consuming immature fruits. The two species of birds that remove the seeds of *C. tortuosa* were *Mimus polyglottos* (northern mockingbird) and *Phainopepla nitens* (northern phainopepla) and they consume mature and complete fruits. It has been described that Chaparro amargoso presents chemical compounds that can scare away that could destroy the seeds; however, they could be harmless to seed dispersers. Although *Passerina versicolor* consumed the complete and mature fruit of *C. tortuosa*, it cannot be considered a seed disperser, as this bird species has been described as a seed predator. *Phainopepla nitens* could be considered a seed disperser of *L. boerhaviifolium* due to digestive adaptations and the retention time of the seed in the intestine. Although *Haemorhous mexicanus* (mexican sparrow) consumes the entire fruit, it can destroy the seed by crushing it with its beak, which is why it is possibly a predator of *L. boerhaviifolium* seeds. Determining the abundances and feeding guilds of seed-removing birds that can act as seed dispersers and predators will allow us to understand the functions of the bird community, and thus be able to determine the dominance of some species, enabling us to analyze its effect on specific ecological processes in these environments that have effects at the community level.

Introducción

Las interacciones bióticas son aquellas relaciones que se establecen entre dos o más organismos (Boege y del Val, 2011, Urrea-Galeano et al., 2018). Como resultado de éstas, los individuos pueden verse beneficiados, perjudicados o no ser afectados, dependiendo del contexto en el que ocurran (Boege y del Val, 2011, Urrea-Galeano et al., 2018). Las relaciones mutualistas entre especies, es decir, aquellas que se establecen entre dos o más organismos y que implican un beneficio mutuo sobre su desempeño, prevalecen en todos los ambientes y juegan un papel esencial en la organización y el funcionamiento de las comunidades (Bronstein, 2009).

Un claro ejemplo de una interacción mutualista es la dispersión de semillas, la cual confiere ventajas adaptativas a las plantas a través de tres principales mecanismos, o combinaciones de éstos: 1) el escape de una alta mortalidad de semillas y/o plántulas cerca de la planta progenitora, 2) la colonización (deposición aleatoria de semillas) de nuevos hábitats, frecuentemente lejanos, y 3) la llegada (deposición determinística de semillas) a micrositios con características que pueden favorecer el establecimiento de una especie de planta (Howe y Smallwood, 1982; Andresen, 2005). El establecimiento de las plantas depende en gran medida de su capacidad para dispersar sus propágulos y colonizar o recolonizar algún sitio (Galindo, 1998).

La dispersión de semillas puede ser primaria o secundaria; la dispersión primaria de semillas ocurre cuando el animal toma el fruto directamente de la planta parental (Grilli y Galetto, 2009), mientras que la dispersión secundaria de semillas ocurre cuando se remueve la semilla del suelo una vez que ya ocurrió la dispersión primaria (Rozo y Parrado, 2004).

El proceso de dispersión o transporte de semillas o esporas vegetales por agentes animales es conocido como zoocoria (Revilla y Encina, 2015). Existen dos grandes tipos de zoocoria: i) la epizocoria, donde las semillas son transportadas por adhesión a la superficie de los animales, y ii) la endozocoria, en la que un animal frugívoro se alimenta y posteriormente defeca o regurgita las semillas en estado viable (Andresen, 2005; Revilla y Encinas, 2015). Los frugívoros son un gremio animal muy amplio taxonómicamente, ya que incluye distintas especies de mamíferos, reptiles, peces, algunos insectos y principalmente aves (Levey et. al., 2002).

A menudo, el 75% o más de las especies de árboles producen frutos carnosos adaptados para el consumo de aves o mamíferos (Howe-Smallwood, 1982), y se ha descrito que las aves son los dispersores de semillas que más contribuyen en el proceso de sucesión de los bosques tropicales (Gorchov et al., 1993, Wunderle, 1997).

Dentro de las aves que remueven las semillas existen aves depredadoras o dispersoras de semillas (Martos, 2021). Las aves depredadoras son aquellas que destruyen parcial o totalmente las semillas al alimentarse, o cuando se consume el fruto inmaduro, inhiben el desarrollo de la plántula, como es el caso de los psitácidos (Janzen, 1982; Gilardi y Toft, 2012). Los depredadores de semillas corresponden a especies pertenecientes a las familias Corvidae, Ploceidae, Columbidae, Phasianidae, Tinamidae, Psittacidae, Picidae (Janzen,

1971), así como en aves de tamaño pequeño a mediano, principalmente aquellos pertenecientes a las familias Passerellidae y Paridae (Jordano, 1984; Martos, 2021).

Las aves dispersoras de semillas, en cambio son aquellas que al consumir el fruto y gracias a los jugos y movimientos gástricos, pueden remover la capa inhibidora de las semillas aumentando con ello la tasa de germinación (Galindo, 1998; Yagihashi et al., 1999, Buckley et al., 2006; Samuels y Levey, 2005). Esto debido a que se retira el alto contenido de azúcares, lípidos, glicoalcaloides y amonios, que retardan o detienen la germinación (Samuels y Levey, 2005, Traveset, et al., 2007). Y las especies de aves dispersoras de semillas legítimas pertenecen principalmente a las familias Tyrannidae, Turdidae, Sylviidae y Muscicapidae (Jordano, 1984; Martos, 2021).

La dispersión de semillas influye sobre muchos procesos ecológicos críticos como la dinámica de las metapoblaciones vegetales, las probabilidades de colonización de nuevos ambientes, la persistencia de las poblaciones y la diversidad de las comunidades de plantas (Ouborg, et al., 1999; Cain et al., 2000). La contribución de cada agente dispersor de semillas a estos procesos ecológicos es diferente, ya que dependerá del comportamiento de forrajeo, de los patrones de selección de frutos, del tiempo de retención de las semillas en el tracto digestivo y del efecto que esto tiene sobre la germinación, particularmente, en los sitios en donde se depositan las semillas (Jordano, 1992; Schupp, 1993; Loiselle y Blake, 1999).

La abundancia y la disponibilidad del recurso alimenticio juega un papel crucial en la forma en que las semillas son dispersadas o depredadas (Janzen, 1971), ya que el estadio de los frutos influye en la cantidad de semillas que los agentes cercanos remueven (Janzen, 1971; Flores, 2000). Dentro de la interacción frugívoro-planta se pueden analizar diversos patrones y procesos a nivel individual, poblacional o comunitario (Caziani, 1996), demostrando que la heterogeneidad ambiental de un sitio y la fisonomía de la vegetación influyen fuertemente sobre la abundancia y distribución de aves (Rotenberry y Wiens, 1980; Rotenberry, 1985).

Una de las principales restricciones para las aves que consumen grandes cantidades de frutos es la manipulación de la semilla (Caziani, 1996). La importancia de los costos asociados con la manipulación y obtención de las semillas es relevante para entender la relación del mutualismo, ya que, muestra que un mismo fruto es consumido por una variedad de aves que representan los dispersores de semillas disponibles (Fuentes, 1994, Traveset, 1994). La mayoría de los estudios sobre dispersión de semillas se han realizado en bosques, principalmente bosques tropicales (Howe y Smallwood, 1982). Sin embargo, en México casi la mitad del territorio está cubierto por zonas áridas o semiáridas (Rzedowski, 1978; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), y la avifauna de estos ecosistemas alberga un 34.3% de las especies endémicas del país (Ornelas et al., 1987). A pesar de esto, el estudio de la avifauna de zonas secas ha recibido poca atención comparada con las avifaunas de otros ambientes (Serventy, 1971; Wiens, 1991).

En las zonas áridas y semiáridas, las semillas constituyen la fuente primordial para la renovación de la vegetación después de períodos secos estacionales o extraordinarios (Sabio, 2017). Además, debido a su constante disponibilidad y abundancia en el ambiente, son un recurso alimenticio valioso para un grupo de animales. Como resultado, es común

observar interacciones ecológicas significativas entre los animales que se alimentan de semillas, como los frugívoros y las plantas que las producen (Sabio, 2017). Sin embargo, en ecosistemas áridos y semiáridos las condiciones ambientales son complicadas (Blendinger, 2005), por lo que es común que se presenten inconvenientes en la germinación, ya que las semillas están sometidas a fuertes restricciones de agua (Harper, 1997) y condiciones de temperatura extremas, donde estos dos factores regulan y determinan la efectividad, velocidad y calidad de su germinación (Arredondo y Camacho, 1995). Por otro lado, las aves pueden tener un efecto sobre la abundancia y distribución espacial de la vegetación como consecuencia de su preferencia por ciertas semillas o ciertos lugares en los que alimentarse (Sabio, 2017).

Las aves después de alimentarse se dirigen generalmente hacia árboles o arbustos, lejos de la planta parental, ya que estos proporcionan diversos recursos como alimento (frutos, néctar e invertebrados) para forrajear (Amo et al., 2016). Además de servir como lugares donde se perchan las aves para descansar, refugiarse y vigilar (Córtes y Uriarte, 2013). Al desplazarse a estos estratos las aves varían sus distancias de dispersión desde unos cuantos metros a varios kilómetros (Vander y Longland, 2004). En la mayoría de los casos, la dispersión de semillas es aleatoria con respecto a posibles sitios seguros, aunque los frugívoros pueden mover algunas semillas hacia ciertos hábitats con condiciones favorables (Wenny y Levey, 1998). Sin embargo, algunas semillas pueden ser destruidas por agentes bióticos y factores abióticos, incluidos insectos, hongos, roedores y desecación, especialmente en ambientes áridos (Vander y Longland, 2004).

Es por esto que las interacciones específicas entre plantas de zonas áridas son frecuentes, principalmente mediante el fenómeno del nodricismo (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Rodríguez y Ezcurra, 2000). El cual consiste en que las etapas tempranas de una planta (i.e., germinación de semillas y establecimiento de plántulas) se llevan a cabo de manera mucho más exitosa bajo la sombra de otra planta perenne, que funge como la nodriza, en comparación con su éxito relativo en condiciones expuestas (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). En algunos casos el contraste entre ambas condiciones es tan dramático, que se habla incluso de una dependencia por parte de la planta protegida, la cual no logra establecerse en ausencia de la nodriza (Flores y Jurado 2003). Tal relación tiene un origen multifactorial, como la protección contra herbivoría, la dispersión no azarosa de semillas, el incremento en la fertilidad del suelo, o bien el amortiguamiento de las condiciones ambientales extremas bajo el dosel de la nodriza (Nobel 1980, McAuliffe 1984, Valiente-Banuet & Ezcurra, 1991). Este último aspecto es fundamental en el caso de las zonas áridas, ya que el dosel de plantas arbustivas o arbóreas perennes disminuye la radiación solar, la temperatura del suelo y evita el daño por congelamiento, generando de esta manera un microambiente favorable para las plantas protegidas (Franco y Nobel 1989; Suzan et al. 1994). Este comportamiento se ha observado en investigaciones previas que han examinado las relaciones entre las plantas y las aves, y puede desempeñar un papel significativo en la regeneración de las especies de plantas observadas, gracias a la labor de dispersión de semillas realizada por las aves, especialmente en ambientes áridos (Godínez-Álvarez et al., 2002; Contreras-González y Arizmendi, 2014; Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2011).

Una de las zonas áridas con mayor diversidad vegetal de México es la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), donde dominan los “bosques de cactáceas

columnares” (Valiente-Banuet et al., 1996). Algunas especies de cactáceas columnares de la RBTC son dispersadas por aves, siendo éstas de vital importancia para el mantenimiento de sus poblaciones (Valiente-Banuet et al., 1996). Actualmente se han realizado diferentes investigaciones que se centran en la dispersión de semillas por aves en varias especies de cactáceas que se encuentran en la reserva, como *Cephalocereus tetetzo*, *Cephalocereus macrocephala*, *Stenocereus stellatus*, *Stenocereus pruinosus* y *Myrtillocactus geometrizans*. Para las cuales se ha descrito que las especies de aves como *Myiarchus tyrannulus*, *Myiarchus tuberculifer*, *Toxostoma curvirostre*, *Mimus polyglottos* y *Haemorhous mexicanus*, participan en los procesos de remoción primaria de semillas principalmente en cactáceas de la RBTC (Álvarez-Espino et al., 2017; Contreras-González y Arizmendi, 2014; García y Valiente-Banuet et al., 2000; Godínez-Alvarez et al., 2002; Ríos, 2009; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009). Y para especies arbóreas en la RBTC, como el género *Bursera* se conoce que sus frutos son removidos principalmente por especies de la familia Tyrannidae, particularmente del género *Myiarchus*, como *M. cinerascens*, *M. nuttingi*, *M. tuberculifer*, y *M. tyrannulus*, además de aves pertenecientes a la familia Vireonidae, Cardinalidae e Icteridae como *Vireo gilvus*, *Pheucticus melanocephalus*, *Icterus wagleri*, entre otras (Almazán-Núñez et al., 2016; Cultid-Medina, 2020; Hernández-Gómez; Ramos-Ordóñez, 2009; Ramos-Ordóñez, 2018 y Reyes, 2022).

Cómo se mencionó anteriormente, se conoce que la remoción de semillas por aves desempeña un papel crucial en procesos ecológicos. Sin embargo, la mayoría de los estudios están enfocados en cactáceas (Álvarez-Espino et al., 2017; Contreras-González y Arizmendi, 2014; García y Valiente-Banuet et al., 2000; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009; Ríos, 2009), mientras que muy pocos estudios se han enfocado en especies de plantas con formas de vida arbórea o arbustiva dentro de la reserva (Heredia, 2000).

En la RBTC podemos encontrar ejemplos de especies arbóreas y arbustivas como *Castela tortuosa*, un arbusto de hasta dos metros de altura de la familia Simaroubaceae, *Bursera galeottiana*, árbol que mide hasta cuatro metros y es perteneciente a la familia Burseraceae, y *Lycium boerhaviifolium*, un arbusto perenne de tres metros que pertenece a la familia Solanaceae (Arias y Valverde, 2000; Carrera-Martínez et al., 2014; Mendoza, 2006; Mendoza y Godínez-Álvarez, 2007; Mora-Costilla et al., 2019). Estas tres especies forman parte de la vegetación del matorral xerófilo en el municipio de Zapotitlán de las Salinas.

A pesar de que *C. tortuosa* es una especie abundante en la RBTC (Gutierrez, 2019; Valiente-Banuet et al., 2000), y fructifica a lo largo del año (Mendoza y Godínez-Álvarez, 2007), no se dispone de información sobre la dispersión de semillas o remoción de semillas para esta especie. Para el género *Bursera* se conoce que sus frutos son removidos principalmente por especies del género *Myiarchus* como *M. cinerascens*, *M. tyrannulus* y *M. crinitus* (Almazán-Núñez et al., 2016; Ramos-Ordóñez, 2009; Reyes, 2022), sin embargo, aunque *B. galeottiana* es una especie endémica de México (Gutierrez, 2019; Valiente-Banuet et al., 2000), no existe información al respecto. Y para *L. boerhaviifolium* solo se conoce que es dispersada en Perú por *Phytotoma raimondii*, un ave endémica de ese país (Rosina y Romo, 2010), pero para México no hay información con relación a esto. Debido a la poca o nula información, es importante conocer los principales removedores de semillas que pueden favorecer el establecimiento de las plántulas al depositarlas en sitios adecuados para su germinación.

Debido a que se ha descrito que especies de aves como *Myiarchus tyrannulus*, *Myiarchus tuberculifer*, *Toxostoma curvirostre*, *Mimus polyglottos* y *Haemorhous mexicanus*, participan en los procesos de remoción primaria de semillas principalmente en cactáceas de la RBTC, y que especies como *Myiarchus tyrannulus*, *Myiarchus tuberculifer*, *Myiarchus cinerascens*, *Vireo gilvus*, *Pheucticus melanocephalus* e *Icterus wagleri* participan en los procesos de remoción primaria de semillas principalmente de *B. morelensis*, en el presente estudio, se esperaba que estas aves fueran las principales removedoras de semillas de *Bursera galeottiana*, *Castela tortuosa* y *Lycium boerhaviifolium*.

Así mismo, debido a que estas aves, después de alimentarse, tienden a moverse hacia arbustos o árboles en búsqueda de alimento y refugio, y pueden llegar a recorrer grandes distancias, dichas conductas pueden llegar a contribuir a que las semillas sean llevadas lejos de la planta parental, por lo tanto, en el presente estudio se espera que las aves se muevan a micrositios como árboles o arbustos dentro de la RBTC.

Por lo tanto, el conocimiento generado en el presente estudio posiblemente permitirá identificar algunos factores que pueden llegar a influir en la composición de la comunidad vegetal a través de la remoción de semillas en la RBTC en dos zonas de matorral xerófilo. Por lo que el presente trabajo tiene como objetivo evaluar la remoción primaria de semillas por parte de las aves en *Bursera galeottiana*, *Castela tortuosa* y *Lycium boerhaviifolium* en el matorral xerófilo, esto con el propósito de identificar las aves que participan en este proceso, lo que nos ayudará a identificar si estas aves tienen un papel como depredadoras de semillas o si, por el contrario, actúan como dispersoras de las mismas. El resultado final de este trabajo permitirá una mejor comprensión de la conectividad ecológica que existe entre las aves y la vegetación en esta área.

