



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Ecología de la remoción primaria de frutos del cactus globoso
Mammillaria carnea (Cactaceae),**

¿Cuál es el grupo funcional de frugívoros más importante?

Tesis para obtener el grado en:

MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Biól. Ariana Janirth Reyes Trinidad

DIRECTORES:

Dr. Juan Héctor García Chávez

M. en C. Ana Lucía Castillo Meza

ASESORES:

Dra. Dulce María Figueroa Castro

Dr. Roger Enrique Guevara Hernández



Septiembre 2024

DECLARATORIA DE TRABAJO ORIGINAL

Soy estudiante del programa de Maestría en Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, con número de matrícula 222470471. Por medio de la presente **DECLARO QUE** el documento de tesis titulado “**Ecología de la remoción primaria de frutos del cactus globoso *Mammillaria carnea* (Cactaceae), ¿Cuál es el grupo funcional de frugívoros más importante?**” que presento para obtener el grado de Maestra en Ciencias Biológicas, **es una obra original que he desarrollado en su totalidad.** No se han utilizado ideas, formulaciones, citas, ilustraciones u otra información de fuentes escritas o electrónicas sin citar correctamente su origen o autor.

Además, este trabajo no infringe derechos de propiedad intelectual ni ningún otro, conforme a la legislación vigente. Del mismo modo, la tesis no constituye plagio y no ha sido empleada en ningún otro proceso de titulación. Asumo, ante la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla y la autoridad pertinente, cualquier responsabilidad que pueda derivarse de la falta de originalidad del contenido de la tesis presentada, de acuerdo con la normativa legal vigente.

H. Puebla de Zaragoza a 30 de septiembre del 2024.



Biól. Ariana Janirth Reyes Trinidad



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

H. Puebla de Z. a 17 de septiembre de 2024

Asunto: Voto Aprobatorio

Comité Académico del Posgrado
PRESENTE

Por medio de la presente se hace constar que se revisó y aprobó la tesis titulada:

“Ecología de la remoción primaria de frutos del cactus globoso *Mammillaria carnea* (Cactaceae), ¿cuál es el grupo funcional de frugívoros más importante?”

Que presenta la estudiante **Ariana Janirth Reyes Trinidad** con número de matrícula 222470471, aspirante al grado de **Maestra en Ciencias Biológicas**, de la Línea de Generación y Aplicación del Conocimiento: **“Ecología y Aprovechamiento de Recursos Bióticos”**, notificamos que la tesis reúne los requisitos y se aprueba para su réplica oral en el examen de grado.

Por lo tanto, emitimos los **VOTOS APROBATORIOS** como miembros del **Comité de Jurado de Examen de Grado** como a continuación se indica:

Tutor Interno: Dra. Dulce María Figueroa Castro



Tutor Externo: Dr. Roger Enrique Guevara Hernández

Revisor: Dr. Wesley Francisco Dáttilo da Cruz



**Ecología de la remoción primaria de frutos del
cactus globoso *Mammillaria carnea* (Cactaceae)
¿Cuál es el grupo funcional de frugívoros más
importante?**

Ariana Janirth Reyes Trinidad

janirthreyes@gmail.com / arijani@outlook.es

Director: Dr. Juan Héctor García Chávez

Laboratorio 345 Ecología de Poblaciones

Facultad de Ciencias Biológicas

Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Codirectora: M. en C. Ana Lucía Castillo Meza

Laboratorio 345 Ecología de Poblaciones

Facultad de Ciencias Biológicas

Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Sinodal interno: Dra. Dulce María Figueroa Castro

Laboratorio 346 Interacciones Ecológicas

Facultad de Ciencias Biológicas

Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Sinodal externo: Dr. Roger Enrique Guevara Hernández

Laboratorio de Ecología y Evolución de Interacciones (LEEI)

Instituto de Ecología (INECOL)

Xalapa, Ver.

Dedicatoria

Dedicado especialmente a mi sobrino y abuelo

JESÚS (†)

CONSTANTINO (†)

*También a las mujeres
más importantes de mi vida:
abuela, madre, hermana y sobrina,
(Luminosa, Náyade, Angélica, Camila).*

Agradecimientos

Agradezco en primer lugar a Dios por el misterioso sentido de la vida. A mi mamá, Náyade Reyes por todo el amor y apoyo que me ha brindado siempre, a mi hermana, mi sobrina y mi abuelita, sin duda alguna, ellas son mi principal motor.

A mis directores de tesis, al doctor JuanGa y a la maestra Lucy por todo el apoyo que me han dado, desde que me uní a su laboratorio (2018). Gracias por sus consejos sobre la vida, la biología y la estadística, y también les agradezco por su sentido del humor y calidez humana.

Agradezco al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías - CONAHCYT por haberme otorgado la beca (CVU 1238531) para llevar a cabo mis estudios de maestría, también quiero agradecer a la Facultad de Ciencias Biológicas de la BUAP por las instalaciones que me permitieron alcanzar mis objetivos.

A mis sinodales, Dr. Roger por ayudarme con los “benditos análisis estadísticos”, por sus comentarios y observaciones para que el escrito mejorara. También a la Dra. Dulce Figueroa por los comentarios que me hizo a lo largo de estos dos años para la mejora de este trabajo. A mi tutor externo, Dr. Wesley por sus valiosas observaciones y comentarios en el escrito.

A la familia Pacheco González, por haberme recibido en su hogar cuando hice el muestreo en campo, especialmente le doy las gracias a doña Cristina, por preparar la comida.

Agradezco al Jardín Botánico Helia Bravo-Hollis, especialmente a don Chuy y a Pedro Miranda por haberme brindado todas las facilidades durante el muestreo. Así mismo, doy gracias a don Andrés Carrillo Castillo, Pablo de la Cruz Carrillo García y Félix René Pacheco Carrillo por permitirme colocar algunos experimentos dentro de sus terrenos en Zapotitlán Salinas.

A mi amiga física, Luz Aurora Solís por ayudarme a caracterizar las tonalidades de las plastilinas y apoyarme con los diagramas de cromaticidad.

Agradezco a Maximiliano Vázquez (Max hormiga) por la identificación de las hormigas.

Agradezco a mis amigos Christian, Marco, Goretti, Ricardo, Jimena, Frida, Jaime, Erick, y mis compañeritos de maestría Alejandra, Erika y Carlos. ¡Gracias por estar, leerme y escucharme en los buenos y malos momentos!

Por último, doy gracias los contribuyentes por pagar sus impuestos, que parte de ellos se destina en hacer investigación, en mi caso, la beca fue aprovechada al 200% para generar nuevo conocimiento científico en mi país.

¡MIL GRACIAS A TODOS!

“Todo ser vivo es una obra maestra,
escrita por la naturaleza
y editada por la evolución”
~Neil Tyson~

“Estamos hechos de partículas
que han existido desde que
surgió el universo.
Me gusta pensar que esos
átomos viajaron 14 mil
millones de años a través
del tiempo y el espacio para
crearnos, para que estemos
juntos y completos
el uno junto al otro”
~Leonard Hofstadter~

“Somos polvo de estrellas”
~Carl Sagan~

“Soporté vientos despiadados,
e infernales calores en
Zapotitlán Salinas”
~Shrek 2, modificado~

Índice

Resumen	11
Introducción	13
Diseño de investigación	20
Área de estudio	20
Características de <i>Mammillaria carnea</i>	21
Diseño de los experimentos	22
Remoción de frutos naturales	25
Evaluación del color rojo como estímulo para su remoción de frutos ...25	
Remoción de modelos artificiales con dos tonos de color rojo	26
Eficacia de modelos artificiales	28
Remoción de modelos artificiales	29
Análisis estadístico de los experimentos	30
Conteo de semillas en los excrementos de aves, conejos y lagartijas	30
Resultados	30
Remoción de frutos naturales	30
Evaluación del color rojo como estímulo para su remoción de frutos ...32	
Remoción de modelos artificiales con dos tonos de color rojo	36
Eficacia de modelos artificiales	38
Remoción de modelos artificiales	40
Conteo de semillas en los excrementos de aves, conejos y lagartijas	42
Discusión	44
Conclusión	51
Referencias	52
Anexo	63

Índice de figuras

Figura 1. Individuos de <i>Mammillaria carnea</i> con frutos, del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.....	22
Figura 2. Disposición de los tratamientos de exclusión para conformar un bloque experimental.....	24
Figura 3. Modelos artificiales verdes y rojos de <i>M. carnea</i>	26
Figura 4. Modelos artificiales de <i>M. carnea</i> , con dos tonalidades del color rojo.....	27
Figura 5. Modelos artificiales de <i>M. carnea</i> , con dos tonalidades de rojo representados en el diagrama de cromaticidad CIE 1931	28
Figura 6. Frutos naturales y modelos artificiales de <i>M. carnea</i>	29
Figura 7. Proporción de frutos naturales de <i>M. carnea</i> removidos por planta entre la mezquitera y la tetechera	32
Figura 8. Promedio de modelos artificiales rojos y verdes removidos por planta de <i>M. carnea</i>	34
Figura 9. Promedio de modelos artificiales removidos por planta de <i>M. carnea</i> en cada tratamiento de exclusión.....	35
Figura 10. Frecuencias de las marcas identificables y al grupo de removedor que se asume en los modelos artificiales de <i>M. carnea</i>	36
Figura 11. Proporción de modelos artificiales con dos tonos de color rojo removidos por planta de <i>M. carnea</i>	37
Figura 12. Frecuencias de las marcas identificables y al grupo de removedor que se asume en los modelos artificiales de <i>M. carnea</i>	38
Figura 13. Proporción de modelos artificiales y frutos naturales removidos por planta de <i>M. carnea</i>	39
Figura 14. Frecuencias de las marcas identificables y al grupo de removedor que se asume en los modelos artificiales de <i>M. carnea</i>	40
Figura 15. Esquema de mosaico, del número plantas de <i>M. carnea</i> que tuvieron remoción de modelos artificiales entre las diferentes exclusiones	41
Figura 16. Frecuencias de las marcas identificables y al grupo de removedor que se asume en los modelos artificiales de <i>M. carnea</i>	42
Figura 17. Marcas identificables de remoción realizadas por los diferentes grupos de frugívoros en modelos artificiales de <i>M. carnea</i>	64