Métodos

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en dos localidades de la RBTC; Zapotitlán de las Salinas y San Juan Raya. Estos dos sitios están en zonas cercanas con dominancia de bosques de cactáceas columnares, sin embargo, ambas localidades presentan vegetación de matorral xerófilo con especies arbóreas y arbustivas, como *Acacia subungulata*, *B. galeottiana*, *Bouteloua gracilis*, *Pseudosmodium andrieuxii*, entre otras especies presentes en San Juan Raya, y especies como *C. tortuosa*, *L. boerhaviifolium*, *Mimosa luisana*, *Parkinsonia praecox*, *Prosopis laevigata* presentes en Zapotitlán de las Salinas (Arias y Valverde, 2000; Mendoza y Godínez-Álvarez, 2006; Mora-Costilla et al., 2019; Ortega *in Prep*).

La localidad de Zapotitlán de Salinas (18° 19' 38" N y 97° 27' 09" O) presenta una temperatura media anual de 18-22 °C, una precipitación media de 400 mm y una elevación entre 1435 msnm a 1507 msnm (Zavala-Hurtado, 1982). La vegetación predominante es bosque de cactáceas columnares; las especies predominantes son *Agave stricta*, *C. tetetzo*, *C. macrocephala*, *Cephalocereus columnatrajani*, *Agave potatorum*, *Ferocactus flavovirens*, *C. tortuosa* y *Beaucarnea gracilis* (Gutiérrez, 2019).

La localidad de San Juan Raya (18°17' 54.30" N, 97°38' 19.50" O) se encuentra entre 1700 msnm a 1790 msnm. La temperatura media anual es de 21 °C y la precipitación anual es de 380 mm (García, 1973). Presenta una vegetación preponderante de cactáceas y suculentas

(Serrano y Centeno, 2014). Las especies arbustivas más importantes de esta comunidad son *Lippia graveolens*, *Calliandra eriophylla*, *Mascagnia seleriana*, *Bursera morelensis*, *B. galeottiana*, *Echinopteryx eglandulosa*, *Pseudosmodingium multifolium*, *Acacia subangulata*, *A. constricta*, *Hechtia podantha*, *Cnidioscolus tehuacanensis*, *Yucca periculosa*, y *Mimosa lacerata* (Valiente-Banuet et al., 2000). La vegetación de esta localidad corresponde a una "Tetechera" (Miranda, 1948) con dominada por las cactáceas columnares *Cephalocereus mezcalaensis* y *C. macrocephala*, las cuales en su conjunto forman densos bosques de cactáceas (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996).

Especies estudiadas

Bursera galeottiana es un árbol que se encuentra en la localidad de San Juan Raya, conocido como cuajote colorado, perteneciente a la familia de las Burseraceae, alcanza hasta los cuatro metros de altura, y florece y fructifica durante el periodo de sequía y se distribuye en el estado de Puebla (Arias y Valverde, 2000). Durante el periodo de lluvias crece y se desarrollan sus hojas, y durante el periodo de secas pierde las hojas, por lo que realiza la fotosíntesis por el tallo, gracias a que se desprenden restos de su corteza (Arias y Valverde, 2000). Esta especie se utiliza como analgésico, especie curativa y para tratar abscesos (Loeza-Corte et al., 2013), además de presentar una actividad antiinflamatoria (Acevedo et al., 2015). Se ha reportado en trabajos anteriores que el género *Bursera* presenta frutos sin embrión (partenocárpicos) (Ramos-Ordoñez et al., 2008), pero no hay información al respecto para *B. galeottiana*, sin embargo, en el presente estudio se colectaron 59 frutos de *B. galeottiana*, los cuales se abrieron con la ayuda de pinzas de laboratorio para realizar un conteo del número de frutos con embrión y sin embrión, y encontramos que el 84.7 % de los frutos no presentan embrión.

Castela tortuosa es un arbusto que se encuentra en la localidad de Zapotitlán de las Salinas, conocido como chaparro amargoso, alcanza hasta dos metros de altura y pertenece a la familia Simaroubaceae que se distribuye en los estados de Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León, Oaxaca, San Luis Potosí, Tamaulipas y Puebla (Mendoza y Godínez-Álvarez, 2006; Mendoza y Godínez-Álvarez, 2007). Produce frutos de color rojo brillante, que contienen una sola semilla y cuya pulpa está constituida por proteínas (en 4%), lípidos (de 27 a 29%) y carbohidratos (de 56 a 59%) (Arias y Valverde, 2000; Mendoza y Godínez-Álvarez, 2006; Mendoza y Godínez-Álvarez, 2007). Presenta una gran variedad de compuestos secundarios en su tallo, hojas, flores y frutos (derivados del metabolismo primario de las plantas) como alcaloides, fenoles y terpenos, los cuales le confieren un sabor amargo (Mendoza y Godínez-Álvarez, 2006; Mendoza y Godínez-Álvarez, 2007). Presenta dos periodos de fructificación, uno de febrero a junio y otro de septiembre a noviembre (Mendoza y Godínez-Álvarez, 2007). Los frutos del chaparro amargoso son llamativos, ofrecen recompensas y están disponibles prácticamente durante todo el año, por lo que podrían ser consumidos por distintos grupos de animales como las aves (Mendoza y Godínez-Álvarez, 2007).

Lycium boerhaviifolium es un arbusto que se encuentra en Zapotitlán de las Salinas, conocido como "palo negro" y pertenece a la familia Solanaceae. Esta especie se caracteriza por ser arbustiva, perenne, espinosa, xerofítica, que alcanza los tres metros de altura. Los frutos son de tipo baya drupácea de seis a ocho milímetros de diámetro, de color amarillo a anaranjado al madurar y presentan dos semillas pequeñas por fruto (Mora-Costilla et al., 2019). El único registro de su remoción de semillas por esta especie es

por *Phytotoma raimondii* en Perú (Rosina y Romo, 2010). El periodo de floración ocurre a partir del mes de septiembre y octubre y el de fructificación en octubre y noviembre (Contreras-González y Miranda *com. pers.*).

Trabajo de campo

Se realizaron muestreos mensuales durante la temporada de fructificación de las tres especies estudiadas. Siendo de septiembre a noviembre de 2022 y de marzo a mayo de 2023 para *C. tortuosa*, y en el caso de *L. boerhaviifolium* el muestreo se realizó en noviembre del 2022, ambos en Zapotitlán de Salinas. Para *B. galeottiana* los muestreos se realizaron durante los meses de junio de 2022 a mayo de 2023 en la localidad de San Juan Raya.

En cada localidad se seleccionaron de dos a cinco individuos de cada especie de estudio que presentaban frutos maduros. Para los cuales se llevaron a cabo puntos de observación focal, donde un observador permaneció a una distancia de al menos 15 metros de distancia a la planta focal, para no perturbar a las aves (Godínez-Álvarez et al., 2002). Las especies de aves fueron identificadas mediante guías de campo especializadas (Peterson y Chalif, 1989; Howell y Webb, 1995, Kaufman, 2005). Con la ayuda de binoculares se tomó nota de la especie de ave que se alimentaba de los frutos, número de individuos forrajeando, tiempo de forrajeo, número de frutos o semillas consumidos, estadio de los frutos, número de visitas, especies de plantas y distancias a las que se dirigen después de forrajear y manipulación de los frutos al momento de alimentarse: picoteo, tragar el fruto completo, mandibulación, forrajeo en vuelo, destrozamiento y machacado, los cuales se describen a continuación (Godínez-Álvarez et al., 2002; Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2011; Contreras-González y Arizmendi, 2014).

- Aves tragadoras de frutos; cuando éstas consumieron el fruto completo emplearon poco tiempo para consumirlo (Moermond y Denslow, 1985; Levey, 1987).
- Aves que picotean el fruto; fueron aquellas que se observaba que abrían el pericarpio para consumir la pulpa, y en algunas ocasiones las semillas, y consumen el fruto de poco en poco mediante picotazos (Xianwen et al., 2006).
- Aves trituradoras (machacado); eran aquellas que manipularon el fruto con el pico, consumiendo la pulpa e ingiriendo algunas semillas y dejando caer otras, invirtiendo más tiempo manipulando los frutos que las aves tragadoras y dispersando un menor número de semillas (Trainer y Will, 1984; Moermond y Denslow, 1985; Levey, 1987). Este tipo de manipulación se debe a que el tamaño de los frutos es mayor que el ancho de la comisura de las aves (Caziani, 1996).
- Aves que realizaron la mandibulación; fueron aquellas que mediante la acción conjunta de diversos músculos deprimen la maxila y elevan la mandíbula logrando ejercer elevadas fuerzas para aplastar y abrir la semilla, y así poder consumirla (Bock, 1964; Carril, 2015), es común este tipo de estrategia de alimentación en Psittaciformes y Passeriformes debido a la presencia de picos robustos, cortos y de base ancha, con mandíbula con borde y musculatura mandibular (Collar, 1997; Rowley, 1997; Tokita, 2003; Forshaw, 2010).
- Aves que forrajean en vuelo; fueron aquellas que lo hacen mediante maniobras en el aire para tomar los frutos, y esto puede tener relación con la morfología de las aves, como la longitud de los tarzos y el ancho de las comisuras de los picos (Rodríguez-Godínez et al., 2022).

- Aves que destrozan; rompen parcial o totalmente la semilla al aplastarla con el pico, inhibiendo el desarrollo de la plántula (Janzen, 1982; Gilardi y Toft, 2012). Las especies de aves fueron identificadas con guías de campo especializadas (Peterson y Chalif, 1989; Howell y Webb, 1995, Kaufman, 2005).

Por último, debido a que se ha descrito que *B. morelensis* presenta frutos sin embrión, se colectaron 59 frutos de diferentes individuos de *B. galeottiana*, para identificar la presencia de frutos sin embrión, dichos frutos fueron colocados en bolsas de papel, y se rotularon con la especie de planta, fecha, y lugar de colecta para su transporte al laboratorio, en donde cada fruto fue abierto y se cuantificó el número de frutos con embrión. Esto con la finalidad de determinar si los frutos eran partenocárpicos o no.

Análisis estadístico

A todos los datos obtenidos se les hizo una prueba de Shapiro para menos de 50 datos o una prueba de Kolmogorov-Smirnov para más de 50 datos, para determinar la normalidad y así conocer la prueba estadística a utilizar (Shapiro y Wilk, 1965; Kolmogorov, 1933). Para los siguientes datos; número de individuos forrajeando, frecuencia de visitas y tiempo en el que las aves permanecieron en las diferentes formas de vida después de forrajear en *C. tortuosa* y el número de individuos que visitan a *L. boerhaviifolium* se obtuvieron valores de “1” en todos los registros, por lo que no se realizaron análisis estadísticos.

Se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) para los datos del número de semillas removidas por especie de ave, el tiempo total de estancia de cada especie de ave, el número de individuos forrajeando en los frutos y el tiempo en el que permanecieron en los diferentes estratos después de forrajear en *B. galeottiana*. Así mismo, se aplicó esta prueba para determinar si existen diferencias en el número de frutos removidos de *C. tortuosa* (Girden, 1992).

Los datos que no presentaron una distribución normal y a los cuales se les aplicó una prueba de Kruskal-Wallis fueron el tiempo total de estancia y el número de frutos removidos de *L. boerhaviifolium*. Por otra parte, para determinar si existen diferencias en la frecuencia de visitas de las especies de aves que visitan los frutos de *B. galeottiana* se aplicó un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución Poisson (Mahmood et al., 2021).

Se aplicó una χ^2 en excel para determinar la frecuencia de visitas a los diferentes estratos después de forrajear en *C. tortuosa* y *B. galeottiana*, y un análisis de residuales para determinar si existen diferencias entre los sitios que visitan después de que las aves forrajearan. Para la distancia desde el árbol de forrajeo a el estrato después de forrajear se hicieron 8 categorías de distancia: 0-5 m, 5.1-10 m, 10.1-15 m, 15.1-20 m, 20.1-25 m, 25.1-30 m y más de 30 m. Así mismo se aplicó una χ^2 para determinar la categoría con más frecuencias de visita de las aves para ambas especies vegetales (Amaya, 2017). No hubo registros después de forrajear para *L. boerhaviifolium* debido a que la planta se encontraba en un lugar cercano a una pared vertical de una barranca, lo cual dificultaba identificar a donde se perchaban las especies de aves.

Se realizaron tres correlaciones de Pearson para analizar si existe una relación entre el número de individuos alimentándose con el número de frutos totales de cada uno de los individuos observados de las tres especies de plantas (Flores-Ruíz et al., 2017).

Todos los análisis se realizaron utilizando el software RStudio Desktop 1.4.1106 (Rstudio, 2023), a excepción de las χ^2 .

Resultados

Se obtuvieron un total de 52 registros de remoción de semillas para *Bursera galeottiana*, 25 para *Castela tortuosa* y 10 para *Lycium boerhaviifolium* (Cuadro 1).

Cuadro 1. Especies de aves registradas alimentándose de *Castela tortuosa*, *Bursera galeottiana* y *Lycium boerhaviifolium* en los sitios de estudio.

Especie	<i>Castela tortuosa</i>	<i>Bursera galeottiana</i>	<i>Lycium boerhaviifolium</i>
<i>Myiarchus crinitus</i>		x	
<i>Myiarchus cinerascens</i>		x	
<i>Myiarchus tyrannulus</i>		x	
<i>Myiarchus sp</i>		x	x
<i>Toxostoma curvirostre</i>			x
<i>Mimus polyglottos</i>	x		x
<i>Phainopepla nitens</i>	x		x
<i>Passerina versicolor</i>	x		
<i>Aphelocoma woodhouseii</i>		x	
<i>Peucaea mystacalis</i>		x	
<i>Haemorhous mexicanus</i>			x
<i>Pheucticus chrysopheplus</i>		x	

Para *B. galeottiana* con un esfuerzo de muestreo de 145.4 horas de observación, se registraron siete especies de aves alimentándose de sus frutos. La especie que mayor cantidad de semillas removi6 fue *M. cinerascens*, con 2.94 (\pm 0.303) semillas consumidas (Fig. 1), seguida por *M. crinitus* con 2.33 (\pm 0.30) y en menor medida por *Myiarchus sp*, *Peucaea mystacalis* y *Pheucticus chrysopheplus*. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el n6mero de semillas consumidas entre las especies registradas ($F_{6,46} = 1.15$, $P = 0.35$).

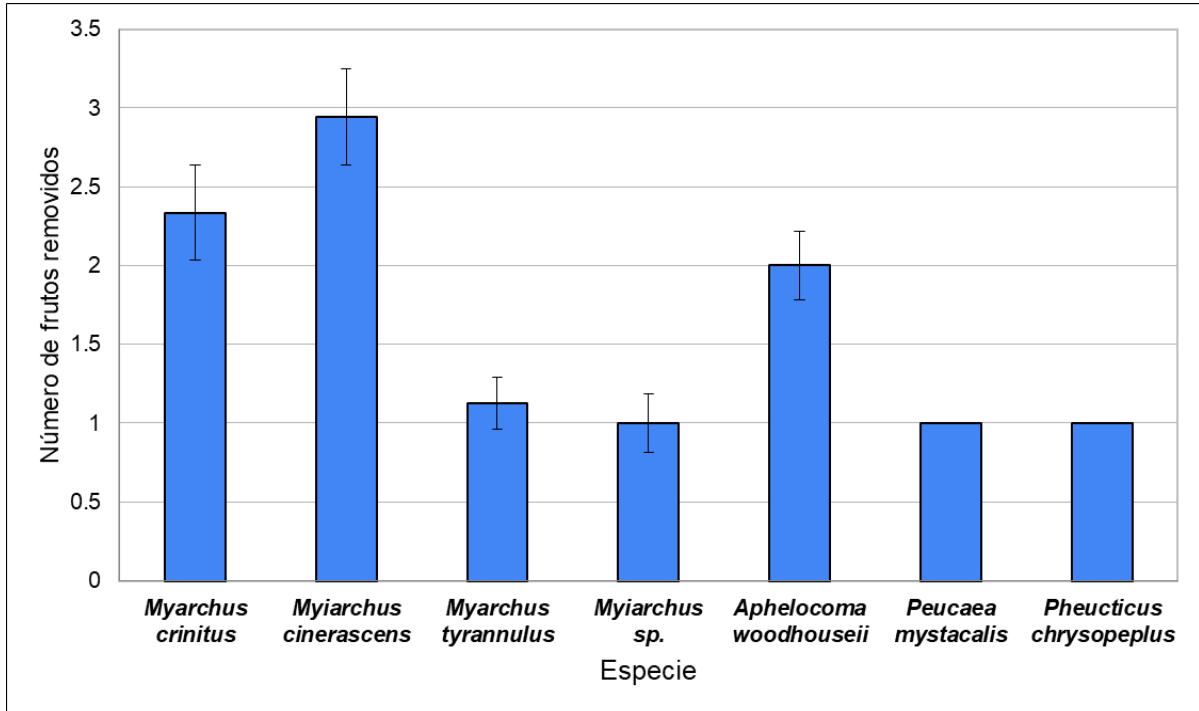


Figura 1. Número promedio de frutos removidos por especie de ave que forrajea de los frutos de *Bursera galeottiana*.

Myiarchus tyrannulus obtuvo el mayor tiempo promedio de estancia, con 152.25 (\pm 16.09) segundos por visita (Fig. 2), seguida de *Myiarchus crinitus* con 114.33 (\pm 14.38), y la especie con menor tiempo promedio de estancia fue *Aphelocoma woodhouseii* con 50 (\pm 2.18) segundos, no obstante, no se encontraron diferencias significativas en el tiempo de forrajeo entre las especies de aves ($F_{6,46} = 0.32$, $P = 0.92$).

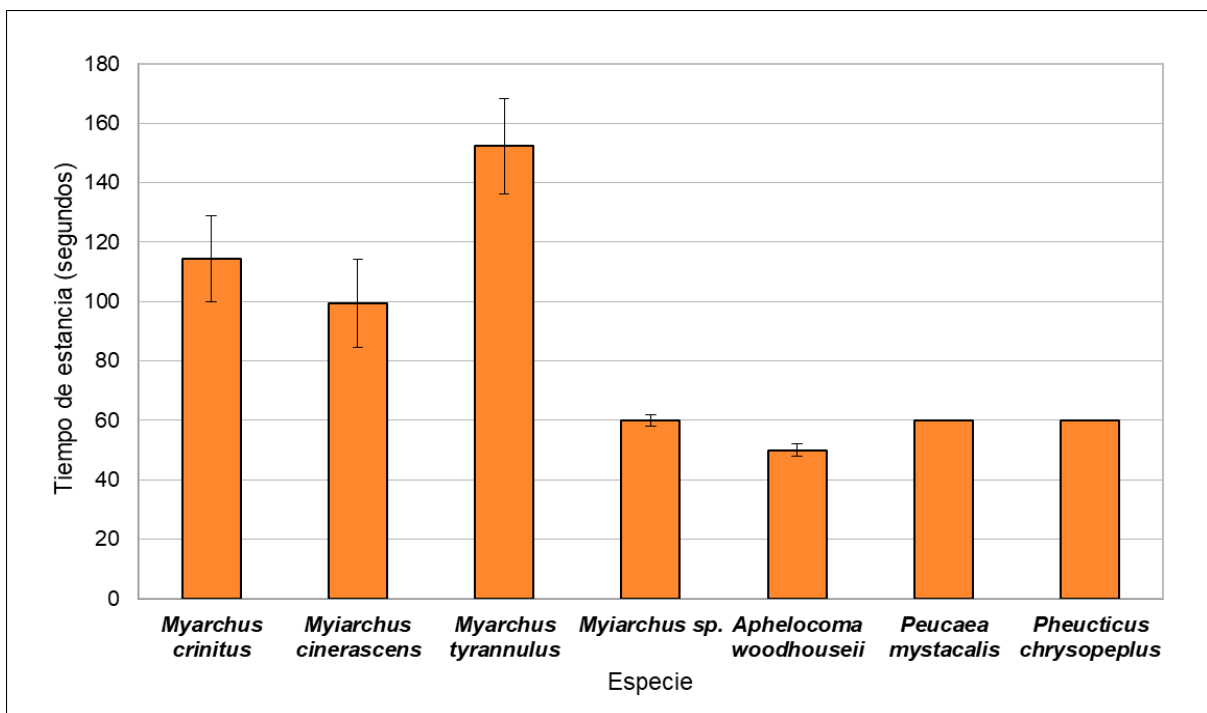


Figura 2. Tiempo promedio de estancia de las aves que se alimentan de los frutos de *Bursera galeottiana*.

La especie *Myiarchus* sp. tuvo el mayor número promedio de individuos forrajeando de los frutos de *B. galeottiana*, con 1.5 (± 0.094) individuos alimentándose, seguida de *M. tyrannulus* con 1.25 (± 0.090), y el resto de las especies tuvieron el mismo número de individuos alimentándose de los frutos de *B. galeottiana* (1) (Fig. 3). No obstante, no se encontraron diferencias significativas. ($F_{6,46} = 1.5$, $P = 0.171$).

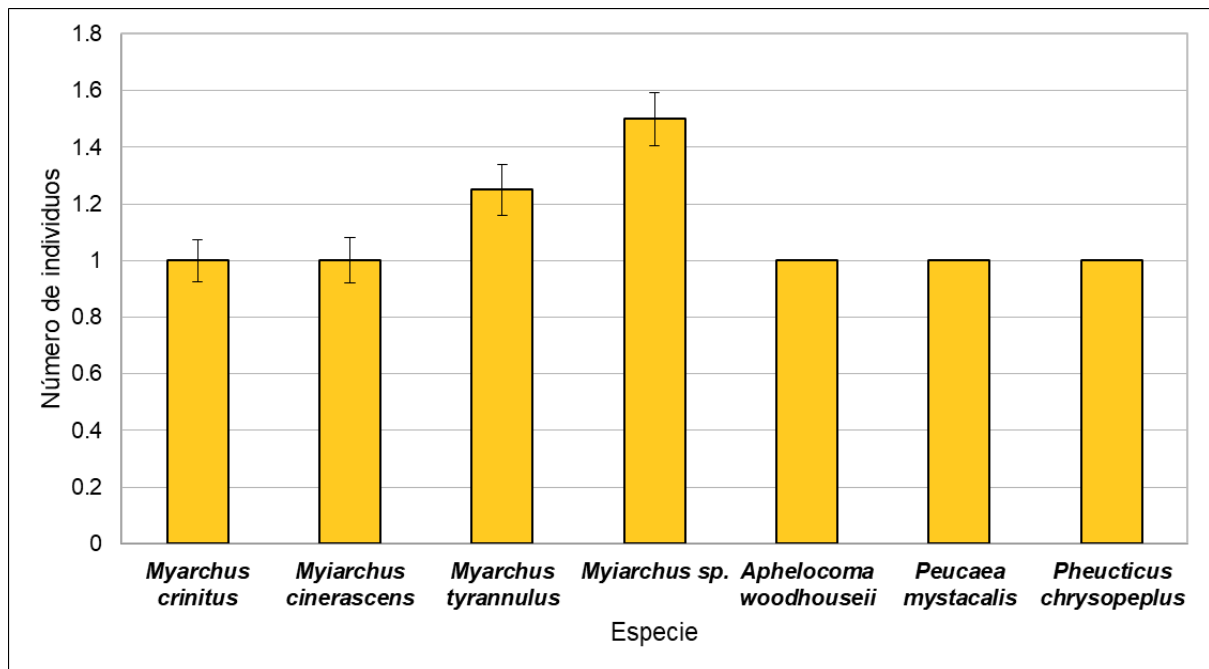


Figura 3. Número promedio de individuos alimentándose de los frutos de *Bursera galeottiana*.

Myiarchus cinerascens tuvo la mayor frecuencia promedio de visitas en *B. galeottiana* con 4 (± 0.456) ocasiones alimentándose, seguido por *P. mystacalis* con 2 visitas y *M. crinitus* con 1.33 (± 0.420) visitas (Fig. 4). Se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de visitas entre las especies ($\chi^2 = 36.46$ $df = 6$ $P = 0.0022$).

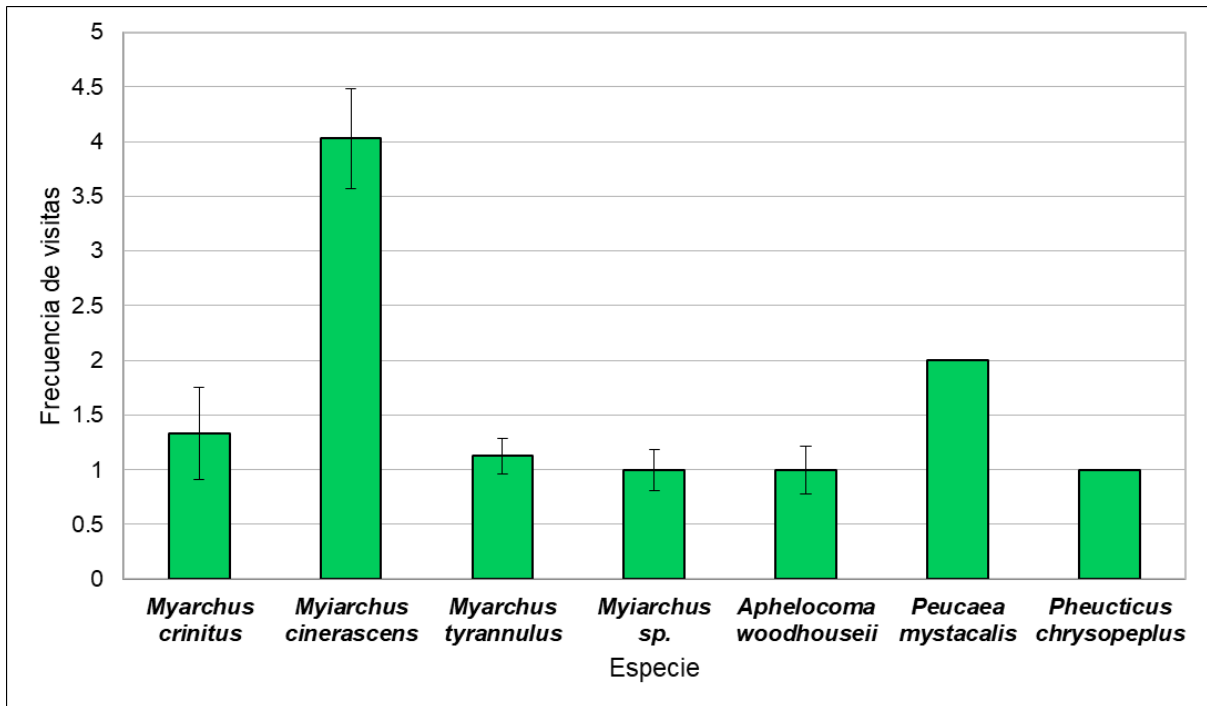


Figura 4. Frecuencias promedio de visita de las aves que se alimentan de los frutos de *Bursera galeottiana*.

Todas las especies de aves que se alimentaron de *B. galeottiana* consumieron el fruto completo a excepción de *M. cinerascens* que lo destrozó y de *P. chrysopheplus* que lo machacó para consumirlo. Únicamente las especies *M. crinitus* y *M. tyrannulus* tomaron el fruto en vuelo y las demás especies lo consumieron mientras estaban perchadas (Fig. 5). Todas las especies consumen el fruto maduro, sin embargo, *Myiarchus sp.* y *P. mystacalis* consumieron el fruto en un estadio inmaduro (Cuadro 2).

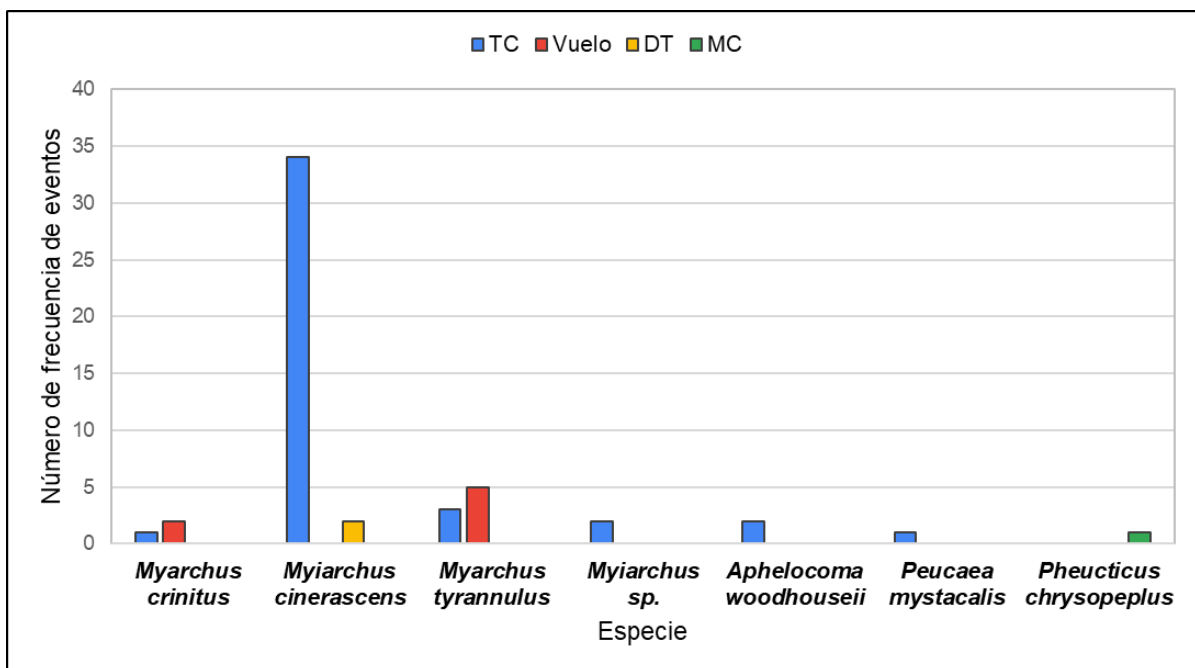


Figura 5. Manipulación de los frutos y semillas consumidos por las aves en *Bursera galeottiana*. Donde: TC= traga completo; V= vuelo; DT= destrozado; MC= machacado.

Cuadro 2. Manipulación de frutos, parte de la semilla consumida y estadio del fruto de las especies de aves registradas alimentándose de *Bursera galeottiana*, *Castela tortuosa*, y *Lycium boerhaviifolium*. Donde: TC= traga completo; V= vuelo; DT= destrozado; MC= machacado; M= maduro; In= inmaduro, * según lo reportado en la literatura.

Espece	<i>Castela tortuosa</i>	<i>Bursera galeottiana</i>	<i>Lycium boerhaviifolium</i>	Tipo de removedor*
<i>Myiarchus crinitus</i>		C, TC, V, M.		Dispersora (Ramos-Ordóñez y Arizmendi, 2011)
<i>Myiarchus cinerascens</i>		C, TC, DT, M.		Dispersora (Ramos-Ordóñez y Arizmendi, 2011)
<i>Myiarchus tyrannulus</i>		C, TC, V, M.		Dispersora (Ramos-Ordóñez y Arizmendi, 2011)
<i>Myiarchus sp.</i>		C, TC, In.	C, TC, M.	Dispersora (Ramos-Ordóñez y Arizmendi, 2011)
<i>Toxostoma curvirostre</i>			C, TC, M.	Dispersora (Contreras-González y Arizmendi, 2014)
<i>Mimus polyglottos</i>	C, TC, M.		C, TC, M.	Dispersora (Godínez-Álvarez et al., 2002)
<i>Phainopepla nitens</i>	C, TC, M.		C, TC, M.	Dispersora (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009)
<i>Passerina versicolor</i>	C, TC, M.			Depredador (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009)
<i>Aphelocoma woodhouseii</i>		C, TC, M.		Desconocido
<i>Peucaea mystacalis</i>		C, TC, In.		Depredador (Ramos-Ordóñez y Arizmendi, 2011)
<i>Haemorhous mexicanus</i>			C, TC, M.	Depredador (Álvarez-Espino et al., 2017)
<i>Pheucticus chrysopleus</i>		C, MC, M		Depredador (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009)

Después de forrajear en *B. galeottiana*, las especies de aves visitaron principalmente otros árboles, y en menor medida las yucas (*Yucca periculosa*) y el pasto (Fig. 10). Se encontraron diferencias significativas entre las diferentes formas de vida visitadas después de forrajear ($\chi^2 = 17$ $df = 6$, $P = 0.009$; $R > 2|$).

La mayoría de las aves visitaron árboles entre 0-5 m de distancia de la planta focal, no obstante *M. cinerascens* se dirigió tres veces entre 5.1-10 m, y por último, *A. woodhouseii* entre 20.1-25 m a las yucas (Fig. 6). No obstante, no se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias de visita a las diferentes categorías de distancia en ambas especies vegetales ($\chi^2 = 3.11$ $df = 6$, $P = 0.79$).

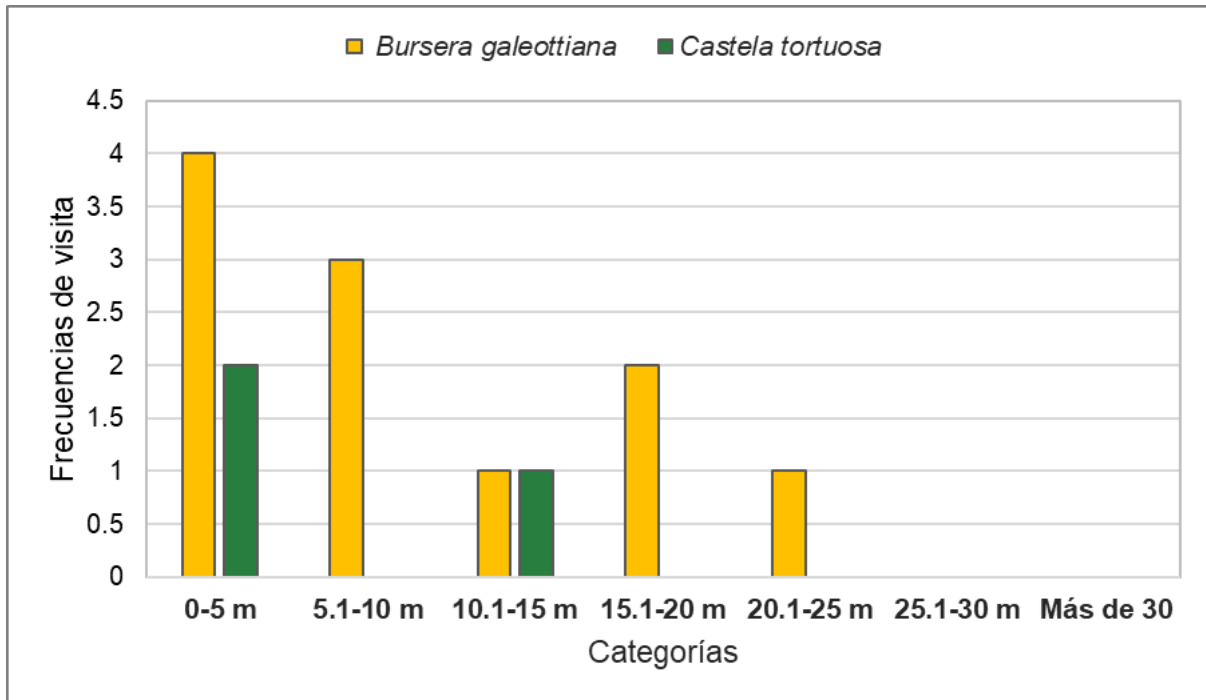


Figura 6. Frecuencia de visitas después de forrajear hacia diferentes distancias de la planta focal.