Índice de cuadros

Cuadro 1. Valores de RGB de las plastilinas utilizadas. Los datos fueron tomados con un colorímetro espectral digital.	27
Cuadro 2. Tabla de devianza (χ^2) obtenida del modelo lineal generalizado mixto para la proporción de frutos naturales de <i>Mammillaria carnea</i> removidos	31
Cuadro 3. Tabla de devianza (χ^2) obtenida del modelo lineal generalizado mixto para la proporción de modelos artificiales rojos y verdes de <i>Mammillaria carnea</i> removidos.....	33
Cuadro 4. Tabla de devianza (χ^2) obtenida del modelo lineal generalizado mixto para la proporción de modelos artificiales de <i>Mammillaria carnea</i> con dos tonos de color rojo removidos	37
Cuadro 5. Tabla de devianza (χ^2) obtenida del modelo lineal generalizado mixto para la proporción de frutos naturales y artificiales de <i>Mammillaria carnea</i> removidos	39
Cuadro 6. Semillas encontradas en excretas de ave, conejo y lagartija colectadas en la mezquitera y tetechera del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.....	43
Cuadro 7. Diferencias entre las exclusiones evaluadas mediante contrastes múltiples (Tukey HSD), de los diferentes experimentos realizados en Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla...	63
Cuadro 8. Listado de especies de frugívoros observados en los videos de las cámaras trampa colocadas en la mezquitera y la tetechera del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.	65

Resumen

La extracción o remoción de frutos de la planta madre por animales es la primera etapa del proceso de dispersión zoocora de semillas. Para que la dispersión de semillas sea efectiva, es esencial atraer a los frugívoros, ya que ellos son los principales agentes de transporte de las semillas lejos de la planta madre, facilitando así la colonización de nuevos hábitats y la supervivencia de las especies vegetales. Por ejemplo, los frutos de diversas especies de cactáceas son ricos en azúcares, proteínas, carbohidratos y agua; son de una gran variedad de formas, aromas y colores. Estas características los hacen atractivos para una variedad de frugívoros, como aves, murciélagos, lagartijas, hormigas, pequeños mamíferos no voladores. Los objetivos de este estudio fueron, 1) determinar la importancia relativa de los diferentes grupos funcionales de frugívoros (vertebrados diurnos, nocturnos y hormigas) en la remoción de frutos de *Mammillaria carnea* (Cactaceae) en dos tipos de asociaciones vegetales (mezquitera y tetechera) dentro del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México; 2) evaluar el color rojo y dos de sus tonalidades en modelos de plastilina como estímulo que desencadena la remoción de frutos en dos asociaciones vegetales; 3) evaluar la eficacia de usar modelos artificiales, comparando la proporción de frutos removidos naturales y modelos de plastilina en ambas asociaciones vegetales; 4) conocer las especies vegetales y el estado de las semillas contenidas en los excrementos de aves, lagartijas y conejos en ambas asociaciones vegetales. Para ello, realicé cinco experimentos, utilizando frutos naturales, modelos artificiales, la combinación de ambos, modelos artificiales verdes y frutos rojos con dos tonalidades. Los conteos de frutos remanentes los realicé cada 12 horas, durante cuatro días en cada experimento: la proporción de frutos removidos al final del experimento fue la variable de respuesta. También identifiqué las marcas registradas en los modelos artificiales hechas por los diferentes frugívoros. Además, establecí transectos en la mezquitera y tetechera y colecté excrementos de ave, lagartija y conejo, para identificar las especies de semillas de las cuales se alimentan. Encontré que la remoción de frutos de *M. carnea*, es realizada principalmente por vertebrados diurnos (aves y lagartijas), seguida de vertebrados nocturnos (roedores y cacomixtles) y por último las hormigas. Además, existe una mayor remoción de frutos directamente de plantas que se encuentran en la mezquitera y los frugívoros tienen una mayor preferencia por frutos naturales; así como de modelos de plastilina de color rojo intenso. También encontré que el patrón de remoción de frutos

naturales es diferente al patrón de modelos artificiales. Además, aves, lagartijas y conejos, dispersan 14 especies vegetales, de las cuales cinco son cactáceas globosas. En conclusión, los vertebrados diurnos constituyen un factor clave en la remoción de frutos de *M. carnea*, promoviendo el distanciamiento de sus semillas a nuevos hábitats, dando como resultado el establecimiento exitoso de nuevos individuos. Además, este es el primer estudio enfocado en conocer con mayor precisión la importancia relativa de los diferentes grupos de frugívoros, en la remoción de frutos en cactáceas globosas.

Palabras claves: color, endozoocoria, frugivoría, modelos artificiales, tonalidad del fruto, Valle de Tehuacán-Cuicatlán

Introducción

La dispersión de semillas es un proceso dinámico que comprende una serie de etapas (incluyendo la producción de frutos, la remoción primaria, la germinación de semillas, el establecimiento de plántulas, además de la remoción secundaria y la depredación) desde que los frutos y sus semillas, son removidas de la planta madre hasta su establecimiento como plántulas (Howe y Smallwood, 1982; Dirzo y Domínguez, 1986; Wang y Smith, 2002). En este proceso, es esencial considerar los síndromes de dispersión, que son un conjunto de características morfológicas desarrolladas en los frutos durante la evolución, lo que permite facilitar la dispersión de semillas a través de vectores abióticos como agua, viento, gravedad, propulsión, así como también por vectores bióticos, como los animales (Van der Pijl, 1982).

En ecosistemas tropicales, se calcula que entre el 70 y 90% de las plantas vasculares son dispersadas por vertebrados frugívoros (Howe y Smallwood 1982; Estrada y Fleming 1986), este síndrome se conoce como zoocoria, y se consideran tres clases de transporte: la endozoocoria, cuando los animales ingieren la pulpa de los frutos y las semillas son transportadas en sus tractos digestivos (Van der Pijl, 1982; Howe y Smallwood, 1982; Bregman, 1988); la estomatocoria, donde las semillas son llevadas en la cavidad bucal o alrededor de ella; y la epizoocoria, donde las semillas se adhieren al cuerpo del animal (Van der Pijl, 1972; Howe y Smallwood, 1982; Howe y Westley, 1988, Stiles, 1992).

En las cactáceas, la endozoocoria, es el modo más común de dispersión de las semillas, y en ocasiones hay un aumento en proporción de germinación de las semillas después de pasar por el tracto digestivo (Nobel, 2002). Los frutos de las cactáceas contienen muchas semillas pequeñas (de 1 a 5mm de longitud) con testas gruesas o resistentes que se adelgazan al estar en contacto con los ácidos biliares y las enzimas, promoviendo su germinación (Bregman, 1988, Bravo-Hollis, 1978). Esto ocurre en especies de las subfamilias Opuntioideae (e.g. *Opuntia*, *Tephrocactus*), Cactoideae (e.g. *Epiphyllum*, *Hylocereus*, *Eriocereus*, *Pachycereus*, *Stenocereus*, *Carnegiea*) y Cactaceae (e.g. *Mammillaria*, *Coryphantha*, *Ferocactus*, *Hamatocactus*) (Bregman, 1988). Los frutos de los cactus contienen una pulpa funicular succulenta, y por la gran variedad de formas, aromas y colores, atraen diferentes animales frugívoros, como aves, lagartijas, hormigas, mamíferos no voladores y murciélagos (Taylor y Zappi, 2004).

Estos frugívoros juegan un papel muy importante en el transporte de las semillas, llevándolas a sitios alejados de la planta madre donde la probabilidad de germinación podría ser mayor (Howe y Smallwood, 1982; Howe, 1986; Gorchov, 1988; Howe y Westley, 1988) porque se reduce el riesgo de ser infectadas por patógenos o depredadas por granívoros, así como también se evita la competencia (Janzen, 1970).

En zonas semiáridas, los frugívoros están representados por especies de mamíferos voladores (murciélagos) y no voladores, aves, reptiles y hormigas (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yáñez, 2000). Estos grupos de animales que consumen frutos de diversas especies de cactáceas, ricos en azúcares, lípidos, proteínas, carbohidratos y agua (Bravo-Hollis, 1978; Howe y Westley, 1988). Por tanto, los frutos de las cactáceas representan un recurso importante para los frugívoros, constituyendo un factor clave en la dispersión de semillas (Howe y Smallwood, 1982).