El mayor tiempo de estancia registrado después de forrajear en *B. galeottiana* fue de *A. woodhouseii* principalmente en el estrato de la yuca con 240 segundos (± 0.01), seguido por *M. cinerascens* que permaneció en estratos arbóreos durante 81 segundos (± 0.04). La especie que pasó menor tiempo en estratos arbóreos fue *M. tyrannulus* con 5 segundos (± 0.001) (Fig. 7). No obstante, no se encontraron diferencias significativas entre el tiempo de estancia en las diferentes formas de vida ($F_{3,9} = 0.237$, $P = 0.138$).

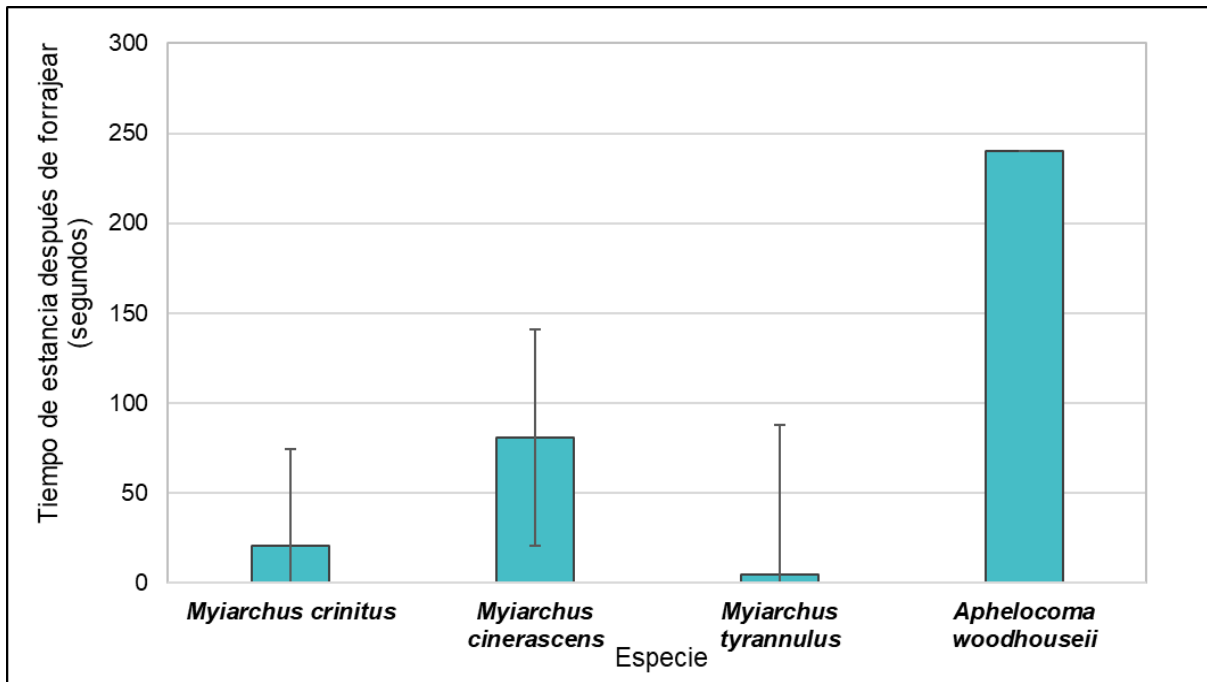


Figura 7. Tiempo promedio de estancia de las aves después de forrajear los frutos de *Bursera galeottiana*.

De los 59 frutos colectados de *B. galeottiana* se registró un total de 9 frutos con embrión y 50 sin embrión, es decir el 15.25% de los frutos presentaron embrión.

Para *C. tortuosa* con un esfuerzo de muestreo de 295 horas de observación se registraron tres especies de aves alimentándose de sus frutos (*M. polyglottos*, *P. nitens* y *P. versicolor*) (Cuadro 1). La especie que mayor cantidad de frutos consumió fue *M. polyglottos* con 2.1 (± 0.35) frutos consumidos, seguida por *P. versicolor* (2 frutos) y *P. nitens* (un fruto) (± 0.40) (Fig. 8), no obstante, no se encontraron diferencias significativas entre el número de frutos consumidos entre las especies ($F_{2,8} = 0.235$, $P = 0.796$).

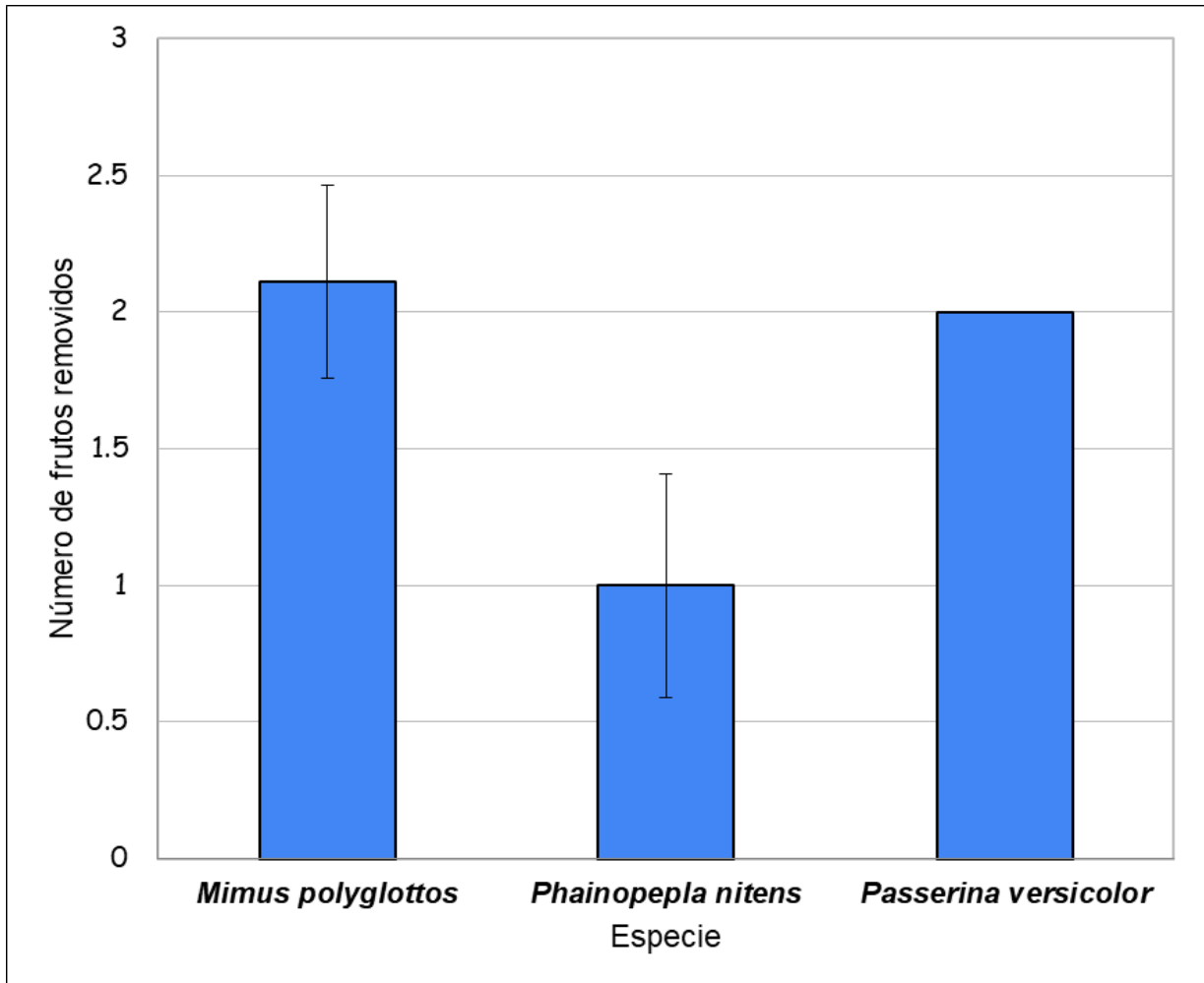


Figura 8. Número promedio de frutos de *Castela tortuosa* consumidos por aves.

Las dos especies que pasaron mayor tiempo promedio alimentándose de los frutos de *C. tortuosa* tuvieron un promedio de 120 segundos por visita y fueron *M. polyglottos* (± 20) y *P. nitens* (± 24.49) (Fig. 9). Sin embargo, no hay diferencias significativas en el tiempo de alimentación entre las especies ($H = 0.67751$, $df = 2$, $P = 0.712$).

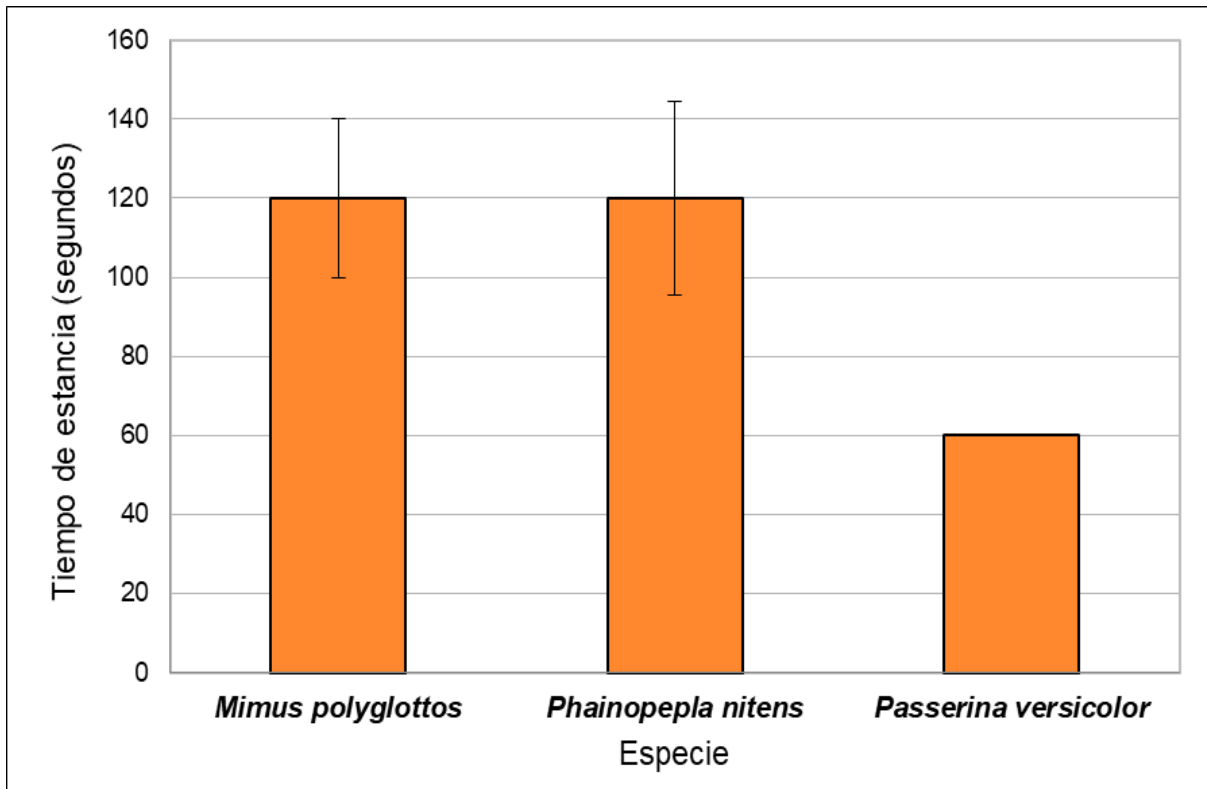


Figura 9. Tiempo promedio de estancia de las aves que se alimentan de los frutos de *Castela tortuosa*.

Se encontró que las tres especies de aves registradas que se alimentan de los frutos de *C. tortuosa* tuvieron el mismo número de individuos alimentándose (1).

Todas las especies registradas que forrajeaban los frutos de *C. tortuosa* tragando frutos maduros y completos (Cuadro 2). Por último, se registró solo una frecuencia de visita por ave para esta especie de planta.

Las aves después de alimentarse de los frutos de *C. tortuosa* visitaron principalmente el suelo y las cactáceas ($\chi^2 = 17$ $df = 6$, $P = 0.009$; $R > 2$) (Fig. 6), a 0-5 m de distancia de la planta focal (Fig. 10). No obstante, no se encontraron diferencias significativas entre las diferentes categorías de distancia donde se mueven las aves después de forrajear ($\chi^2 = 3.11$ $df = 6$, $P = 0.79$).

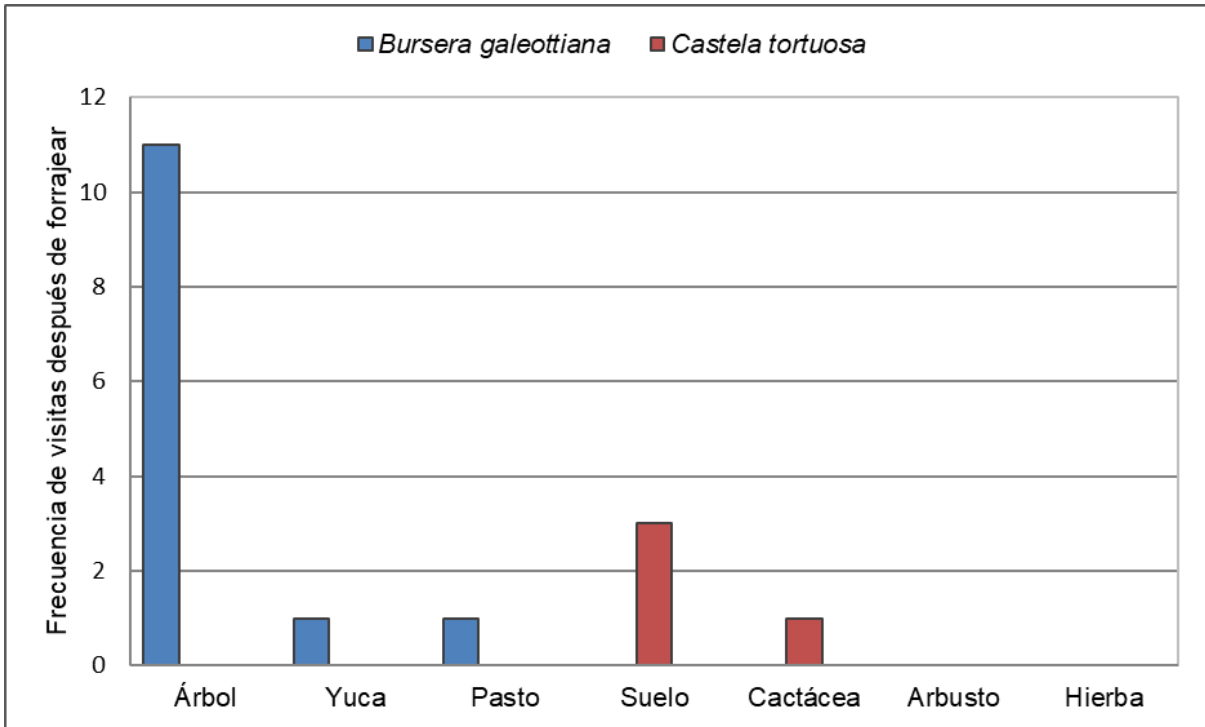


Figura 10. Frecuencia de visitas después de alimentarse de los frutos de *Bursera galeottiana* y *Castela tortuosa*.

El mayor tiempo promedio de estancia registrado después de forrajear fue de *M. polyglottos* en con un promedio de 60 segundos (± 15) en las cactáceas, seguido por *P. nitens* en suelo con 30 segundos (± 0.01) (Fig. 11).

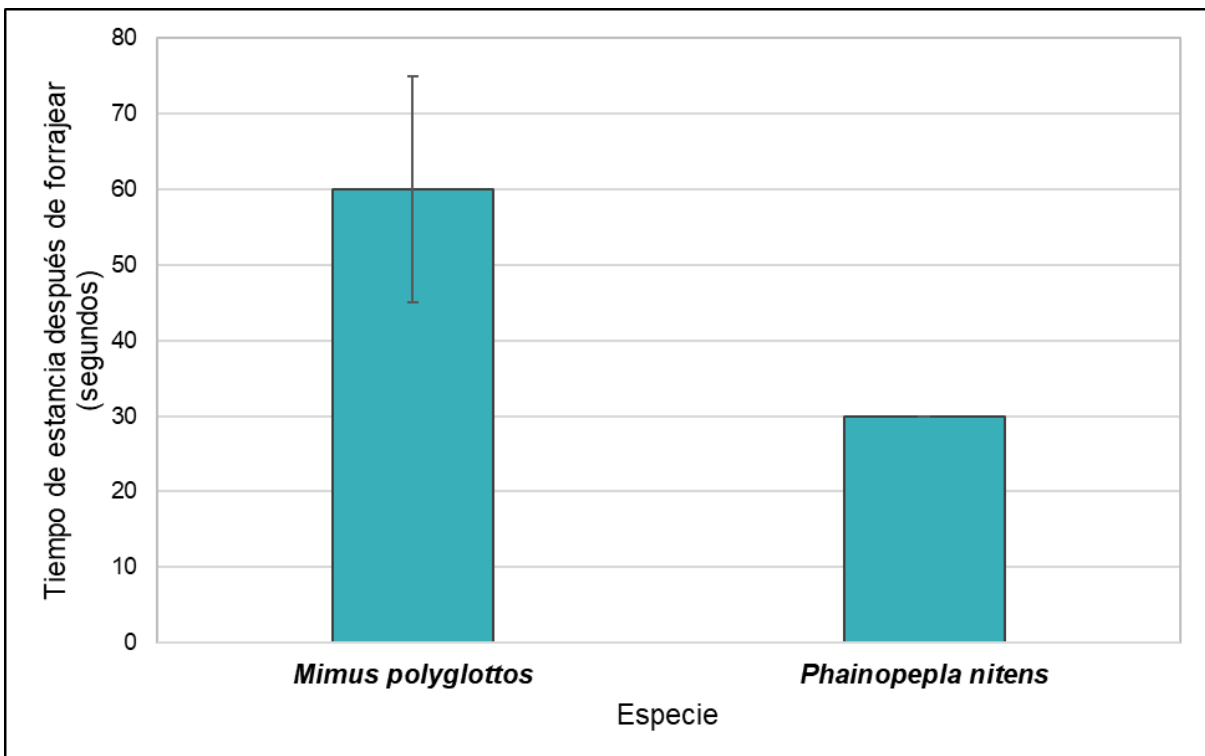


Figura 11. Tiempo promedio de estancia después de forrajear los frutos de *Castela tortuosa*.

Para *L. boerhaviifolium* con un esfuerzo de muestreo de 54.25 horas se registraron cinco especies de aves alimentándose de sus frutos (Cuadro 1). La especie que mayor cantidad de frutos consumió fue *P. nitens* con ocho (± 0.63) frutos, seguida por *H. mexicanus* con seis frutos consumidos y *Myiarchus* sp. con cinco frutos consumidos (± 1.06) (Fig. 12), no obstante, no se encontraron diferencias significativas entre el número de frutos consumidos por las tres especies ($H = 4.6691$, $df = 4$, $P = 0.323$).

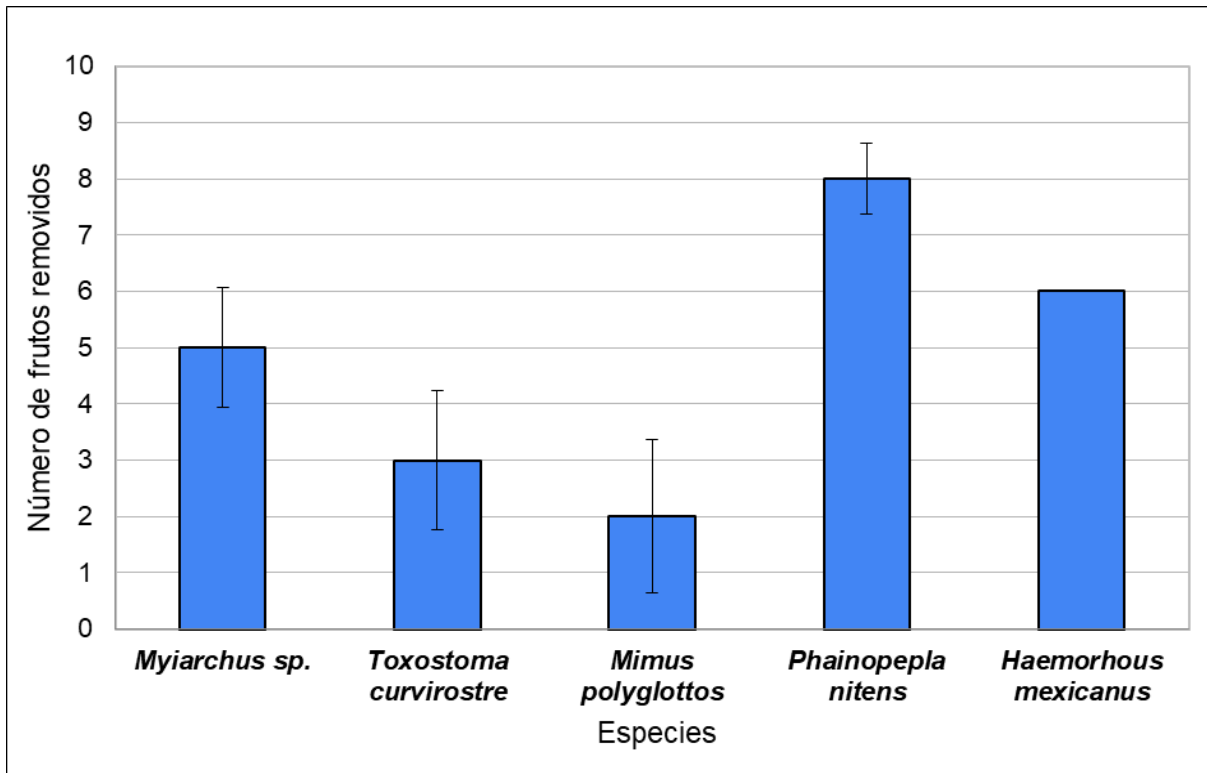


Figura 12. Número promedio de frutos removidos de *Lycium boerhaviifolium* por especie de ave.

Así mismo, *H. mexicanus* obtuvo el mayor tiempo total de estancia en *L. boerhaviifolium*, con un promedio de 79 (± 0.01) segundos por visita (Fig. 13), seguida de *P. nitens* con 69 segundos (± 2.88), y la especie menor tiempo de forrajeo obtuvo fue *M. polyglottos* con 3 segundos (± 16.85), no obstante, no se encontraron diferencias significativas en el tiempo promedio de forrajeo entre las especies de aves ($H = 3.7143$, $df = 4$, $P = 0.4461$).

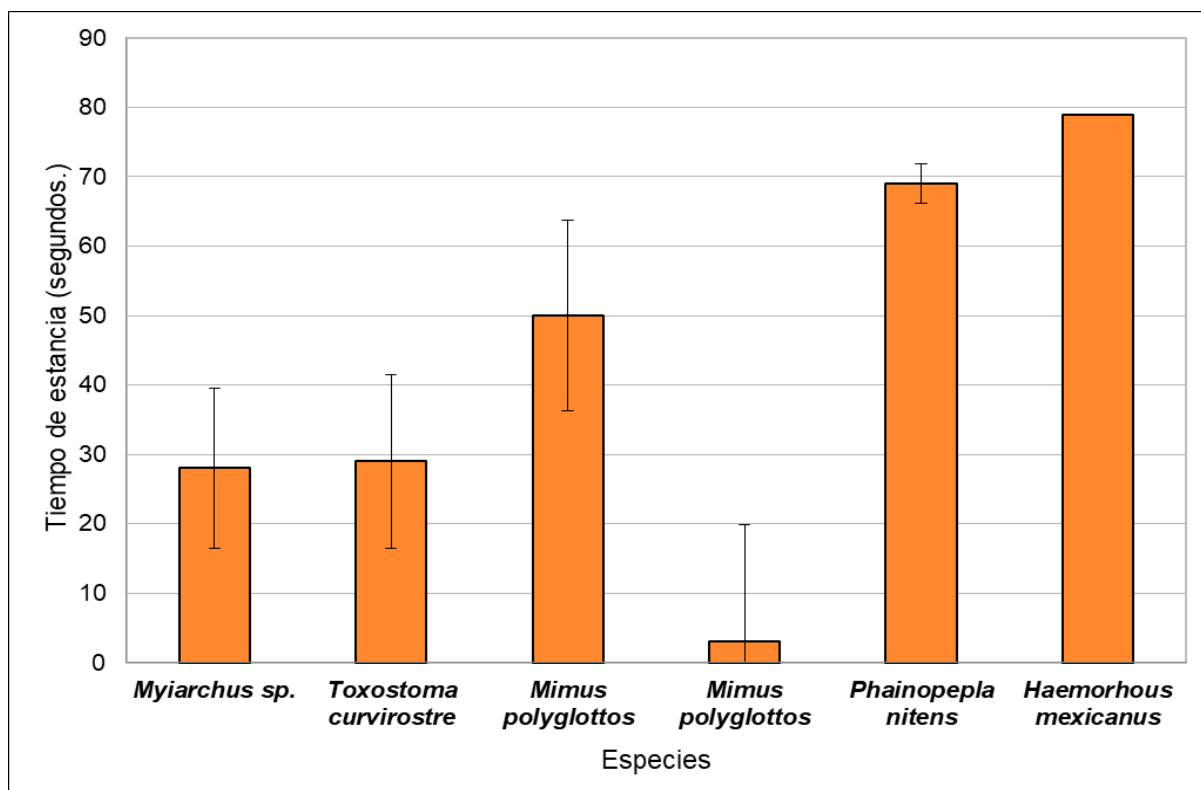


Figura 13. Tiempo promedio de estancia de las cinco especies de aves que se alimentan de *Lycium boerhaviifolium*.

Se encontró que las cinco especies de aves registradas que se alimentan de los frutos de *L. boerhaviifolium* tuvieron el mismo número de individuos (1). De igual manera, todas las especies que visitan esta especie vegetal tuvieron solo una visita, así como, todas las especies registradas se alimentan del fruto completo y éste presenta un estadio maduro (Cuadro 2).

Las aves después de forrajear los frutos de *L. boerhaviifolium*, se movieron a sitios donde no era posible ver donde se perchaban, por la ubicación donde se encontraba dicha especie de planta, ya que ésta se encontraba en un lugar pegado a una pared vertical de una barranca, y a la orilla del río por lo que las aves volaron hacia las zonas más altas de los barrancos y no era posible identificar a donde se perchaban. Por lo tanto, no se tuvo registro de las aves después de forrajear en los frutos.

Al analizar la relación entre el número de individuos alimentándose de los frutos totales disponibles de *B. galeottiana* a lo largo de un año de muestreo, se encontró que la mayoría de los organismos se alimentaron de árboles con pocos frutos, por lo tanto, el coeficiente de correlación entre estas dos variables no fue significativo ($R = 0.15$ $p = 0.05$) (Fig. 14).

Las seis aves que se alimentaron de los frutos de *L. boerhaviifolium* lo hicieron el mismo día y en el mismo individuo, por ello se agrupan en el mismo punto. Por lo que es importante considerar que la fructificación fue corta y se muestreó menos que las otras dos especies de plantas, y por lo tanto, tampoco se encontró una relación significativa entre el número de individuos alimentándose del total de frutos disponibles en *L. boerhaviifolium* ($R = -0.31$; $p = 0.05$) (Fig. 16).

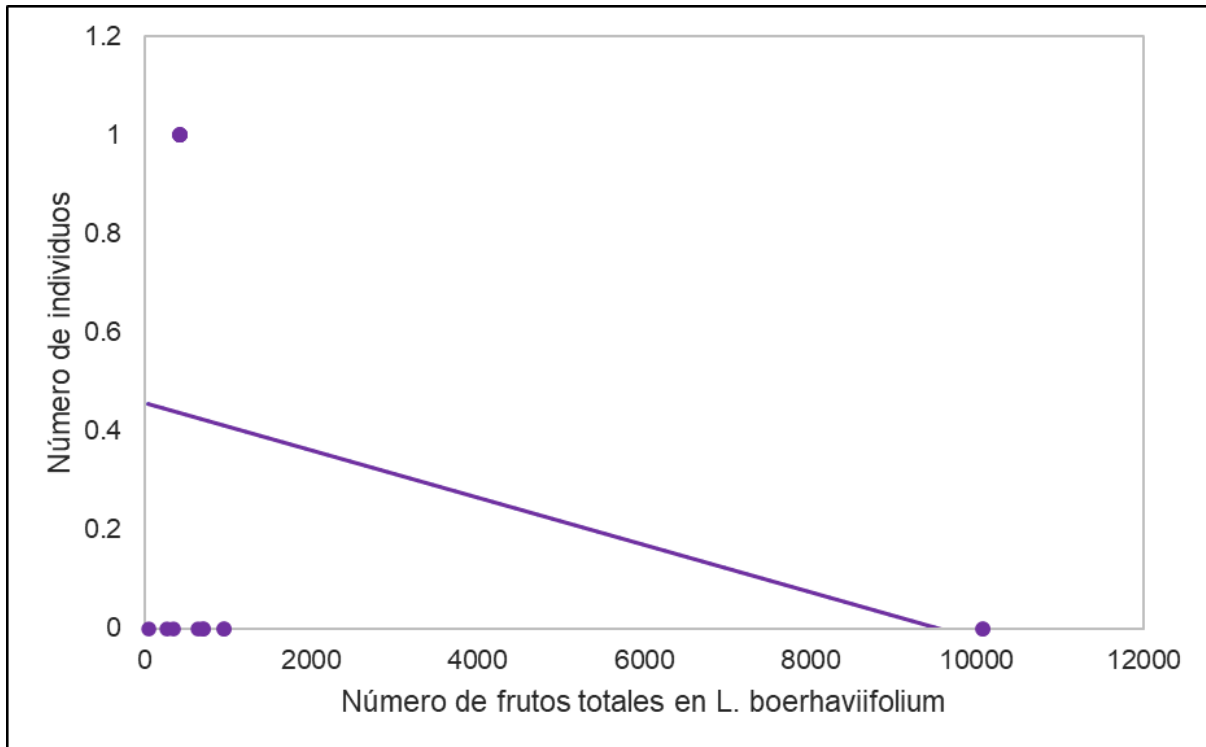


Figura 16. Correlación de Pearson entre el número de individuos alimentándose y los frutos totales disponibles de *Lycium boerhaviifolium*.

Discusión

Varios procesos desempeñan un papel fundamental en la dinámica poblacional en zonas áridas y semiáridas, entre ellos la remoción de semillas, la germinación y el establecimiento de plántulas, ya que permiten que las especies vegetales se establezcan bajo el amparo de plantas nodrizas, evitando así la competencia intraespecífica y reduciendo la alta depredación de semillas (Harper, 1977; Fenner, 1985; Granados, 1994; Ortiz-Pulido, 1994). Asimismo, la cantidad y calidad de las semillas son de gran importancia desde una perspectiva ecológica ya que permite identificar a los agentes dispersores legítimos (García y Valiente-Banuet, 2000). Varios factores influyen en la remoción de semillas, tales como la disponibilidad de frutos, el estatus migratorio, la temporada reproductiva y la abundancia de las aves (Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2009). Además, este proceso se considera como la fase inicial del ciclo de vida de las plantas (Dalling et al., 2001; Levin y Muller-Landau, 2000; Molinari, 1993). Por lo que estos procesos nos ayudan a comprender la estructura de las comunidades en las zonas áridas y semiáridas (García y Valiente-Banuet, 2000).

En este estudio se observó que siete especies de aves participan en la remoción de frutos de *B. galeottiana*, lo que constituye uno de los primeros registros de dispersión primaria por

aves en esta especie vegetal. En el valle de Tehuacán se ha documentado que para el género *Bursera*, los principales dispersores son principalmente aves frugívoras y frugívoro-insectívoras, que consumen el fruto entero, a menudo denominadas “tragadoras”. En este contexto, el género *Myiarchus* se ha identificado como el principal grupo de aves que remueve las semillas (Ramos-Ordóñez, 2009; Reyes, 2022).

Un hallazgo interesante en este estudio es que el género *Myiarchus* se alimenta de los frutos completos de *B. galeottiana*. Se ha descrito previamente que las aves que consumen el fruto entero tienden a mostrar una correlación positiva entre el tamaño máximo de los frutos que usan y el ancho de la comisura (Caziani, 1996). Dado que los picos del género *Myiarchus* son en su mayoría planos y anchos, se facilita la ingestión de frutos oblongos enteros (Lord, 2004). Este comportamiento reduce los costes energéticos asociados a la manipulación y la ingestión (Hegde et al., 1991; Mazer y Wheelwright, 1993).

El género *Myiarchus* ha demostrado ser un eficiente agente de dispersión de semillas de *Bursera* debido a su capacidad para manipular los frutos sin dañarlos y posteriormente regurgitar o defecar las semillas consumidas en lugares que favorecen su germinación y establecimiento, generalmente alejados del árbol parental (Almazán-Núñez et al., 2021). Las especies de aves del género *Myiarchus* registradas en este estudio, con excepción de *Myiarchus* sp., se alimentaron de frutos completos y maduros de *B. galeottiana*, por lo que estas especies se podrían considerar como dispersoras efectivas de semillas de esta planta vegetal.