Los removedores primarios son aquellos animales que consumen los frutos directamente de la planta y luego defecan o regurgitan las semillas en sitios que pueden o no ser adecuados para su establecimiento (Harper, 1977). Los removedores primarios diurnos en cactáceas columnares son aves y lagartijas, mientras que los nocturnos son algunas especies de murciélagos. Las hormigas también acarrear frutos y semillas hacia sus nidos, pero algunas de estas semillas quedan dispersadas en el camino, siendo también consideradas dispersores de cactáceas (Beattie, 1985; Retana et al., 2004; Leal et al., 2007). La remoción primaria de frutos de cactáceas columnares es realizada principalmente por aves (Palacios, 1999; Soriano et al., 1999; Godínez-Álvarez et al., 2002; Hernández, 2002; Cares et al., 2013; Contreras-González y Arizmendi, 2014; Gomes-Nóbrega et al., 2014a, 2017; Santos et al., 2019), seguidas por murciélagos (Godínez-Álvarez et al., 2002; Vázquez-Castillo, 2019), lagartijas (Gomes-Nóbrega et al., 2016, 2017; Koski et al., 2018), iguanas (Salinas, 2016), geckos (Lima et al., 2021), hormigas (Cares et al., 2013) y roedores (Vázquez-Castillo, 2019).

Sin embargo, en cactáceas globosas, el estudio de la remoción de frutos se ha enfocado principalmente al género *Melocactus*, en Brasil, Venezuela y Colombia (Côrtes-Figueira et al., 1994; Lisboa et al., 2007; Gomes-Nóbrega y Maciel, 2010; Brito-Kateivas y Martins, 2012; Santos-Fonseca et al., 2012; Gomes-Nóbrega et al., 2014b; Xavier y dos Reis, 2015;

Santos-Ferreira, 2016; Figueiredo, 2020; Gomes-Nóbrega et al., 2021; Lima, 2022; Casado y Soriano, 2010; Lasso y Barrientos, 2015). En ocho especies del género *Melocactus*, los frutos son removidos principalmente por 19 especies de hormigas (Lisboa et al., 2007; Casado y Soriano, 2010; Brito-Kateivas y Martins, 2012; Santos-Fonseca et al., 2012), seguido por 11 especies de lagartijas (Côrtes-Figueira et al., 1994; Lisboa et al., 2007; Casado y Soriano, 2010; Gomes-Nóbrega y Maciel, 2010; Guerrero et al., 2012; Santos-Fonseca et al., 2012; Gomes-Nóbrega et al., 2014b; Xavier y dos Reis, 2015; Santos-Ferreira, 2016; Xavier y dos Reis, 2017; Figueiredo, 2020; Gomes-Nóbrega et al., 2021; Lima, 2022), cuatro especies de aves (Lisboa et al., 2007; Casado y Soriano, 2010; Figueiredo, 2020) y, por último, iguanas (Lasso y Barrientos, 2015) y mamíferos (zorro) con una especie cada una (Figueiredo, 2020).

En cuanto al cactus globoso, *Sclerocactus brevihamatus*, la remoción de frutos es realizada por dos especies de hormigas (Motley y Amos, 2018). En Venezuela, se ha reportado que la remoción de frutos de *Mammillaria mammillaris* es llevada a cabo por cuatro especies de aves y dos especies de lagartijas (Romero, 2012). Así mismo, en Santiago Quiotepec, Oaxaca, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se ha observado a la lagartija *Sceloporus gadoviae* remover los frutos de *M. huitzilopochtli* (Ernesto Tlahuice-Méndez, com. pers.).

La remoción de frutos en cactáceas globosas se ha concentrado en identificar las especies de frugívoros o los grupos de dispersores potenciales que consumen los frutos (Casado y Soriano, 2010; Romero, 2012; Figueiredo, 2020; Gomes-Nóbrega et al., 2021; Lima, 2022). Aunque conocer las especies que consumen los frutos es importante, este enfoque no proporciona la importancia relativa de cada especie, ya que la información se basa en observaciones ocasionales, incluso utilizando cámaras trampa. Actualmente no existe información que haya evaluado la importancia relativa de la remoción de frutos realizada por diferentes grupos funcionales (vertebrados diurnos, vertebrados nocturnos y hormigas diurnas y nocturnas).

Una especie puede desempeñar múltiples funciones (Hervías-Parejo et al., 2023); en este sentido, los grupos de frugívoros pueden actuar como dispersores de semillas, como consumidores solo de la pulpa de los frutos o como depredadores de semillas (Simmons et al., 2018). Por ejemplo, las aves frugívoras, mayoritariamente diurnas pueden dejar intactas

las semillas tras su paso por el tracto digestivo, aunque algunas especies pueden destruirlas, con su pico o con su molleja al triturar los alimentos; los roedores, mayoritariamente nocturnos, pueden destruir las semillas debido a su hábito de masticarlas; las hormigas, tanto diurnas como nocturnas, se consideran depredadoras o también pueden ser dispersoras de semillas (Retana et al., 2004) porque son muy eficientes en su búsqueda, transportándolas al interior del nido, y en ocasiones algunas semillas son abandonadas en el camino (García-Chávez et al., 2010; Luna et al., 2018). Bajo este escenario es fundamental evaluar la importancia relativa de los grupos funcionales, ya que el impacto del tratamiento que cada grupo de frugívoros proporciona a las semillas puede variar significativamente. Empleando un enfoque funcional y el periodo de actividad he clasificado los diferentes frugívoros en: vertebrados diurnos (aves, lagartijas, conejos), vertebrados nocturnos (roedores, conejos, cacomixtles, zorrillos) e invertebrados (hormigas).

Por otra parte, los frugívoros perciben los rasgos distintivos de los frutos, donde el aroma, el color, el tamaño son probablemente las primeras señales atractivas para los animales (Herrera, 2002). Esto permite deducir, que las plantas señalan con volátiles y variaciones del color el estado de madurez de sus frutos (Schaefer et al., 2008; 2011; Rodríguez et al., 2013; Pérez-Orozco y Sosa, 2022). Los frutos maduros removidos por vertebrados se caracterizan por olores distintivos (variación en la cantidad de volátiles emitidos), coloración conspicua o una combinación de ambos (Herrera, 2002). Los frutos consumidos por aves tienden a ser de tonalidades que contrastan con la vegetación y son de pigmentación muy brillante, como rojo, azul, amarillo, negro o anaranjado (Janson, 1983; Herrera, 2002).

En las cactáceas, los frutos pueden ser de color amarillo (*Ferocactus robustus*), anaranjado (*Pachycereus pringlei*), rojo (*Opuntia pilifera*) o púrpura (*Myrtillocactus geometrizans*), (Bravo-Hollis, 1978). Las aves consumen más frutos de *Stenocereus griseus* cuyo color, tanto de la pulpa como del pericarpio es rojo, en comparación con frutos con pericarpio verde y pulpa blanca (Rengifo, 1997; Soriano et al., 1999), o se sienten atraídas por el color violeta brillante de la pulpa expuesta de *Pilosocereus* spp. (Bregman, 1988). Estas características sugieren que las aves frugívoras son atraídas por el color de los frutos, consumiéndolos y dispersando las semillas en sus deyecciones (Bravo-Hollis, 1978). Por el contrario, los frutos maduros verdes son menos vistosos y tienden a estar asociados con su consumo por

mamíferos (Van der Pijl, 1982; Janson, 1983, Herrera, 2002). Por ejemplo, los murciélagos muestran mayor preferencia por frutos de *Stenocereus repandus*, de color verde en el exterior y pulpa blanca (Rengifo et al., 2007).

Además, los frutos de diferentes especies de cactáceas pueden presentar variaciones en la tonalidad del color en la pulpa de los frutos. Esto se ha reportado para los géneros *Opuntia*, *Lemaireocereus* (Juan Héctor García Chávez, com. pers.), *Stenocereus* e *Hylocereus* (Corzo-Rios et al., 2016). Específicamente, en cactáceas globosas del género *Melocactus*, *Sclerocactus* y *Mammillaria*, los frutos pueden variar desde el color rosa al rojo en el exocarpo (Côrtes-Figueira et al., 1994; Romero, 2012; Motley y Amos, 2018; Gomes-Nóbrega et al., 2021), además, observaciones de campo han permitido apreciar la variedad de tonalidades que presentan los frutos de *Mammillaria carnea* en el exocarpo, que van desde el color rosa hasta el rojo intenso. Los estudios revisados hasta el momento no han abordado las implicaciones de la tonalidad del color en la elección de los frutos. Sin embargo, se sabe que las aves pueden distinguir muchas tonalidades diferentes dentro de cada color (Pérez-Rodríguez, 2009).