La importancia de estas aves se ve resaltada cuando consideramos que algunas especies, como *M. cinerascens* son migratorias en ciertas localidades de la Reserva de la Biósfera de Tehuacán-Cuicatlán (Arizmendi y Espinosa de los Monteros, 1996), de modo que el rompimiento o desfase temporal de este mutualismo podría tener consecuencias significativas para la conservación tanto de la planta como de las aves del género *Myiarchus* (Herrera, 2001; Traveset, 2002). Sin embargo, durante el presente estudio se observó a *Myiarchus* sp. consumiendo los frutos inmaduros. Esto plantea la posibilidad de que estas aves eventualmente puedan actuar como depredadores de semillas, ya que, al consumir los frutos inmaduros, evitan la dispersión natural de las semillas al inhibir el embrión antes de que se complete (Janzen, 1982; Gilardi y Toft, 2012). Además, este comportamiento puede reducir los recursos disponibles para otras especies (Plaza, 2021).

También se registró a *P. mystacalis*, consumiendo el fruto inmaduro de *B. galeottiana*, por lo que esta especie evita la dispersión natural de semillas (Janzen, 1982), por ende, es considerada una especie depredadora de semillas. También se ha considerado previamente como depredadora al destruir parcial o completamente las semillas de *B. morelensis*, *B. simaruba* y *B. longipes* (Almazán-Núñez et al., 2016; Bates, 1992; Ramos-Ordóñez, 2009), lo cual puede tener efectos en las poblaciones de plantas (Guitián et al., 1994) si esta especie llega a consumir gran cantidad de semillas. Además, se pudo observar que *P. chrysopheplus* machacó totalmente la semilla para consumirla, y anteriormente ya se había reportado a esta especie como depredadora de semillas de diferentes especies de cactáceas y de los frutos de algunas especies de *Bursera* (García y Valiente-Banuet, 2000; Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009; Ramos-Ordóñez y Arizmendi, 2011), ya que al machacar destruye parcial o completamente las semillas, ocasionando la pérdida de su

viabilidad (Gilardi y Toft, 2012; Janzen, 1982). Por lo tanto, éstas dos especies pueden considerarse depredadoras de semillas de *B. galeottiana* en el matorral xerófilo.

Otra especie registrada que se alimenta de los frutos de *B. galeottiana* fue *A. woodhouseii*, lo cual representa el primer registro de esta especie de ave alimentándose de los frutos del género *Bursera*, ampliando con ello el número de especies frugívoras descritas que se alimentan de los frutos de *B. galeottiana*. Sin embargo, solo consumió dos frutos maduros, por lo que se necesitan más estudios acerca de las tendencias alimenticias de esta especie para definirla como dispersora o depredadora de semillas de *B. galeottiana*.

Las especies *M. tyrannulus* y *M. crinitus* tomaron el fruto de *B. galeottiana* en vuelo, lo cual puede influir en el tiempo de forrajeo, ya que el género *Myiarchus* es conocido por realizar maniobras en el aire para tomar los frutos (Rodríguez-Godínez et al., 2022), lo que ocasiona que aumente el tiempo gracias al vuelo lento para escoger y manipular el fruto (Norberg, 1986; Caziani, 1996). Además, los modos de acceso a los frutos, como la morfología del ave (longitud de los tarsos) y el espacio disponible entre las ramas también condiciona la elección, y esto a su vez, podría aumentar el tiempo de estancia (Caziani, 1996; Foster, 1987).

Sin embargo, todas las especies que se alimentaron de *B. galeottiana* tuvieron un tiempo promedio corto de consumo debido a que las aves frugívoras presentan caracteres asociados al uso de frutos como recurso, así como también se ha descrito que el fruto permanece por un tiempo corto en el tubo digestivo y presentan estómagos poco musculosos (carecen de molleja), que favorecen a las especies dispersoras a ingerir grandes cantidades de frutos en menores tiempos de consumo (Caziani, 1996), además de que las aves que consumen el fruto completo emplean poco tiempo para consumirlo (Levey, 1987; Moermond y Denslow, 1985; Reyes, 2022). Ya se ha descrito que las aves no defecan inmediatamente después de alimentarse, por lo que las semillas son transportadas y depositadas en otros sitios alejados de la planta madre, como debajo de plantas nodrizas (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Padilla y Pugnaire, 2006; Schupp, 1995), favoreciendo a la dispersión de semillas.

En este trabajo se encontró un alto porcentaje de frutos de *B. galeottiana* sin embrión, por lo que se puede decir que presenta frutos partenocárpicos como en el caso de *B. morelensis* (Ramos-Ordoñez et al., 2008). Es por esto que las especies del género *Myiarchus*, principalmente *M. cinerascens*, visitaron frecuentemente los frutos de *B. galeottiana*, ya que Ramos-Ordoñez y Arizmendi (2011), reportaron que los frutos del género *Bursera* pueden producir frutos sin semillas (partenocárpicos) para disminuir la probabilidad individual de depredación de frutos por aves e insectos en el árbol, y encontraron que las tasas de visitas y el número de aves aumentan a medida que aumentaba el tamaño de la cosecha partenocárpica. Esto puede estar relacionado con un incremento en la unidad de atracción debido al incremento de densidad y color (Obeso, 1996; Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2011). Sin embargo, los frutos partenocárpicos son conocidos por contener una semilla “vacía” debido a la inmadurez del embrión (Ramos-Ordoñez et al., 2012), por lo tanto, aunque los frutos sean más llamativos para las aves, el alimentarse de estos frutos no estaría favoreciendo la dispersión de la semilla.

Otra razón por la que las aves visitan frecuentemente los frutos de *B. galeottiana* se debe a que los papamoscas se alimentan de los frutos de *Bursera* por su tamaño en comparación con otras especies vegetales (Rodríguez-Godínez et al., 2022). Las aves generalmente se alimentan de frutos oblongos, que son más fáciles de tragar debido a un diámetro más estrecho (Burns, 2013; Lord, 2004; Snow, 1971), mientras que frutos esféricos son menos preferidos, ya que su forma redondeada dificulta la deglución. Por lo tanto, el tamaño y la forma del fruto podrían describirse como factores que limitan la dispersión de los frutos por parte de las aves (Mazer y Wheelwright, 1993; Rodríguez-Godínez et al., 2022).

Se registraron máximo dos individuos por especie de ave forrajeando en los frutos de *B. galeottiana*, esto podría indicar que las especies se alimentan de otros frutos disponibles en la región (Carlo et al., 2003; Ríos, 2009), o que las aves migran localmente a lugares de la reserva con mayor disponibilidad de frutos, esto debido a los pocos individuos con frutos maduros que se lograron visualizar durante el estudio. Otra razón por la cual se obtuvo un bajo número de individuos alimentándose en los frutos de *B. galeottiana* fue, porque durante la temporada de lluvias no hubo registros de remoción primaria de frutos, ya que fue notorio el crecimiento de la vegetación y la presencia de insectos en el lugar (*Obs. pers.*), y se ha descrito que, en esta estación, las aves tienen una dieta variada entre insectos y frutos, por lo que probablemente también se están alimentando de insectos para complementar su dieta (Almazán-Núñez et al., 2015, 2016). Otro factor que posiblemente influyó en un bajo número de individuos alimentándose de sus frutos, es que las especies de aves registradas presentan valores de abundancia menores al 1.2 %, con excepción de *A. woodhouseii* que presenta un valor de abundancia de 8.6 %, sin embargo, esta última especie es la que menos consume los frutos de *B. galeottiana*. Esto influyó con el reducido número de semillas consumidas y los cortos tiempos de alimentación en *B. galeottiana*.

Después de forrajear en los frutos de *B. galeottiana*, las aves visitaron principalmente los árboles, ya que las aves que utilizan captura con revoloteo o la caza al vuelo pueden atacar a sus presas en hábitats abiertos y con perchas ubicadas en lugares altos, como los árboles, porque están menos limitadas por la arquitectura del follaje a comparación de arbustos (Cueto, 1996), ya que el sitio de estudio es un matorral xerófilo que está dominado por especies arbustivas (Baraza y Valiente-Banuét, 2012; Paredes-Flores et al., 2007, Ortega *In prep.*). Además del efecto de la estructura del follaje, las preferencias por distintas especies arbóreas pueden estar determinadas por la abundancia del recurso alimenticio, como los insectos, o frutos (Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2009). Además, diversas especies del género *Bursera*, como *B. copallifera*, *B. longipes* y *B. glabrifolia* están asociados a estar debajo de una nodriza, como plantas u objetos (como las rocas) (Rivera y López, 2017). Diferentes especies del género *Myiarchus*, y otras aves frugívoras, a menudo seleccionan perchas que pertenecen a especies de la familia Fabaceae, las cuales han sido previamente identificadas como plantas nodrizas en varios ambientes áridos de México, entre ellas el género *Bursera* (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuét, 1998; Valiente-Banuét et al., 1991; Westcott y Graham, 2000). Y se ha mencionado que las aves remueven altas cantidades de frutos de plantas pertenecientes a la familia Burseraceae (Contreras-González y Arizmendi, 2014; Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2011), uno de los grupos de plantas más representativos y con altos niveles de endemismo en los ambientes semiáridos del sur de México (Becerra, 2005; Rzedowki, 2006), por lo que esto sugiere la posibilidad de que al desplazarse a los árboles o arbustos las semillas de *B. galeottiana* caigan cerca o debajo de plantas nodrizas, favoreciendo la dispersión, adquiriendo un papel

relevante en la restauración natural de estos ambientes (Mercado y del Val; 2021). Las aves visitaron todas las categorías de distancia, sin embargo, *M. cinerascens* y *M. tyrannulus* perchán en estratos arbóreos que se encuentran a una distancia entre 0-5 metros de la planta focal, para alimentarse de otros individuos de *Bursera* o buscar alimento en otros árboles cercanos, posiblemente para evitar un mayor gasto energético (McCollin, 2006; Miranda et al., 2019). Todas las aves después de forrajear en los frutos mantuvieron periodos cortos de tiempo en los árboles, yuca y pasto, lo que sugiere que las semillas fueron transportadas en el tracto digestivo a sitios alejados de la planta madre (Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2009).

A pesar de que la fructificación de *C. tortuosa* se presenta a lo largo de todo el año (Medina y Chiang, 2001; Mendoza y Godínez-Álvarez, 2007), en el presente trabajo solo se reportaron tres especies de aves alimentándose de sus frutos (*M. polyglottos*, *P. versicolor* y *P. nitens*), todas consumiendo el fruto completo y en un estado maduro. Las observaciones realizadas en estudios anteriores sobre la conducta de forrajeo de veintinueve especies de aves muestran que ninguna de ellas visita el chaparro amargoso para alimentarse de sus frutos, ya que posiblemente los frutos son menos elegidos en comparación con otras especies vegetales (Mendoza y Godínez-Álvarez, 2007), por lo tanto, estos son nuevos registros para *C. tortuosa*.

Se ha reportado que diferentes especies de plantas que poseen compuestos químicos, como es el caso de los chiles, ahuyentan a los animales que podrían destruir las semillas, pero son inocuos para algunos de los animales dispersores de semillas (Godínez-Álvarez y Ríos-Casanova, 2007), un ejemplo de esto es lo descrito en el presente trabajo, ya que *M. polyglottos* fue una de las especies que se alimentó de los frutos de *C. tortuosa*. Además de que se ha reportado en trabajos anteriores a esta especie alimentándose indistintamente de diferentes especies de chiles (*Capsicum annum* y *Capsicum chacoense*), siendo insensible a la capsaicina (Godínez-Álvarez y Ríos-Casanova, 2007), por lo tanto, esta especie de ave podría ser insensible a los alcaloides, fenoles y terpenos de los frutos de *C. tortuosa*, y por ello se alimenta de esta especie vegetal. Godínez-Álvarez y Ríos-Casanova (2007), mencionan que el consumo de las semillas por *M. polyglottos* proporciona otros beneficios a las plantas del Chile, debido a que tiende a defecar frecuentemente las semillas en sitios sombreados, debajo de arbustos, en donde la supervivencia de las plántulas es mayor y tienen menor depredación de semillas y mayor remoción de sus frutos, lo cual puede pasar con *C. tortuosa*. Así mismo, *M. polyglottos* es reportada como una especie con alta permanencia sobre las especies vegetales, mayor tiempo de retención de las semillas sobre el tubo digestivo, entre otras (García y Valiente-Banuet, 2000). A pesar de que el chaparro amargoso florece y fructifica prácticamente todo el año (Mendoza y Godínez-Álvarez, 2007), solo se observó remoción en los meses de junio, julio y agosto a pesar de que se hicieron observaciones durante todo este periodo. De los 11 registros de remoción registrados, nueve fueron de *M. polyglottos*, lo cual indica que es uno de los principales removedores de semillas de *C. tortuosa*, consumiendo los frutos y desplazándose grandes distancias fuera de los parches de vegetación. Sin embargo, solo se tuvo una visita y un solo individuo por especie alimentándose, debido a la presencia de estos metabolitos secundarios, que impiden procesos como el consumo de los frutos y la dispersión de las semillas por otras especies de aves. Por lo que, muy pocas especies de aves son capaces de asimilar los frutos de *C. tortuosa* y alimentarse de esta planta.

En el caso de *P. nitens*, consumió solo una semilla de *C. tortuosa*, sin embargo, Walsberg (1975), analizó las adaptaciones digestivas de *P. nitens* con bayas del muérdago y encontró que la baya se traga entera, como es el caso de los frutos de *C. tortuosa* que son consumidos completos, lo cual reduce el tiempo requerido para la alimentación y permite que el ave se dirija a lugares lejos de la planta parental (Galindo, 1998). Además, el estómago de esta especie de ave está adaptado para procesar las bayas de muérdago debido a que la molleja es de tamaño reducido y no tritura las bayas, por lo que no afecta a la semilla, y ésta, junto con la pulpa de la baya pasa al intestino, y posteriormente se defeca intacta la semilla favoreciendo a la dispersión (Walsberg, 1975). Por último, Walsberg (1975), encontró que las bayas pasan a través del tracto digestivo en 12-45 minutos, esto permite que *P. nitens* se desplace a otros lugares y se pueda dispersar la semilla en lugares alejados de la planta parental dispersando las semillas. Dicha especie de ave también es reportada como dispersora de semillas de diferentes especies de cactáceas como *M. geometrizzans* (Perez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009) y *C. tetetzo* (Arizmendi y Espinosa de los Monteros, 1996). Por lo tanto, *P. nitens* se puede considerar como dispersora de las semillas de *C. tortuosa* en Zapotitlán Salinas, Puebla, sin embargo, ya que sólo consumió un fruto se requieren más estudios al respecto.

Por otro lado, *P. versicolor* consumió los frutos completos de *C. tortuosa*. Sin embargo, *P. versicolor* pertenece a la familia Cardinalidae, la cual es conocida por presentar especies depredadoras de semillas (Howe, 1986; Monge, 2012; Ramos-Ordoñez, 2009), que se alimentan de especies como *B. morelensis* (Ramos-Ordoñez y Arizmendi, 2009). Muy pocas especies de aves dispersan los frutos de *C. tortuosa*, por lo tanto, si *P. versicolor* llega a consumir grandes cantidades de frutos al ser depredadora de semillas, las probabilidades de que las semillas de *C. tortuosa* colonicen nuevos ambientes sería baja (Janzen, 1982), y la persistencia de esta especie vegetal podría verse afectada, es por esto que se requieren más estudios al respecto.

Mendoza y Godínez-Álvarez (2006), reportaron que las semillas de *C. tortuosa* pueden presentar latencia debido a la presencia de una testa impermeable (Sanders, 1998), así como por la presencia de ciertos compuestos químicos inhibidores de la germinación (taninos; Novoa, 1928; Guerrero 1959). Las semillas sin testa tienen mayores porcentajes de germinación que las semillas que presentan testa. Posiblemente las especies dispersoras al consumir el fruto ayuden en la eliminación de la testa y favorezca la germinación. Además de lo anterior, las características del suelo (textura y salinidad) pueden jugar un papel relevante en la germinación de *C. tortuosa* (Mendoza y Godínez-Álvarez, 2006), por lo que la remoción de las semillas del chaparro amargoso es un proceso completo que puede ser afectado por diversos factores internos o externos (Mendoza y Godínez-Álvarez, 2006), por lo tanto, el papel principal de las aves dispersoras en *C. tortuosa* es eliminar la testa del fruto y alejar la semilla de la planta parental para disminuir el riesgo de depredación.

Después de alimentarse de los frutos de *C. tortuosa*, las tres especies de aves visitaron principalmente las cactáceas y el suelo. En los meses de junio, julio y agosto, meses donde hubo remoción de semillas, fructifican diversas especies de cactáceas como *S. stellatus* (Álvarez-Espino, et al., 2017), *Cephalocereus mezcalaensis* (Valiente-Banuet et al., 1997) y *C. tetetzo* (Valiente-Banuet et al., 1996), entre otros, y son consumidos por diversas especies de aves, entre ellas *M. polyglottos* (Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998), por

lo que posiblemente después de alimentarse del chaparro amargoso las especies de aves forrajean en diversas especies de cactus, ya que es uno de los recursos disponibles más abundantes en la reserva de Tehuacán-Cuicatlán.