Responder preguntas de investigación con un enfoque experimental sobre el efecto del color y la tonalidad como un estímulo que desencadena la remoción de los frutos naturales es muy complicado. Una forma de evaluar esto de manera indirecta es a través de modelos artificiales de colores o tonalidades particulares, usando materiales sintéticos como la plastilina, que han sido empleados frecuentemente para responder preguntas sobre la preferencia del color por parte de los frugívoros. Estudios realizados en bosques tropicales en Brasil, han reportado una mayor remoción de modelos de color rojo, azul y negro, en comparación con los de color verde y blanco (Alves-Costa y Lopes, 2001; Galetti et al., 2003; Cazetta et al., 2009; Gallon y Bispo., 2013; Galetti et al., 2016). Además, se utilizaron modelos de plastilina para simular frutos del cactus globoso *Melocactus violaceus*, para evaluar la preferencia de la lagartija *Tropidurus torquatus* sobre el color (Vasconcellos-Neto et al., 2000), la lagartija remueve más frutos de color rosa y blanco, sin presentar remoción de frutos de color azul.

Una de las ventajas de usar modelos artificiales de frutos de plastilina es el registro de marcas identificables que dejan las aves (los picos), los artrópodos (las mandíbulas) y los mamíferos (los dientes) al momento de manipularlos (Alves-Costa y Lopes, 2001; Gallon y Bispo.,

2013; Low et al., 2014; Dáttilo et al., 2016; Gagetti et al., 2016; Bateman et al., 2017), lo que permite identificar adecuadamente el grupo de animales al que pertenecen. A pesar de su uso generalizado, los trabajos que han usado frutos artificiales de plastilina no han comparado el porcentaje de remoción entre los frutos naturales y modelos artificiales de frutos, lo cual es importante porque nos permite conocer si existe alguna diferencia en la remoción por parte de los grupos de frugívoros, además de obtener información sobre la utilidad de los modelos artificiales.

Por otra parte, dentro del Valle de Zapotitlán, Puebla se han descrito tres principales asociaciones vegetales. La “tetechera” es una comunidad dominada por el cactus columnar *Cephalocereus tetetzo* (tetecho), la “sotolinera” abunda *Beaucarnea gracilis* (sotolin) y la “mezquitera” predomina *Neltuma leavigata* (mezquite). Además, en las diferentes asociaciones se han documentado diferencias en distintos procesos ecológicos. Por ejemplo, García-Chávez et al. (2010) reportaron mayor depredación de semillas por hormigas en la tetechera en comparación con la mezquitera y sotolinera. Mientras que, Ríos-Casanova et al. (2012) encontraron una menor depredación de semillas en campo de cultivo abandonado de la zona, el cual se caracteriza por tener una menor cobertura vegetal en comparación con zonas de vegetación abundante. Esto ocurre así en parte, porque la estructura de la vegetación influye en la abundancia y diversidad de hormigas (Guzmán-Mendoza et al., 2010), por ejemplo, hay una mayor depredación de semillas cuando hay una mayor diversidad de hormigas y una menor diversidad y cobertura vegetal. Además, se reporta una mayor abundancia de aves cuando existe una alta cobertura vegetal, sin importar la riqueza de especies (Arizmendi et al., 2008). Así mismo, la diversidad y composición de especies de lagartijas, frecuentemente se asocian con la estructura de la vegetación (Peña-Joya et al., 2018). Específicamente en Zapotitlán Salinas, se ha reportado una mayor diversidad y densidad de herpetofauna en sitios que presentan mayor cobertura vegetal, ya que hay una mayor disponibilidad de recursos (Mata-Silva, 2003). De igual forma, se ha registrado una mayor diversidad de roedores cuando existe una alta cobertura vegetal y de hábitats (Córdoba, 2018), sin embargo, puede ocurrir lo contrario, es decir, la diversidad de roedores puede aumentar cuando hay una baja cobertura vegetal (Córdoba, 2018). Bajo este panorama, espero encontrar diferencias en la remoción de frutos, específicamente que la remoción sea

mayor en la mezquitera, ya que existe mayor abundancia de plantas, mayor cobertura vegetal y más diversidad de dispersores.

La importancia de realizar estudios de remoción de frutos con las cactáceas globosas radica, en que su forma de vida, tamaño, distribución espacial y abundancia pueden mostrar patrones distintos a los que se reportan para cactáceas columnares, en las que se ha generado mucha información al respecto. Por ejemplo, las cactáceas globosas de tamaño pequeño producen frutos disponibles para frugívoros que no son capaces de trepar a la parte superior de cactáceas de mayor tamaño y que realizan sus actividades directamente sobre el suelo o en los estratos inferiores de la vegetación.

De igual forma, es importante enfatizar que por el tamaño pequeño que tienen los frutos de los cactus globosos, el porcentaje de remoción puede evaluarse de forma relativamente precisa, pues tanto las plantas como los frutos son unidades discretas fácilmente cuantificables como frutos enteros. Por el contrario, en varias especies de cactus columnares, los frutos son dehiscentes, y en cada visita a la planta consumen una proporción de todo el fruto (Soriano et al., 1999; Godínez-Álvarez et al., 2002; Hernández, 2002; Naranjo et al., 2003; Cares et al., 2013; Contreras-González y Arizmendi, 2014; Gomes-Nóbrega et al., 2014a, 2016, 2017; Salinas, 2016; Koski et al., 2018; Santos et al., 2019; Vázquez-Castillo, 2019; Lima et al., 2021), por tanto, la estimación de la remoción de cada frugívoro es prácticamente imposible.

Así mismo, por las características del tamaño de las cactáceas globosas es posible cuantificar la remoción de frutos en plantas individuales, y conocer con mayor precisión la importancia relativa de los diferentes grupos de frugívoros mediante experimentos de exclusiones colocadas en campo. Este enfoque es novedoso, ya que a la fecha no se ha evaluado la importancia relativa de distintos grupos dispersores (vertebrados diurnos, vertebrados nocturnos y hormigas), pues toda la información se obtiene de estudios descriptivos de observaciones directas o con ayuda de cámaras trampa colocadas en las inmediaciones de las plantas (Côrtes-Figueira et al., 1994; Lisboa et al., 2007; Casado y Soriano, 2010; Gomes-Nóbrega y Maciel, 2010; Brito-Kateivas y Martins, 2012; Santos-Fonseca et al., 2012; Gomes-Nóbrega et al., 2014b; Lasso y Barrientos, 2015; Xavier y dos Reis, 2015; Santos-Ferreira, 2016; Figueiredo, 2020; Gomes-Nóbrega et al., 2021; Lima, 2022).

Con base en lo anterior, el objetivo principal de este estudio fue determinar la importancia relativa de los diferentes grupos funcionales (vertebrados diurnos, vertebrados nocturnos e invertebrados) en la remoción de frutos de *Mammillaria carnea*, y si el color rojo y sus tonalidades son el estímulo para su remoción en dos asociaciones vegetales. Teniendo como objetivos particulares: 1) Determinar la importancia relativa de los diferentes grupos funcionales y su función como posibles dispersores y depredadores de semillas en dos asociaciones vegetales; 2) Evaluar el color rojo y dos de sus tonalidades en modelos de plastilina como estímulo que desencadena la remoción de frutos en dos asociaciones vegetales; 3) Evaluar la eficacia de usar modelos artificiales, comparando la proporción de frutos removidos naturales y modelos de plastilina en ambas asociaciones vegetales; 4) Conocer las especies vegetales y el estado de las semillas contenidas en los excrementos de aves, lagartijas y conejos en ambas asociaciones vegetales.

De acuerdo a las características de los frutos de *M. carnea* (oblongos indehiscentes, pequeños, de color rojo) mi predicción es que los vertebrados diurnos tienen preferencia por frutos con características conspicuas, por lo que se espera, sean más importantes que las hormigas y vertebrados nocturnos, ya que estos últimos, buscan los recursos por medio del olfato. Además, espero que la remoción de frutos sea mayor en la mezquitera en comparación con la tetechera debido a que cuenta con mayor diversidad florística, mayor densidad de cobertura vegetal la cual influye positivamente en la diversidad y abundancia de las aves, hormigas, lagartijas y roedores y también porque las poblaciones de *Mammillaria carnea* son abundantes (Mandujano et al., 2002; Bernal-Ramírez et al., 2019).

Diseño de investigación

Área de estudio

El valle de Zapotitlán Salinas se encuentra enmarcado en la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán, ubicado en los límites de los estados de Puebla y Oaxaca, en los paralelos 18°20' latitud Norte y 97°28' longitud Oeste a una altitud media de 1407 m. La precipitación media anual registrada para Zapotitlán Salinas es de 390.4 mm y la temperatura promedio de 20.75 °C (Valiente-Banuet, 1991). La estacionalidad en el Valle de Zapotitlán se caracteriza por una época lluviosa de junio a septiembre con niveles altos de predictibilidad (Valiente-

Banuet, 1991). Las características del clima están dadas por la sombra orográfica ocasionada por la Sierra Negra y la Sierra de Zongolica, ambas pertenecientes a la Sierra Madre del Sur (Lugo y Córdoba, 1992). Rzedowski (1978) clasifica a la vegetación de la zona como matorral xerófilo, y Zavala (1982) reconoce, entre otras, tres unidades fisionómicas de vegetación: Matorral espinoso, Cardonal, e Izotal.

En la presente investigación trabajé en dos asociaciones vegetales: a) cardonal o tetechera y b) matorral espinoso o mezquitera. La tetechera, de acuerdo con Zavala (1982) es dominante *Cephalocereus tetetzo*, se localiza en terrenos de ladera con rocas lutitas entre 1600 y 1800 m de altitud. En esta asociación el estrato arbustivo, con algunos elementos arbóreos, corresponde a un matorral xerófilo con hasta 8 m de altura, en donde las especies dominantes o co-dominantes son: *Mimosa luisana* (Leguminosae), *Agave karwinskii*, *A. marmorata* (Asparagaceae), *Bursera aloexylon* (Burseraceae), *Ceiba parvifolia* (Malvaceae), *Acacia coulteri*, *Calliandra eriophylla*, *Caesalpinia melanadenia* (Fabaceae), *Cordia curassavica* (Boraginaceae), *Fouquieria formosa* (Fouquieriaceae), *Ipomoea arborescens* (Convolvulaceae), *Castela tortuosa* (Simaroubaceae), *Ruellia hirsutoglandulosa* y *Siphonoglossa ramosa* (Acanthaceae), además de algunas cactáceas como *Myrtillocactus geometrizans*, *Pachycereus hollianus*, *Mammillaria haageana*, *M. sphacelata* y *Coryphantha pallida*. En la mezquitera, predomina el estrato arbóreo (2-5 m de altura) sobre el arbustivo, dominado por *Neltuma laevigata* (mezquite; Fabaceae) que se localiza en suelos aluviales más profundos (1500 msnm) ubicados en las porciones más bajas del Valle de Zapotitlán. En la vegetación pueden observarse, frecuentemente, tres especies de cactáceas columnares: *Myrtillocactus geometrizans*, *Lemaireocereus hollianus* y *Stenocereus pruinosus* mezclándose con un estrato arbustivo en el que están presentes *Celtis pallida* (Cannabaceae), *Castela tortuosa* (Simaroubaceae), *Maytenus phyllanthoides* (Celastraceae), *Caesalpinia melanadenia*, *Parkinsonia praecox* (Fabaceae) y *Vallesia glabra* (Apocynaceae) (Valiente-Banuet et al., 2000). De las dos asociaciones, la mezquitera tiene la cobertura vegetal más densa.

Características de *Mammillaria carnea*

Mammillaria carnea Zucc. ex Pfeiff es una cactácea globosa, solitaria o agrupada, de unos 10 o 12 cm de ancho y hasta unos 20 cm de alto (Figura 1). Los tubérculos tienen un ángulo

pronunciado y las axilas suelen ser lanosas (Bravo-Hollis, 1978; Arias et al., 1997; Pilbeam, 1999). Los frutos son bayas oblongas de color rojo, de longitud y ancho promedio (\pm DE) de 1.85 (\pm 0.30) y de 0.62cm (\pm 0.10, n = 50) respectivamente. El número promedio de semillas por fruto en la mezquitera es de 149.22 (\pm 44.68, n = 20), mientras que en la tetechera es de 141.65 (\pm 50.57, n = 20), (Ana Lucía Castillo Meza, datos no publicados). Las semillas son color marrón, y la longitud y el ancho promedio es de 0.81 (\pm 0.070) y de 0.51 mm (\pm 0.039, n = 50) respectivamente. El periodo de fructificación a lo largo de su área de distribución es de marzo a mayo (Bravo-Hollis, 1978; Arias et al., 1997; Pilbeam, 1999). Sin embargo, en el valle de Zapotitlán, el periodo de fructificación presenta mucha variación interanual, lo cual hace difícil predecir en qué momento del año es posible encontrar plantas de *M. carnea* fructificando, pues se han encontrado individuos con frutos en febrero, abril, julio y octubre (Ana Lucía Castillo Meza, com. pers.).



Figura 1. Individuos de *Mammillaria carnea* con frutos, del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Diseño de los experimentos

El trabajo en campo lo realicé durante 45 días, entre los meses de abril y mayo de 2023, dentro del periodo de fructificación de *M. carnea* (Bravo-Hollis, 1978; Arias et al., 1997; Pilbeam, 1999). El diseño experimental incluyó dos asociaciones vegetales, la tetechera y la mezquitera. En cada una de las asociaciones seleccioné seis cuadros de 20 m por lado y en cada uno de ellos elegí cinco individuos de plantas de *M. carnea*. Todas las plantas las seleccioné de un solo módulo, de hasta 15 cm de alto y sin frutos. Cada planta la asigné

aleatoriamente a un tratamiento distinto (Figura 2). Es decir, el cuadro representa un bloque de tratamientos en los que la unidad experimental (UE) es la planta. Dentro del bloque, la distancia mínima entre las cactáceas fue de un metro y máxima de cuatro metros, y entre cada bloque experimental hubo una distancia mínima de 50 m y máxima de 80 m aproximadamente. Dependiendo del experimento, en cada planta experimental coloqué seis frutos naturales o diez modelos artificiales a través de los cuales evalué la remoción de frutos cuando excluí frugívoros con diferente periodo de actividad.

En cada bloque experimental analicé los siguientes tratamientos. Exclusión solo de vertebrados diurnos (aves, lagartijas y conejos principalmente), exclusión solo de vertebrados nocturnos (roedores, conejos, cacomixtles y zorrillos), exclusión solo de hormigas, exclusión tanto de vertebrados diurnos, vertebrados nocturnos y hormigas (todos excluidos), y ninguno excluido como control, es decir cuando todos los potenciales frugívoros tuvieron acceso a los frutos colocados en las plantas.

La exclusión de vertebrados la realicé cubriendo las plantas con jaulas de malla metálica (17 × 17 × 18 cm de largo, ancho y altura respectivamente y con tamaño de luz de 0.3cm). Las jaulas las coloqué sobre las plantas solo durante el día (6:00 h a 18:00 h) o solo durante la noche (18:00 h a 6:00 h del día siguiente) para excluir vertebrados diurnos y nocturnos, respectivamente (Figura 2). En cada unidad experimental revisé y conté los frutos remanentes cada 12 h (a las 06:00 y 18:00 h), durante cuatro días continuos (96 h).

Para excluir a las hormigas y permitir el acceso a los frutos de todos los vertebrados (diurnos y nocturnos), coloqué una banda de aluminio de 10 cm de altura y parcialmente enterrada alrededor de cada planta de *M. carnea* asignada a este tratamiento. Para esto seguí el protocolo realizado por García-Chávez et al. (2010).

Para excluir a todos los potenciales frugívoros utilicé las jaulas de malla metálica rodeadas con la banda de aluminio (con tamaño de luz de 0.3cm), (García-Chávez et al., 2010). Tanto la exclusión de hormigas, la exclusión de todos los potenciales frugívoros y el tratamiento control fueron tratamientos continuos durante los cuatro días de duración de cada experimento (Figura 1).

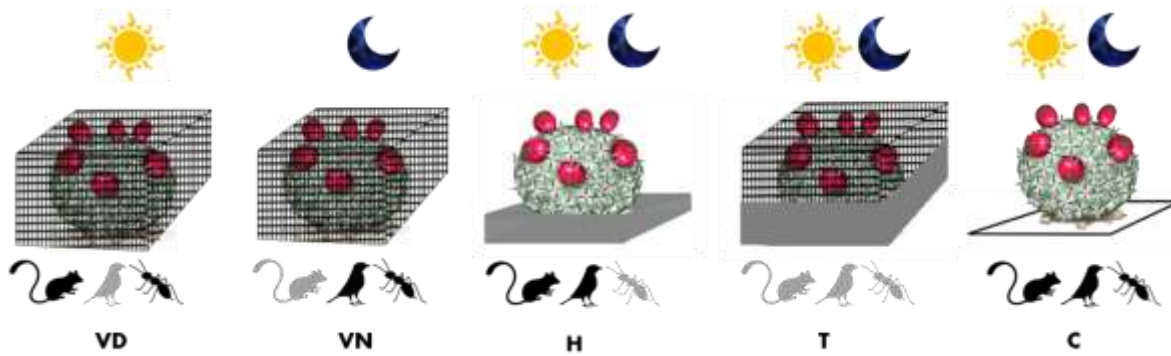


Figura 2. Disposición de los tratamientos de exclusión para conformar un bloque experimental. Se muestran cactáceas cubiertas por jaulas metálicas ya sea durante el día (VD) o durante la noche (VN). La exclusión de hormigas (H) mediante la banda de aluminio y la exclusión de todos los frugívoros (T) usando la malla metálica y la banda de aluminio. Además, el tratamiento control (C) expuesto a todos los frugívoros. Los frugívoros diurnos están representados por la silueta de un ave, los frugívoros nocturnos representados por la silueta de un roedor y las hormigas por la silueta de ellas mismas. Las siluetas en color negro indican el grupo de animales que potencialmente remueve los frutos en cada tratamiento, mientras que las siluetas en gris representan a aquellos grupos excluidos por el tratamiento.

Adicionalmente, alrededor de cada planta coloqué una capa de suelo cernido tomado de las inmediaciones del sitio para registrar las huellas impresas por los vertebrados que podrían estar asociados a la remoción de los frutos (García-Chávez et al., 2010). Las huellas encontradas las fotografié para la identificación del grupo al que pertenecen (ave, reptil, mamífero u otro), en el caso de los mamíferos, utilicé un manual de identificación de huellas (Aranda-Sánchez, 2012). También, en todos los experimentos, coloqué una cámara trampa (Browning Ops Elite 20) en modo video, dirigida a una UE de cada bloque en ambas asociaciones vegetales, durante todo momento que estaban activas las exclusiones (96 horas), con el propósito de registrar todas las especies de animales que removieron los frutos de *M. carnea*.