Se observó que *M. polyglottos* y *P. nitens* después de alimentarse de los frutos de *C. tortuosa* se dirigen al suelo, lo que puede deberse a que estas especies pueden visitar el suelo para alimentarse de insectos (Londoño et al., 2008), debido a que *M. polyglottos* es un ave frugívora insectívora, principalmente en la temporada de reproducción (Londoño et al., 2008), que dura desde marzo hasta julio y en el invierno (Logan, 1992), coincidiendo con los meses donde hubo remoción de semillas de *C. tortuosa*. En el caso de *P. nitens* que también es un ave frugívora e insectívora que aprovecha los recursos disponibles en el ambiente, como los insectos que puedan encontrarse en el suelo (Herrera et al., 2013), es por esto que, estas dos especies posiblemente visitan el suelo.

En cuanto a *L. boerhaviifolium*, se observó que también *P. nitens* se alimenta de sus frutos maduros. Dicha especie de ave es reportada en diversos trabajos como una excelente dispersora de semillas, no solo por las adaptaciones que presenta esta especie de ave, como: el consumo completo de los frutos, la presencia de una molleja reducida y las altas tasas de retención de semillas que le permiten desplazarse lejos de la planta parental (Walsberg, 1975), sino también por las adaptaciones del palo negro que favorecen la dispersión de semillas (Moreno et al., 2000), ya que es una especie que logra establecerse y presenta un crecimiento acelerado, siendo de utilidad en la restauración de áreas degradadas (Moreno et al., 2000; Natale et al., 2014). Además, cumple un rol esencial en la protección del suelo para la conservación de la humedad, aumentando la fertilidad del suelo en ambientes como los bosques secos (Mora-Costilla et al., 2019), que podría favorecer el establecimiento de otras especies de plantas (Padilla, 2008). Otro mecanismo que favorece el establecimiento de *L. boerhaviifolium* es que su semilla mantiene su viabilidad y es tolerante a la desecación (Hong y Ellis, 1996; Romero y Pérez, 2016), a este tipo de semillas se les cataloga como ortodoxas, ya que al ser almacenadas o conservadas se mantienen viables por un largo periodo de tiempo, pudiendo sobrevivir condiciones adversas (Mora-Costilla et al., 2019). El género *Lycium* tiene particular importancia ecológica por las adaptaciones al xerotismo que poseen sus integrantes, lo cual les permite crecer principalmente en hábitats áridos y semiáridos (Blanco et al., 2012). Las características del ave y las características de *L. boerhaviifolium* son favorecedoras para el establecimiento de la plántula, permitiendo un crecimiento óptimo, por lo tanto, se podría considerar a *P. nitens* como dispersora de semillas del palo negro en este estudio.

Otra especie que removió las bayas de *L. boerhaviifolium* fue *H. mexicanus*. Aunque consumió las semillas en estado maduro, *H. mexicanus* es una de las especies consideradas depredadoras de semillas (Pérez-Villafaña y Valiente-Banuet, 2009; Ramos-Ordóñez y Arizmendi, 2011; Ríos, 2009). Es perteneciente a la familia Fringillidae, donde las especies pertenecientes a esta familia son depredadores legítimos de diversas especies de semillas, sobre todo de cactáceas en la RBTC (Álvarez-Espino et al., 2017; Godínez-Álvarez, et al., 2002; Jordano, 1984; Martos, 2021). Así mismo, *H. mexicanus* se alimentó del palo negro, sin embargo, esta especie presenta la capacidad para manipular variados tipos de frutos y extraer sus semillas, gracias a la presencia de picos muy fuertes (Montaldo y Roitman, 2000), ya que pueden abrir frutos y semillas duras, como los de muchas dicotiledóneas (Sick 1986; Ziswiler y Farner, 1972). Se observó en el presente

estudio que esta especie de ave arranca el fruto con el pico, lo sujeta con una pata contra la rama en la que esté perchado y lo abre mediante picotazos y tironeos. Por lo tanto, aunque consuma la fruta entera, puede destruir la semilla al aplastarla muy fuerte. Esto deja en claro que los gremios alimenticios de las especies influyen directamente en la estructura de la comunidad (Flores y Galindo-González, 2004; Root, 1967; Rotenberry y Wiens, 1980; Rotenberry, 1985). Por lo que *H. mexicanus* posiblemente se considere como depredador de semillas de *L. boerhaviifolium*.

La alta disponibilidad de frutos puede atraer más frugívoros incrementando en consecuencia el número de frutos removidos o la tasa de remoción (Blake y Hoppes, 1986, Levey, 1988; Martin, 1985; Moore y Willson, 1982; Martin y Karr, 1986 a y b; Thompson y Wilson, 1978), sin embargo, la disponibilidad de frutos de las tres especies vegetales estudiadas durante los muestreos, no tuvo relación con el número de individuos alimentándose debido a que en diversas ocasiones se logró registrar un alto número de frutos, sin embargo, éstos se presentaban un estado inmaduro, siendo una limitación para que las aves frugívoras se acercaran a alimentarse, ya que prefieren alimentarse de frutos maduros (Schaefer et al., 2008). Además de considerar otros recursos frutales en el ambiente (Carlo et al., 2004; Ríos, 2009).

Conclusiones

Encontramos que en las tres especies vegetales la remoción de frutos es realizada principalmente por aves que consumen el fruto completo, siendo las especies del género *Myiarchus* removedores de los frutos de *B. galeottiana* debido a la relación entre el tamaño de los frutos y la fisiología de las aves. Aunque el género *Myiarchus* es considerado un dispersor de semillas legítimo del género *Bursera*, eventualmente puede consumir frutos inmaduros, por lo que se puede llegar a considerar como un depredador de semillas eventual, sin embargo, se requieren más estudios al respecto.

Después de forrajear en los frutos de *B. galeottiana*, las aves visitan principalmente los árboles a una distancia entre 0-5 metros por periodos cortos de tiempo, lo que sugiere que las semillas fueron transportadas a sitios alejados de la planta madre, favoreciendo que las semillas de *B. galeottiana* posiblemente caigan cerca o debajo de plantas nodrizas.

Las tres especies que se alimentaron de los frutos de *C. tortuosa* son los únicos registros de endozocoria en esta especie vegetal. La especie *Mimus polyglottos* se alimentó de los frutos del chaparro amargoso, y por lo tanto, se podría llegar a considerar como tolerante a los metabolitos secundarios de *C. tortuosa*. Se observó, que después de alimentarse de *C. tortuosa* las especies visitan el suelo y las cactáceas principalmente por el aprovechamiento de otros recursos disponibles como los frutos de cactáceas y los insectos.

Phainopepla nitens posiblemente pueda llegar a considerarse como una dispersora de semillas de *L. boerhaviifolium* debido a las adaptaciones digestivas y al tiempo de retención de la semilla en el intestino. Aunque *H. mexicanus* consume el fruto entero de *L. boerhaviifolium*, puede destruir la semilla al aplastarla con el pico, es por esto que, posiblemente sea depredadora de semillas de *L. boerhaviifolium*.

A pesar de que *C. tortuosa* fructifica durante gran parte del año, y aunque para *L. boerhaviifolium* y *B. galeottiana* es escasa la información, no hay relación entre la disponibilidad de frutos y el número de individuos alimentándose de las tres especies vegetales debido a la gran cantidad de frutos inmaduros, dejando en claro que la

heterogeneidad ambiental de un sitio y la fisonomía de la vegetación influyen fuertemente sobre la abundancia y distribución de aves.

Referencias

- Acevedo, M., Nuñez, P., González-Maya, L., Cardoso, A., y Villareal, M. 2015. Cytotoxic and Anti-inflammatory Activities of *Bursera* species from Mexico. *Clinical Toxicology*, 5(1):3-8.
- Almazán-Núñez, R., del Coro Arizmendi, M., Eguiarte, L., y Corcuera, P. 2015. Distribution of the community of frugivorous birds along a successional gradient in a tropical dry forest in south-western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 31(1):57-68.
- Almazán-Núñez, R., Eguiarte, L., del Coro Arizmendi, M., y Corcuera, P. 2016. *Myiarchus* flycatchers are the primary seed dispersers of *Bursera longipes* in a Mexican dry forest. *PeerJ*, 4:e2126.
- Almazán-Núñez, R.C., Álvarez-Álvarez, E.A., Sierra-Morales, P., Rodríguez-Godínez, R., 2021. Fruit size and structure of zoochorous trees: identifying drivers for the foraging preferences of fruit-eating birds in a Mexican successional dry forest. *Animals*, 11:33-43.
- 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(3):469-474.
- Amaya, L. 2017. Prueba chi-cuadrado en la estadística no paramétrica. *Revista Ciencias*, 1:13-17.
- Amo, Luisa., Dicke, Marcel., Visser, M. E. 2016. Are naïve birds attracted to herbivore-induced plant defences?. *Behaviour*, 153(3):353-366.
- Andresen, E. 2005. Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia* (2):73-84.
- Arias, A., Valverde, M. 2000. Las plantas de la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. Instituto Nacional de Ecología.
- Arizmendi, M. del C., y A. Espinosa de los Monteros. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana*, 67:25-46.
- Arredondo, G. A. y Camacho, M. F. 1995. Germinación de *Astrophytum myriostigma* (Lemaire) en relación con la procedencia de las semillas y temperatura de incubación. *Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, México*, 31(5):34-38 pp.
- Baraza, E. y Valiente-Banuet, A. 2012. Efecto de la exclusión de ganado en dos especies palatables del matorral xerófilo del Valle de Tehuacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83:1145-1151.
- Bates, J. 1992. Frugivory on *Bursera microphylla* (Burseraceae) by wintering Gray Vireos (*Vireo vicinior*, Vireonidae) in the coastal deserts of Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 37(3):252.
- Blake, J. G., Hoppes, W. G. 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. *The Auk*, 103:328-340.
- Blanco, S., Las Peñas, M., Bernardello, G. y Stiefkens, L. 2012. Mapeo de genes ribosómicos y heterocromatina en seis especies de *Lycium* de Sudamérica (Solanaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 47(3-4):389-399.
- Blendinger, P.G. 2005. Abundance and diversity of small-bird assemblages in the Monte desert, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 61:567-587.
- Becerra, J.X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(31):10919:10923.
- Bock, W. J. 1964. Kinetics of the avian skull. *Journal of Morphology*, 114:1-42
- Boege, K. y del Val, E. 2011. Bichos vemos, relaciones no sabemos. *Revista ciencias UNAM*, (102):5-11.

- Bronstein, J.L. 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, 97:1160-70.
- Buckley, Y.M., Anderson, S., Catterall, C.P., Corlett, R.T. y Engel, T. 2006. Management of plant invasions mediated by frugivore interactions. *Journal of Applied Ecology*, 43:848-857.
- Burns, K.C., 2013. What causes size coupling in fruit-frugivore interaction webs? *Ecology*, 94:295-300.
- Cain, M.L., Milligan, B.G., y Strand, A.E. 2000. Long-distance dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87(1):1217-1227.
- Carlo, T. A., Collazo, J.A y Groom, M. J. 2003. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal. *Oecologia*, 134:119-131.
- Carril, J. 2015. Crecimiento y desarrollo del complejo craneo-mandibular y postcráneo en *Myiopsitta monachus* (Aves, Psittaciformes). Tesis de doctorado.
- Caziani, S. 1996. Interacción plantas-aves dispersoras de semillas en un bosque chaqueño semiárido. Facultad de ciencias exactas y naturales. Tesis de doctorado.
- Collar N. J. 1997. Family Psittacidae (Parrots). *Handbook of the Birds of the World. Sandgrouse to cuckoos*. Lynx Editions, 4:280-477.
- Contreras-González, A. y Arizmendi, M. C. 2014. Pre-dispersal seed predation of the columnar cactus (*Neobuxbaumia tetetzo*, Cactaceae) by birds in central México. *Ornitología Neotropical*, 25:373-387.
- Côrtes, M., Uriarte, M. 2013. Integrating frugivore behavior and animal movement: a review of the evidence and implication for scaling seed dispersal. *Biological Reviews*, 88:255-272.
- Cueto, V. R. 1996. "Relación entre los ensambles de aves y la estructura de la vegetación : Un análisis a tres escalas espaciales". Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- Cultid-Medina, C., y Rico, Y. 2000. Los aliados emplumados de los Copales y Cuajiotos de México: aves y la dispersión de semillas de *Bursera*. *Revista Digital Universitaria*, 21(2):1-9.
- Dalling JW, Hubbell SP, y Silvera K. 2001. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology*, 86:674-689.
- Díaz, O., Jiménez, C. 2013. Dinámica poblacional de *Lophophora diffusa* "peyote" (cactaceae) en una localidad del estado de Querétaro. Universidad Autónoma Metropolitana. Tesis de maestría.
- Fener, M. 1985. Seed Ecology. *Chapman and Hall* 6:12-151.
- Flores, M. 2000. Remoción de semillas en fragmentos de matorral espinoso tamaulipeco, Linares, N. L. Tesis de maestría. Consultado el 09 de septiembre del 2021.
- Flores, R. y Galindo-González, J. 2004. Abundancia y diversidad de aves depredadoras de semillas de *Pinus teocote* Schl. et Cham. En hábitats contrastantes de Veracruz, México *Foresta Veracruzana*, 6(2):47-53.
- Flores, J. y Jurado, E. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments?. *Journal of Vegetation Science*, 14:911-916.
- Flores-Ruíz, E., Miranda-Novales, M., Villasís-Keever, M. 2017. El protocolo de investigación VI: cómo elegir la prueba estadística adecuada. *Estadística inferencial. Revista alergia México*, 64(3):01-06.
- Forshaw J. M. 2010. *Parrots of the world*. Princeton University Press, Princeton, pp 328.
- Foster, M. S. 1987. Feeding methods and efficiency of selected frugivorous birds. *Condor*, 89:566-580.
- Franco, A. C., Y P. S. Nobel. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77:870-886.
- Fuentes, M. 1994. Diets of fruit-eating birds: what are the causes of interspecific differences?. *Oecologia*, 97:134-142.
- Galindo, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana*, 73:57-74.

- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México.
- García, O. y Valiente-Banuet, A. 2000. Dispersión biótica de semillas de la cactácea columnar *Stenocereus pruinosus (otto)* F.Buxb. en el valle de Tehuacán, Puebla, México. Tesis de licenciatura. Consultado el 14 de diciembre del 2022.
- Gilardi, J. D., Toft, C. A. 2012. Parrots eat nutritious foods despite toxins. *PLoS one*, 7(6):e38293.
- Girden, E. 1992. ANOVA: repeated measures. Sage University Paper Series on Quantitative Applications in the Social Science, (84):01-73.
- Godínez-Álvarez, H. y Ríos-Casanova. 2007. Una historia de chiles, aves y roedores. *Ciencias*, 88:18-20.
- Godínez-Álvarez y H., Valiente-Banuet, A. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*, 39(1):21-31.
- 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 tetezo*. *Ecology*, 83(9).
- Gorchoy, DL., Cornejo, F., Ascorra, C., y Jaramillo, M. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after stripcutting in the Peruvian Amazon. *Vegetation*, 108:339-349.
- Granados, S. D. 1994. Ecología y Dispersión de las plantas. Universidad Autónoma de Chapingo, 1:15-111.
- Grilli, G., y Galetto, L. 2009. Remoción de frutos de una especie invasora (*Lantana camara L.*) en el Bosque Chaqueño de Córdoba (Argentina). *Asociación Argentina de Ecología. Ecología Austral* 19:149-156.
- Guerrero, P. M. A. 1959. Principio amargo del chaparro amargoso. Tesis de Licenciatura. Facultad de Química. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Guitián, J., Munilla, I., y Guitián, P. 1994. Influencia de los depredadores de aves en el consumo de frutos de *Crataegus monogyna* por zorzales y mirlos. *Ardeola*, 41(1):45-54.
- Gutiérrez, L. 2019. Formulación de un manual de operaciones en el jardín botánico Helia Bravo Hollis, Zapotitlán Salinas, Puebla. Consultado el 14 de noviembre del 2021.
- Harper, J. 1977. The population biology of plants. Academic Press, pp 892.
- Hegde, S.G., Ganeshiah, K.N., y Shaanker, U., 1991. Fruit preference criteria by avian frugivores: their implications for the evolution of clutch size in *Solanum pubescens*. *Oikos*, (60):20-26.
- Heredia, F. 2000. Efectos de los tratamientos mecánicos sobre las aves en el matorral xerófilo en lampazos, nuevo león. Facultad de Ciencias Forestales. Consultado el 13 de agosto del 2023.
- Hernández-Gómez, A., Ramos-Ordóñez, M.F. 2018. Destino de las semillas de *Bursera cuneata* en la REPSA, Ciudad de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
- Herrera, CM. 2001. Dispersión de semillas en el Mediterráneo: ecología y evolución. Aspectos funcionales de los ecosistemas mediterráneos. CSIC, pp 125-152.
- Herrera, G., Rodríguez, M., Ibarra, M.P. 2013. Asymmetric Contribution of Isotopically Contrasting Food Sources to Vertebrate Consumers in a Subtropical Semi-arid Ecosystem. *Biotropica*, 45(3):357-364.
- Hong, T., y Ellis, R. 1996. Ex situ biodiversity conservation by seed storage: multiple-criteria to estimate seed storage behavior. *Seed Science and Technology*, 25:15-161.
- Howe, F., y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:201-28.
- Howe, H. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. New South Wales. Academic Press, pp 185-210.