La estructura de los experimentos (a menos que se especifique algo distinto), corresponde a un diseño de efectos mixtos, donde los tratamientos de exclusión y la asociación vegetal son los factores fijos y el bloque es el factor aleatorio. La variable de respuesta es la proporción de frutos removidos por planta al final de cada experimento. El diseño experimental y correspondiente análisis estadístico que consideran los bloques me permitió controlar todas aquellas variables no experimentales que podrían variar espacialmente en el sitio de estudio

bajo el supuesto de que las plantas de un bloque se encuentran bajo las mismas condiciones micro climáticas.

Remoción de frutos naturales

Realicé este experimento para determinar la importancia relativa de la remoción de frutos de *M. carnea* por los vertebrados diurnos, nocturnos y hormigas en la mezquitera y la tetechera. Debido que en el momento de realizar el trabajo en campo no fue posible encontrar suficientes plantas con los frutos necesarios para los experimentos, lo primero que hice fue una colecta de frutos maduros de diferentes plantas de ambas asociaciones vegetales. Los frutos más expuestos, los retiré directamente con las manos limpias; los frutos de difícil extracción, los tomé cuidadosamente con pinzas; posteriormente, los deposité dentro de recipientes de vidrio para transportarlos en un recipiente aislado térmicamente con hielo y evitar su deshidratación. Posteriormente los resguardé en un refrigerador a 4° C hasta el siguiente día cuando los utilicé para los experimentos.

En un bloque, seleccioné cinco individuos de *M. carnea* y en cada uno de ellos, coloqué 6 frutos naturales (previamente colectados). En cada cactácea, apliqué uno de los tratamientos de exclusión (vertebrados diurnos, vertebrados nocturnos, hormigas, exclusión de todos y control). Por otra parte, independientemente de los bloques, colecté individuos de hormigas que en ese momento se encontraban removiendo frutos de *M. carnea* en la mezquitera. Las hormigas las coloqué en tubos eppendorf con alcohol al 70%, para su posterior identificación.

Evaluación del color rojo como estímulo para su remoción de frutos

Realicé este experimento para evaluar si el color rojo es el estímulo que desencadena la remoción de los frutos por parte de los frugívoros. En un bloque, elegí 10 individuos de *M. carnea*; a cinco plantas les coloqué 10 modelos artificiales rojos de plastilina (Vinci) a cada una, y a las cinco plantas restantes les coloqué 10 modelos artificiales verdes de plastilina (Vinci) (Figura 3).

El diseño experimental constó de seis bloques en cada una de las dos asociaciones vegetales, de tal manera que se tuvo un arreglo de cinco UE × dos asociaciones vegetales × dos colores × seis bloques = 120 UE. Lo factores fijos fueron los tratamientos de exclusión, la asociación vegetal y el color (rojo y verde), y el factor aleatorio fue el bloque.

Debido a la falta de variación que había en la proporción de modelos artificiales removidos de color verde en la tetechera, realicé un modelo lineal generalizado con distribución de error normal, utilizando el número de modelos artificiales removidos. Eliminé del análisis estadístico los tratamientos de exclusión de todos y vertebrados nocturnos, porque no hubo remoción de los modelos en estas exclusiones.



Figura 3. Modelos artificiales verdes (izquierda) y modelos artificiales rojos (derecha) de *M. carnea* colocados en las UE en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Remoción de modelos artificiales con dos tonos de color rojo

Para evaluar si la tonalidad del color rojo de los modelos artificiales influye para su remoción por parte de los frugívoros, en un bloque, seleccioné dos individuos de *M. carnea*. A una planta, le coloqué 10 modelos artificiales de tono rojo menos intenso de plastilina (Vinci) y en otra planta puse 10 modelos artificiales de tono rojo intenso de plastilina (Smarty colors), durante todo momento, los frugívoros tuvieron acceso a los frutos (Figura 4).

El diseño experimental constó de diez bloques, en cada una de las dos asociaciones vegetales descritas anteriormente, de tal manera que se tuvo un arreglo de dos UE \times diez bloques \times dos asociaciones vegetales = 40 UE. Los factores fijos fueron la tonalidad del fruto (más o menos intenso) y la asociación vegetal con dos niveles y el bloque es el factor aleatorio.



Figura 4. Modelos artificiales de *M. carnea*, colocados en las UE en Zapotitlán Salinas, Puebla. A la izquierda se muestran modelos artificiales de plastilina Vinci y a la derecha modelos artificiales de plastilina Smarty colors.

La caracterización de las dos tonalidades del color rojo las obtuve utilizando un colorímetro espectral digital (BLUE-RGB1002) con geometría de medición de iluminación circular: 45°/0° y rangos de medición RGB: 0 a 1023 para R, G y B y rango espectral: de 400 nm a 700 nm. Tomé tres lecturas de cada marca de plastilina, los valores obtenidos en RGB los promedié. Luego usé un convertidor de internet (<https://www.easyrgb.com/en/convert.php>) para pasar de RGB a coordenadas CIE 1931 (Cuadro 1, Figura 5). La tonalidad de la plastilina Smarty colors es más intensa que de la plastilina Vinci.

Cuadro 1. Valores de RGB de las plastilinas utilizadas. Los datos fueron tomados con un colorímetro espectral digital, utilizando fondo negro.

Plastilinas	R	G	B
Plastilina roja Vinci	65.557	22.683	21.436
Plastilina roja Smarty colors	54.090	14.706	13.460
Control*	16.700	16.202	15.953

* Blanco sobre dióxido de titanio

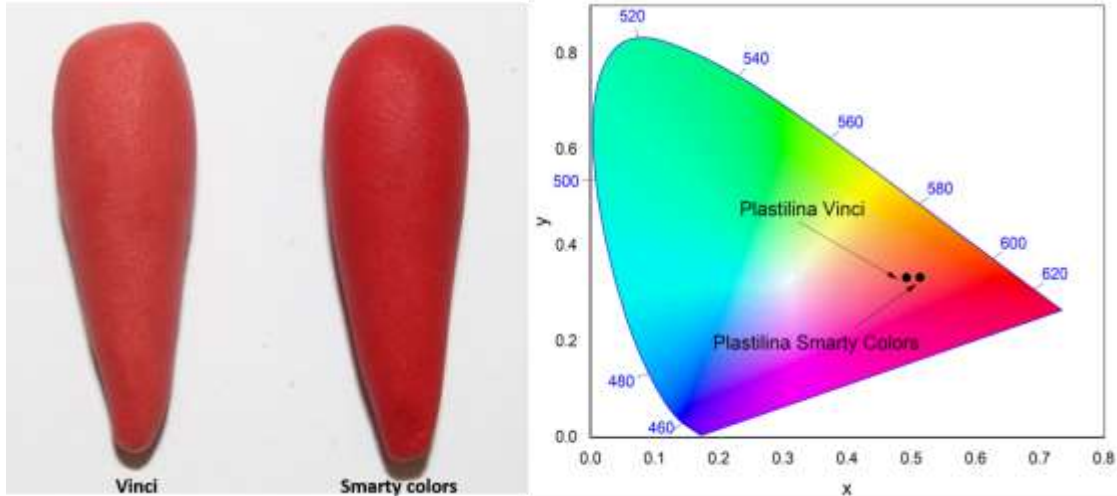


Figura 5. Modelos artificiales de *M. carnea*, a la izquierda se muestran los modelos artificiales realizados con las diferentes marcas de plastilina. A la derecha se muestra un diagrama de cromaticidad CIE 1931, representando las dos tonalidades de las plastilinas.

Eficacia de modelos artificiales

Este experimento lo hice para conocer y comparar la remoción de los modelos artificiales respecto a los naturales. En un sitio, seleccioné dos individuos de *M. carnea*. En una planta coloqué 10 frutos naturales y en otra planta 10 modelos artificiales de plastilina (Vinci); durante todo momento, los animales tuvieron acceso a los frutos (Figura 6).

El diseño experimental constó de diez bloques, en cada una de las dos asociaciones vegetales descritas anteriormente, de tal manera que se tuvo un arreglo de dos UE \times diez bloques \times dos asociaciones vegetales = 40 UE. Los efectos fijos fueron el tipo de fruto (naturales y artificiales) y la asociación vegetal con dos niveles y el bloque es el factor aleatorio.



Figura 6. Frutos naturales de *M. carnea* (izquierda) y modelos artificiales de plastilina Vinci (derecha), colocados en las UE en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Remoción de modelos artificiales

Este experimento lo hice para evaluar la remoción de modelos artificiales de frutos. En un bloque, seleccioné cinco individuos de *M. carnea* y en cada uno de ellos, coloqué 10 modelos artificiales hechos con plastilina de la marca Vinci de color rojo. A cada cactácea, coloqué uno de los tratamientos de exclusión (vertebrados diurnos, vertebrados nocturnos, hormigas, exclusión de todos los grupos y control).

El diseño experimental constó de seis bloques, en cada una de las dos asociaciones vegetales, de tal manera que se tuvo un arreglo de cinco tratamientos de exclusión \times dos asociaciones vegetales \times seis bloques = 60 UE en total con modelos artificiales.

Los modelos artificiales removidos y recuperados durante la toma de datos, los colecté en recipientes de plástico para identificar el removedor (ave, reptil, mamífero), por medio de las características de las marcas dejadas en los modelos artificiales, para ello usé de referencia el trabajo de Low et al., (2014). Sin embargo, los modelos de plastilina restantes, los dejé 10 días más, con el fin de obtener más marcas identificables en los modelos. Con esto representé las frecuencias de las marcas de los diferentes grupos de removedores entre la tetechera y la mezquitera.

Análisis estadístico de los experimentos

Para el análisis de los datos, apliqué un modelo lineal generalizado mixto con una distribución de error binomial con liga *logit* (Crawley, 2012). Los análisis estadísticos los realicé utilizando la plataforma R v4.3.2. (R Core Team, 2023), en combinación con el paquete “lme4”, para la realización de los modelos mixtos lineales generalizados (Bates et al., 2014). En el modelo lineal generalizado con distribución Gaussiana, utilicé el paquete “gmodels” (Warnes et al., 2018). Las diferencias entre tratamientos los evalué posteriormente mediante contrastes o comparaciones múltiples (método Tukey HSD), (Zar, 2010), utilizando el paquete “multcomp” (Hothorn et al., 2008).

Para poner a prueba la hipótesis nula de que las frecuencias de marcas encontradas en los modelos artificiales son independientes de la asociación vegetal, el análisis correspondió a una tabla de contingencia con distribución de χ^2 .

Conteo de semillas en los excrementos de aves, conejos y lagartijas

Con el fin de conocer qué especies vegetales (semillas) dispersan las aves, los conejos y lagartijas en cada asociación vegetal y conocer el estado de las semillas (semillas rotas o semillas intactas) al pasar por el tracto digestivo de estos tres grupos, colecté sus excrementos para examinarlos y registrar las semillas contenidas en ellos. Para ello, establecí 10 transectos de 30 m de largo \times 2 m de ancho en cada asociación vegetal con una distancia mínima entre ellos de 50 m y máxima de 80 m y a una distancia de 10 m entre los bloques. Dentro de cada transecto, hice una búsqueda intensiva de los excrementos de aves, lagartijas y conejos. Cada uno de estos los coloqué en bolsas de papel. Posteriormente, los trasladé al laboratorio de Ecología de Poblaciones de la Facultad de Ciencias Biológicas de la BUAP para su posterior disgregación y búsqueda de semillas con el microscopio estereoscópico (Swift Stereo Eighty). Las semillas enteras las identifiqué a nivel de especie con la ayuda de la colección de referencia de semillas de cactáceas de este laboratorio.

Resultados

Remoción de frutos naturales

De un total de 60 cactáceas de *Mammillaria carnea* (seis en cada tratamiento y asociación vegetal), se tuvo remoción de frutos en 39 de ellas (65%), 20 de las cuales (33.35%)

corresponden a la mezquitera y 19 son de la tetechera (31.66%). Encontré remoción en 12 plantas del tratamiento de exclusión control (20%), siete (11.66%) del tratamiento de exclusión hormigas, una planta (1.66%) del tratamiento de exclusión todos, seis (10%) del tratamiento de exclusión vertebrados diurnos y 12 (20%) del tratamiento de exclusión vertebrados nocturnos.

La proporción de frutos removidos por planta entre la tetechera y la mezquitera no es diferente ($P = 0.325$; Cuadro 2). Sin embargo, los tratamientos de exclusión y la interacción de la exclusión con la asociación vegetal tuvieron efectos significativos en la proporción de frutos removidos por planta (Cuadro 2). La exclusión explicó 55.81% de la variación y la interacción entre la asociación vegetal \times exclusión explicó el 3.37 %.

Cuadro 2. Tabla de devianza (χ^2) obtenida del modelo lineal generalizado mixto para la proporción de frutos naturales de *Mammillaria carnea* removidos en Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Término	gl	χ^2	<i>P</i>	%
Asociación	1	0.9687	0.325	
Exclusión	4	245.14	0.0001	55.81
Asociación \times exclusión	4	14.82	0.00508	3.37
Error	49	178.2913		
Total	58	439.22		

Con base en el análisis de contrastes, encontré que la proporción de frutos removidos en los tratamientos control (0.779 ± 0.037 ; media y error estándar respectivamente) y de exclusión de vertebrados nocturnos (0.716 ± 0.036), se removieron significativamente más frutos por planta que en los otros tres tratamientos (Cuadro 7a). No obstante, en la exclusión de hormigas (0.351 ± 0.040) se removieron significativamente más frutos por planta que al excluir a todos los potenciales frugívoros (0.015 ± 0.010) mientras que, en la exclusión de todos, la remoción por planta fue significativamente la más baja y solo se observó en la tetechera (0.138 ± 0.138) (Figura 7). La interacción entre la asociación vegetal y la exclusión fue significativa, causado por las diferencias entre los tipos de vegetación de los tratamientos de exclusión de vertebrados diurnos lo cual resultó en mayor remoción por planta en la mezquitera (0.611 ± 0.085) comparado con la tetechera (0.577 ± 0.085) y de la exclusión de

todos los frugívoros, como se observó en la mezquitera, pero que, sin embargo, en la tetechera solo se observaron frutos removidos en una sola planta (0.138 ± 0.138) (Figura 7).

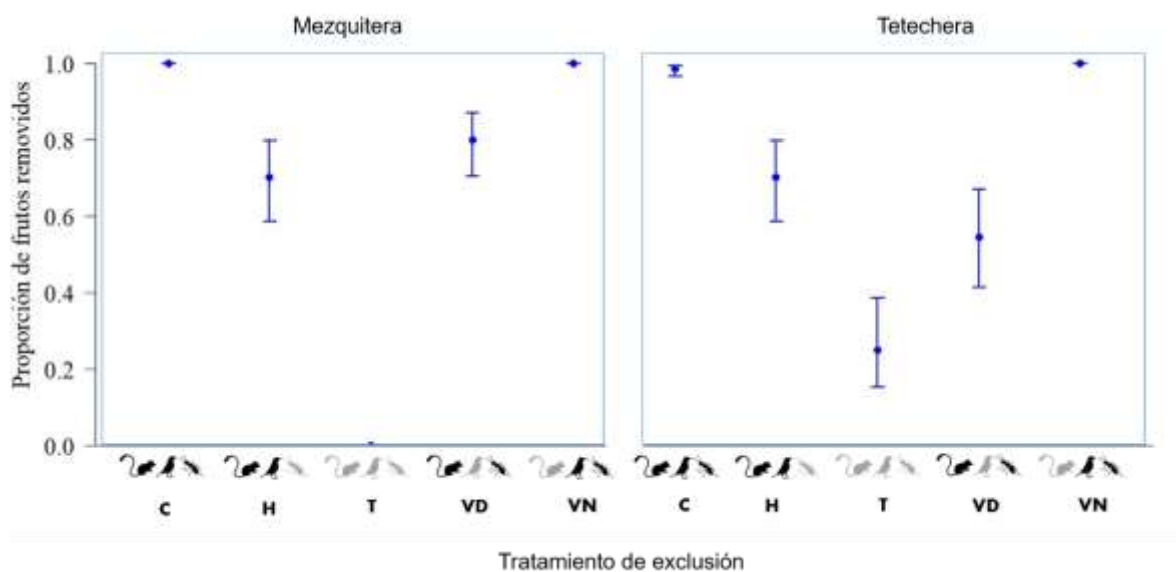


Figura 7. Proporción de frutos naturales de *M. carnea* removidos por planta entre la mezquitera y la tetechera del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla y sus tratamientos de exclusión. Las siluetas en color negro indican el grupo de animales que potencialmente remueve los frutos en cada tratamiento, mientras que las siluetas en gris representan el grupo excluido por el tratamiento. El tratamiento Control está representado por la letra (C), Hormigas (H), Todos (T), Vertebrados diurnos (VD) y Vertebrados nocturnos (VN).

Por otra parte, en las camas de suelo, encontré huellas de aves, de lagartijas y de cacomixtle; además, observé a la lagartija *Sceloporus gadoviae* y hormigas *Pogonomyrmex barbatus*, *Pheidole tepicana* y *Tetramorium notomelanum* removiendo frutos de *M. carnea*.

En los videos de las cámaras trampa, detecté a una calandria (*Icterus cucullatus*) remover frutos en la mezquitera. Esta ave, llegó volando, se posó en la cactácea, tomó el fruto y lo llevó a un árbol. En los videos de la tetechera, observé al ave *Peucaea humeralis* y al conejo (*Silvilagus floridanus*) forrajeando (Cuadro 8), sin embargo, no registré remoción en estos casos.

Evaluación del color rojo como estímulo para su remoción de frutos

De un total de 120 cactáceas de *M. carnea* (seis en cada uno de los cinco tratamientos, en cada uno de los dos colores y en dos asociaciones vegetales), se tuvo remoción de modelos artificiales en 10 de ellas (8.33%), cinco de las cuales (4.16 %) corresponden a la mezquitera

y cinco son de la tetechera (4.16%). Encontré remoción en ocho plantas con modelos artificiales rojos (6.66%) y dos cactáceas (0.16%) con modelos artificiales verdes.