- Howe, HF., y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual review of ecology and systematics, 13:201-228.
- Howell, S.N.G. y Webb, S. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, 1:851.
- Janzen, D. 1971. Seed predation by animals. Annual review ecology systematics, 2:465-492.
- Janzen, D. H. 1982. Ficus ovalis seed predation by an orange chinned parakeet (*Brotogeris jugularis*) in Costa Rica. The Auk, 98(4):841-844
- Jordano, P. 1984. Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Jordano, P. 1992. Chapter: Fruits and frugivory. Fruits and frugivory. Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities, (3):105-156.
- Kaufman, K. 2005. Kaufman, guía de campo a las aves de Norteamérica. Houghton Mifflin Company, 1:1-392.
- Kolmogorov, A. N. 1933. Sulla determinazione empirica di una legge di distribuzione. Giornale dell' Instituto Italiano degli Attuari, 4:83-91.
- Levey, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. The American Naturalist, 4:471-485.
- Levey, D. J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. Ecology 65:844-850.
- Levey, D. J., Silva, W. R., y Galetti, M. 2002. Seed dispersal and frugivory: Ecology, Evolution, and Conservation. CAB International.
- Levin SA, y Muller-Landau HC. 2000. The evolution of dispersal and seed size in plant communities. Evolutionary Ecology Research, 2:409-435.
- Loeza-Corte, J.M., Díaz-López, E., Campos-Pastelín, J.M., y Orlando-Guerrero, J.I. 2013. Efecto de lignificación de estacas sobre enraizamiento de *Bursera morelensis* Ram. y *Bursera galeottiana* Engl. en la Universidad de la Cañada en Teotitlán de Flores Magón, Oaxaca, México. Ciencia Ergo Sum 20:222-226.
- Logan, C. A. 1992. Testosterone and reproductive adaptations in the autumnal territoriality of Northern Mockingbirds *Mimus polyglottos*. Ornis Scand. 23:277-283.
- Loiselle, BA., y Blake, JG. 1999. Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of tropical forest understory. Ecology, 80:330-336.
- Londoño, G., Levey, D., y Robinson, S. 2008. Effects of temperature and food on incubation behavior of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. Animal behavior 76, 669e677.
- Lord, J.M., 2004. Frugivore gape size and the evolution of fruit size and shape in southern hemisphere floras. Austral Ecology, 29:430-436.
- Mahmood, T., Iqbal, A., Akber, I., Muhammad, A. 2021. Efficient GLM-based control charts for Poisson processes. Wiley, 38:389-404.
- Martin, T. E. y J. R. Karr. 1986a. Patch utilization by migrating birds: resources oriented?. Ornis Scandinavica, 17:165-174.
- Martin, T.H. y J. R. Karr. 1986b. Temporal dynamics of neotropical birds with special reference to frugivores in second growth woods. Willson Bulletin, 98:38-60.
- Martin, T. E. 1985. Selection of second-growth woodlands by frugivorous migrating birds in Panama: an effect of fruit size and plant density?. Journal of Tropical Ecology, 1:157-170.
- Martos, J. 2021. El papel de las redes de interacciones planta-dispersante en la dinámica de reclutamiento de plantas en el sur de España. Facultad de Ciencias Experimentales. Consultado el 08 de septiembre del 2021. Disponible en: <https://crea.ujaen.es/bitstream/10953.1/14421/1/TFGB%20Martos%20Berlangua%20Juan%20Alberto.pdf>.
- Mazer, S.J., y Wheelwright, N.T., 1993. Fruit size and shape: allometry at different taxonomic levels in bird-dispersed plants. Evolutionary Ecology, 7:556-575.
- Medina, R. y Chiang F. 2001. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Simaroubaceae. A. DC. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 32:1-5.

- McAuliffe, J. R. 1984. Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert cacti. *Oecologia*, 65:82-85.
- McCollin, D., 2006. Forest edges and habitat selection in birds: a functional approach *Ecography*, 21:247-260.
- Mendoza, L., y Godínez-Álvarez, H. 2006. Características demográficas de *Castela tortuosa liebm* en dos terrazas aluviales con distinto grado de deterioro en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala
- Mendoza, M. y Godínez-Álvarez, H. 2007. El chaparro amargoso, ¿atrapado sin salida?. *Ciencias.*, 86:34-36.
- Mercado, N., y del Val, E. 2021. Las aves frugívoras y su papel en la restauración pasiva del bosque tropical caducifolio del sur de México: Un caso de estudio con la cactácea *Pachycereus weberi*. *Manejo y Conservación de Fauna Nativa en Ambientes Antropizados*, 1:61-83.
- Miranda, A., Vásquez, I., Becerra, P., Smith-Ramírez, C., Delpiano, C., Hernández-Moreno, A., y Altamirano, A. 2019. Traits of perch trees promote seed dispersal of endemic fleshy-fruit species in degraded areas of endangered Mediterranean ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 170:1-9.
- Miranda, F. 1948. Datos sobre la vegetación de la cuenca alta del Papaloapan. *Anales del Instituto de Biología. UNAM, México*, 19:333-364.
- Moermond, T., y Denslow, J. 1985. Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *American Ornithological Society*, 36:865-897.
- Molinari, J. 1993. The mutualism between frugivores and plants in tropical forest: paleobiological aspects, autoecologies, community role. *Acta Biológica Venezolana* 14:1-4.
- Monge, J. 2012. Lista actualizada de aves dañinas en Costa Rica (2012). *Cuadernos de Investigación UNED*, 5(1):111-120.
- Montaldo, N. y Roitman, G. 2000. Plantas no-asteraceae en la alimentación del cabecitanegra común (*Carduelis magellanica*). *Hornero*, 15:99-102.
- Moore, L. A. y M. F. Willson. 1982. The effects of microhabitat, spatial distribution, and display size on dispersal of *Lindera benzoin* by avian frugivores. *Canadian Journal of Botany*, 60:557-560.
- Mora-Costilla, M., López-Medina, S., Mostacero-León, J., Gil-Rivero, A., López-Zavaleta, A., De La Cruz-Castillo, A., y Villena-Zapata, L. 2019. Morfometría de frutos y semillas de *Grabowskia boerhaviifolia* "Palo negro". *Revista de Investigación Científica REBIOL*, 40(1):46-52.
- Moreno, L., Alzugaray, C., y Carnevale, N. 2000. Requerimientos germinativos de diez especies nativas argentinas. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Rosario.
- Natale, E., Oggero, A., Marini, D., Reinoso, H. 2014. Restauración de bosque nativo en un área invadida por tamariscos *Tamarix ramossissima* en el sur de la provincia de Córdoba, Argentina. *Ecosistemas*, 23(2):130-136.
- Norberg, U. M. 1986. Evolutionary convergence in foraging niche and flight morphology in insectivorous aerial-hawking birds and bats. *Ornis Scandinavica*, 17:253-260.
- Nobel, P. S. 1980. Morphology, surface temperatures and northern limits of a columnar cacti in the Sonoran Desert. *Ecology* 61:1-7.
- Novoa, R. E. 1928. El Chaparro amargoso: *Castela texana* Rose. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Obeso, J.R., 1996. Fruit and seed production in European holly, *Ilex aquifolium* L. (Aquifoliaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 54, 533e539.
- Ornelas, F., L. Navarajo y M.C. Arizmendi. 1987. Las aves mexicanas: Endemismo. Extinción. *Memorias IX Congreso Nacional de Zoología*. Villahermosa, Tabasco, México.
- Ortiz-Pulido, R. 1994. Frugivoría y dispersión de semillas por aves en el Morro de la Mancha, Tesis de licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana.

- Ouborg, N.J., Piquot, Y., y Groenendael, J.M. 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology*, 87(1):551-568.
- Padilla, F.M., y Pugnaire, F.I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(4):196-202.
- Padilla, F.M. 2008. Factores limitantes y estrategias de establecimiento de plantas leñosas en ambientes semiáridos. Implicaciones para la restauración. *Ecosistemas* 17(1):155-159.
- Paredes-Flores, M., Lira, R., y Dávila, P. 2007. Estudio etnobotánico de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Acta Botánica Mexicana*, 79:13-61.
- Pérez, A., Mota, C., Bonilla, M., Octavio, y R., Rojas-Soto. 2021. La dispersión de semillas por aves y la recuperación del bosque mesófilo de montaña. Instituto de ecología A.C. Consultado el 10 de diciembre del 2021. Disponible en: <https://www.inecol.mx/inecol/index.php/es/2013-06-05-10-34-10/17-ciencia-hoy/632-la-dispersion-de-semillas-por-aves-y-la-recuperacion-del-bosque-mesofilo-de-montana>.
- 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. y E.D. Chalif. 1989. Guía de campo: Identificación de todas las especies encontradas en México, Guatemala, Belice y el Salvador, México. Editorial Diana, (6):473.
- Plaza, A. 2021. Registro de cotorras argentinas (*Myiopsitta monachus*) alimentándose de frutos inmaduros de quillay (*Quillaja saponaria*) en un sector urbano de Santiago, Chile central. *Revista Chilena de Ornitología*, 27(1):41-45.
- Ramos-Ordoñez, M. 2009. Dispersión biótica de semillas y caracterización de frutos de *Bursera morelensis* en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
- Ramos-Ordoñez, M., del Coro Arizmendi, M., & Márquez-Guzmán, J. 2012. The fruit of *Bursera*: structure, maturation and parthenocarpy. *AoB PLANTS*. doi:10.1093/aobpla/pls027.
- Ramos-Ordoñez, M., y M. C., Arizmendi. 2011. Parthenocarpy, attractiveness and seed predation by birds in *Bursera morelensis*. *Journal of Arid Environments*, 75(9):757-762.
- Ramos-Ordóñez, M., y M.C., Arizmendi, M. 2009. Dispersión biótica de semillas y caracterización de frutos de *Bursera morelensis* en el Valle de Tehuacán, Puebla. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
- Ramos-Ordoñez, M.F., Márquez-Guzmán, J., y Arizmendi, M.C., 2008. Parthenocarpy and seed predation by insects in *Bursera morelensis*. *Annals of Botany*, pp 102, 713e722.
- Revilla, T., y Encinas, F. 2015. Ecología y evolución de la endozoocoria. *Modelos y simulaciones biológicas: ecología y evolución*, 35(2):187-215.
- Reyes, A. 2022. Variación interindividual de *Bursera linanoe* (Burseraceae), y sus implicaciones en la dispersión de semillas por ornitocoria. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Consultado el 16 de octubre del 2022.
- Ríos, M. 2009. Limitaciones en el reclutamiento de *Neobuxbaumia macrocephala*: un análisis de las interacciones a través de su ciclo reproductivo. Tesis de maestría. Consultado el 08 de febrero del 2023.
- Rivera, A., y López, L. 2017. Repoblamiento natural de tres especies de *Bursera* en la sierra de Huautla, Morelos. Institución de enseñanza e investigación en Ciencias Agrícolas. Tesis de maestría.
- Rivera-Ortíz, F., Contréraz-González, A., Soberanes-González, C., y Valiente-Banuet, A. 2008. Seasonal abundance and breeding chronology of the military macaw (*Ara militaris*) in a semi-arid region of central Mexico. *Ornitología Neotropical*, 19:255-263.
- Rodríguez, O. E., y E. Ezcurra. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, Mexico. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas* 45:4-14.

- Rodríguez-Godínez, R., Sánchez-González, Arizmendi M.C, y Almazán-Núñez, C. 2022. *Bursera* fruit traits as drivers of fruit removal by flycatchers. *Acta Oecologica*, 114-103811. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2022.103811>.
- Rojas-Martínez, A., y Valiente-Banuet, A. 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana*, (n.s.) 67:23.
- Romero, J., y Pérez, C. 2016. Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *International Journal of Tropical Biology and Conservation*, 64:859-873.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue gray Gnatcatcher. *Ecology. Monographs*, 37:317-350.
- Rosina, M., y Romo, M. 2010. Hallazgo de dos nidos activos de *Phytotoma raimondii*, Tackzanowski, 1883. Cortarrama peruana. *Revista Peruana de Biología*, 17(2):257-259.
- Rotenberry, J. T. 1985. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristic. *Oecología*, 67:213-217.
- Rotenberry, J.T. y Wiens, J.A, 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology*, 61:1228-1250.
- Roza, M., y Parrado, A. 2004. Primary diurnal seed dispersal of *Dacryodes chimantensis* and *Protium paniculatum* (Burseraceae) in a terra firme forest of the Colombian Amazon. *Caldasia*, 26(1):111-124.
- Rstudio. 2023. Rstudio team. Consultado el 14 de febrero del 2023.
- Rowley, I. 1997. Family Cacatuidae (Cockatoos). *Handbook of the Birds of the World. Sandgrouse to coockos*. Lynx Editions, 4:246-279.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, 1:9-504.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 1:504-505.
- Sabio, M. 2017. Remoción de semillas por aves en campos pastoreados del Monte Central: su relación con la intensidad del pastoreo y la vegetación. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. Tesis de licenciatura. Consultado el 31 de agosto del 2021.
- Samuels, I., y Levey, D. 2005. Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? *Functional ecology*, 19(1):365-368.
- Sanders, C. A. 1998. Crucifixion thorn *Castela emoryi* (Gray) Moran and Felger [*Holacantha emoryi*]. Disponible en: http://www.ca.blm.gov/pdfs/cdd_pdfs/cruciff.PDF.
- Schaefer, H., McGraw, K., y Catoni, C. 2008. Birds use fruit colour as honest signal of dietary antioxidant rewards. *Functional Ecology*, 22:303-310.
- Schupp EW. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetation*, 107:15-29.
- Schupp, EW. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 1995;82(3):399-409.
- Serrano, C., y Centeno, E. 2014. Paleoambiental interpretation using fossil record: San Juan Raya Formation, Zapotitlán Basin, Puebla, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31(1):1-13.
- Serventy, D.L. 1971. *Biology of Desert Birds*. In: D.S. Farner & J.R. King (eds). *Avian Biology Vol 1*. Academic Press, pp 287-339.
- Shapiro, S.S., Wilk, M.B. 1965. An analysis of variance test for normality: complete samples. *Biometrika*, 52:591-611.
- Sick, H. 1986. *Ornitología brasileira, urna introduao*. Universidade de Brasília, Brasília, 2:827
- Snow, D.W., 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113(2):194-202.
- Suzan, H., Nabhan, G. P. y Patten, D. T. 1994. Nurse plant and floral biology of a rare night-blooming *Cereus*, *Peniocereus striatus* (Brandege) EBuxbaum. *Conservation Biology* 8: 461-470.

- Tokita M. 2003. The skull development of parrots with special reference to the emergence of a morphologically unique cranio-facial hinge. *Zoological Science*, 20:749-758.
- Thompson, J. N. y M. F. Wilson. 1978. Disturbance and the dispersal of fleshy fruits. *Science* 200:1161-1163.
- Trainer, J., y Will, T. 1984. Avian methods of feeding on *Bursera simaruba* (Burseraceae) fruits in Panama. *The Auk*, 101(1):193-195.
- Traveset A. 2002. Consecuencias de la ruptura de mutualismos planta-animal para la distribución de especies vegetales en las Islas Baleares. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75:117-126.
- Traveset, A. 1994. Influence of type of avian frugivory on the fitness of *Pistacia terebinthus* L. *Evolutionary Ecology*, 8:618-627.
- Traveset, A., Robertson, A., y Rodríguez, J. 2007. A review on the role of endozoochory in seed germination. *Seed dispersal: theory and its application in a changing World*. CAB International, 78-102.
- Urrea-Galeano, L., Andresen, E., e Ibarra-Manríquez, G. 2018. Importance of the seed-mammal interaction for *Heteroflorum* (Leguminosae), a monospecific genus endemic to Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 8(2).
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M., Villaseñor, J., y Ortega, J. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67:25-74..
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Arizmendi, M.C., y Dávila, P. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan valley, central México.
- Valiente-Banuet, A., y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse-plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79:961-971.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Nlifiez, H., Barnard, G., Vázquez, E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2(1):15-20
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, Rojas-Martínez, A., y Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal Of Tropical Ecology* 12:1-17.
- Vander Wall, S., Longland, W. 2004. Diplochory: are two seed dispersers better than one?, *19(3):0-161*.
- Walsberg, G. E. 1975. Digestive Adaptations of *Phainopepla nitens* associated with the Eating of Mistletoe Berries. *The Condor*, 77(2):169-174.
- Westcott, DA., Graham, DL. 2000. Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. *Oecologia* 122(2):249-257.
- Wiens, J.A. 1991. The ecology of desert birds. *The Ecology of desert communities*. The University of Arizona press. Tucson, AZ, 1:278-310.
- Wunderlee, JM. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 99:223-235.
- Xianwen, L., Kun, S., Ruijun, M., Hui, Z., Xue, S., Mingli, W. 2006. Fruits foraging patterns and seed dispersal effect of frugivorous birds on *Hippophae rhamnoides sinensis*, 1(3):318-322.
- Yagihashi, T., Hayashida y Miyamoto, T. 1999. Effects of bird ingestion on seed germination of two *Prunus* species with different fruit-ripening seasons. *Ecological Research*, 14:71-76.
- Zavala-Hurtado, J. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biótica*, 7(1):99-119.
- Ziswiler, V. y D.S. Farner. 1972. Digestion and the digestive system. *Avian Biology* 2:343-430.