La proporción de frutos removidos por planta es diferente entre la tetechera y la mezquitera ($P = 0.0001$; Cuadro 4), entre los tratamientos de exclusión ($P = 0.0025$), entre color ($P = 0.0037$) y la interacción entre la asociación vegetal \times color ($P = 0.0237$). Sin embargo, la interacción entre el tratamiento de exclusión \times color, la interacción entre el tratamiento de exclusión \times asociación vegetal y la interacción color \times tratamiento de exclusión \times asociación vegetal no fueron estadísticamente significativas (Cuadro 3). La asociación vegetal explicó el 23.14 % de la variación, el tratamiento de exclusión explicó el 15.42%, el color explicó 0.09 % y la interacción (asociación vegetal \times color) explicó el 5.53 %.

Cuadro 3. Tabla de devianza (χ^2) obtenida del modelo lineal generalizado mixto para la proporción de modelos artificiales rojos y verdes de *Mammillaria carnea* removidos en Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Término	gl	χ^2	<i>P</i>	%
Asociación	3	21.377	0.0001	23.14
Exclusión	3	14.244	0.0025	15.42
Color	1	8.3983	0.0037	0.09
Asociación \times Exclusión	4	4.5175	0.3405	
Asociación \times Color	1	5.1146	0.0237	5.53
Exclusión \times Color	4	0.1472	0.9974	
Asociación \times Exclusión \times Color	4	0.999	0.999	
Error	63	38.5724		
Total	83	92.371		

Con base en el análisis de contrastes, encontré que la remoción promedio de modelos artificiales rojos por planta en la tetechera (3.280 ± 1.1307 ; media y error estándar respectivamente) es significativamente mayor que modelos artificiales verdes en la tetechera (0.554 ± 1.484) y modelos artificiales verdes de la mezquitera (1.510 ± 1.233) (Cuadro 7b). También encontré que la remoción promedio de modelos artificiales rojos por planta en la mezquitera (1.892 ± 1.195) es significativamente mayor en modelos artificiales verdes de la tetechera (0.554 ± 1.484) (Cuadro 7b, Figura 8).

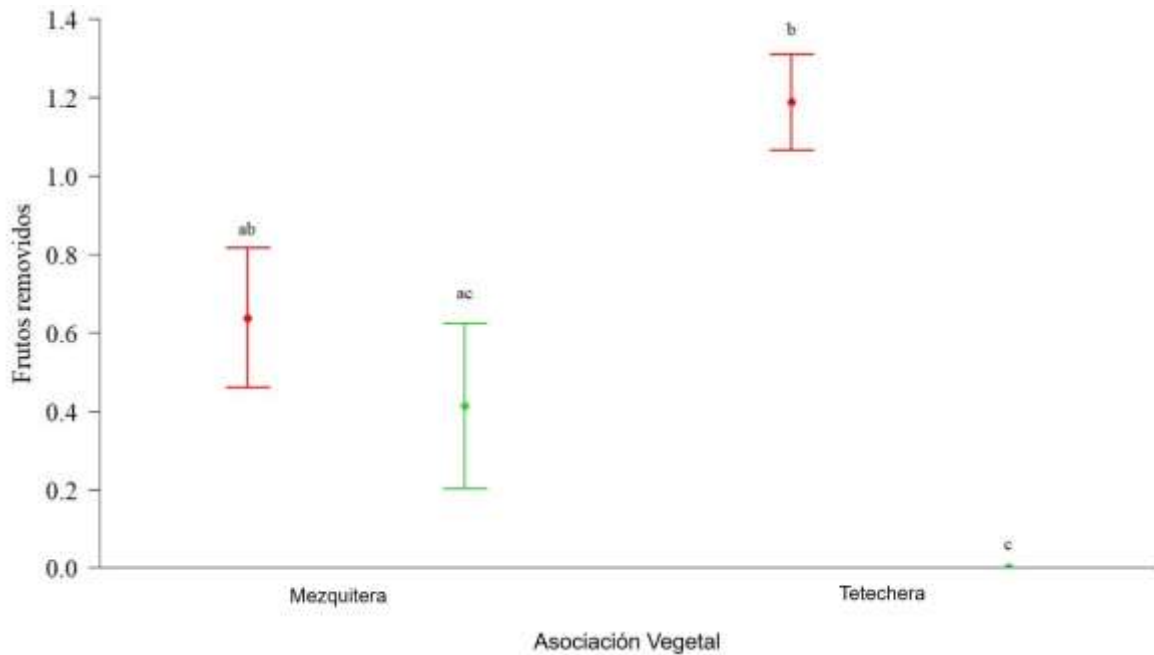


Figura 8. Promedio de modelos artificiales rojos y verdes removidos por planta de *M. carnea*, entre la mezquitera y la tetechera del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Por otra parte, en el análisis de contrastes, encontré que la remoción promedio en los tratamientos control (2.531 ± 1.148 ; media y error estándar respectivamente) se removieron significativamente más modelos artificiales por planta que en los tratamientos de exclusión de vertebrados nocturnos (1.474 ± 1.190) y de hormigas (0.922 ± 1.284) (Figura 9).

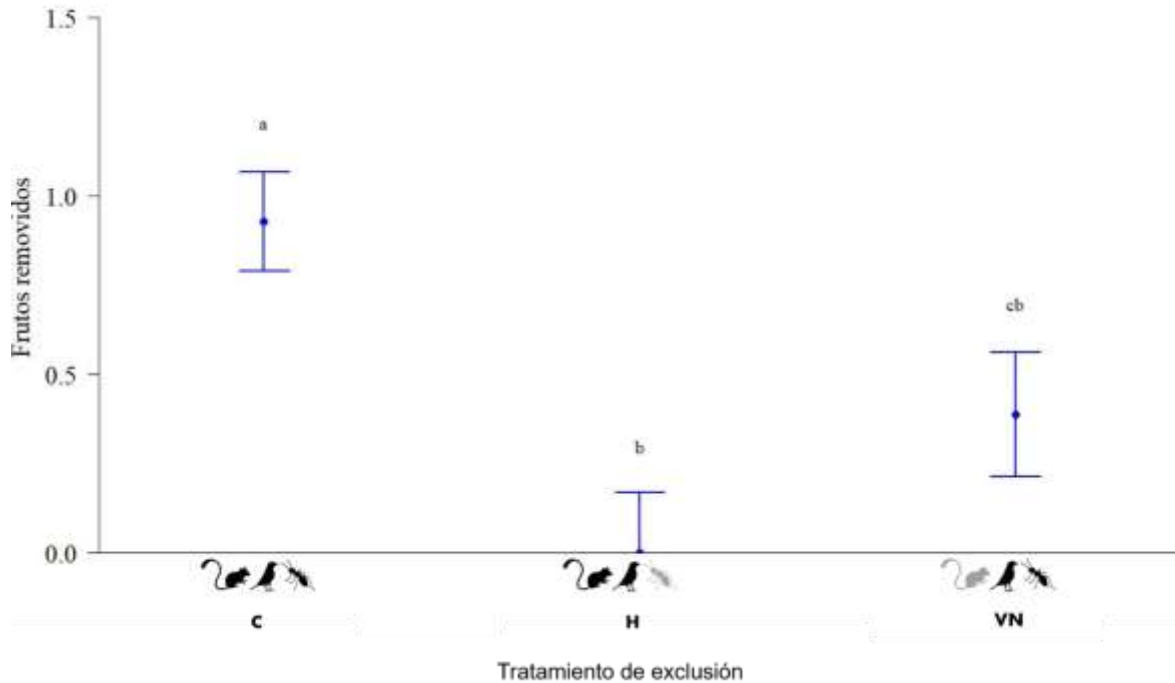


Figura 9. Promedio de modelos artificiales removidos por planta de *M. carnea* en cada tratamiento de exclusión, en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Las siluetas en color negro indican el grupo de animales que potencialmente remueve los frutos en cada tratamiento, mientras que las siluetas en gris representan el grupo excluido por el tratamiento. El tratamiento Control está representado por la letra (C), Hormigas (H), Todos (T) y Vertebrados nocturnos (VN).

Considerando que todos los modelos artificiales restantes los recogí 14 días después de iniciar el experimento, de los 1200 modelos artificiales, encontré marcas identificables de remoción (Figura 17) en 12 de ellos (1%) en la tetechera y cinco modelos (0.41%) en la mezquitera. De los modelos artificiales en la tetechera, cuatro modelos (0.33%) tuvieron marcas de picos de aves, seis modelos (0.5%), tuvieron marcas de dientes de roedor, y en dos modelos (0.16%), las marcas no pudieron ser identificadas. De los modelos artificiales en la mezquitera, dos modelos (0.16%) tenían marcas de picos de aves, un modelo (0.08%) tuvo marcas de dientes de roedor, y en dos modelos (0.16%), las marcas no pudieron ser identificadas porque no correspondían a ninguna de las referencias (Figura 10). Además, 15 modelos artificiales (1.25%) con marcas identificables de ambas asociaciones vegetales eran de color rojo, y dos modelos artificiales (0.16%) de la mezquitera eran de color verde, y solo en un modelo pude identificar marcas de dientes de roedor. Además, la frecuencia de los grupos de removedores es independiente de la asociación vegetal ($\chi^2 = 1.632$, $gl = 2$, $P = 0.442$).

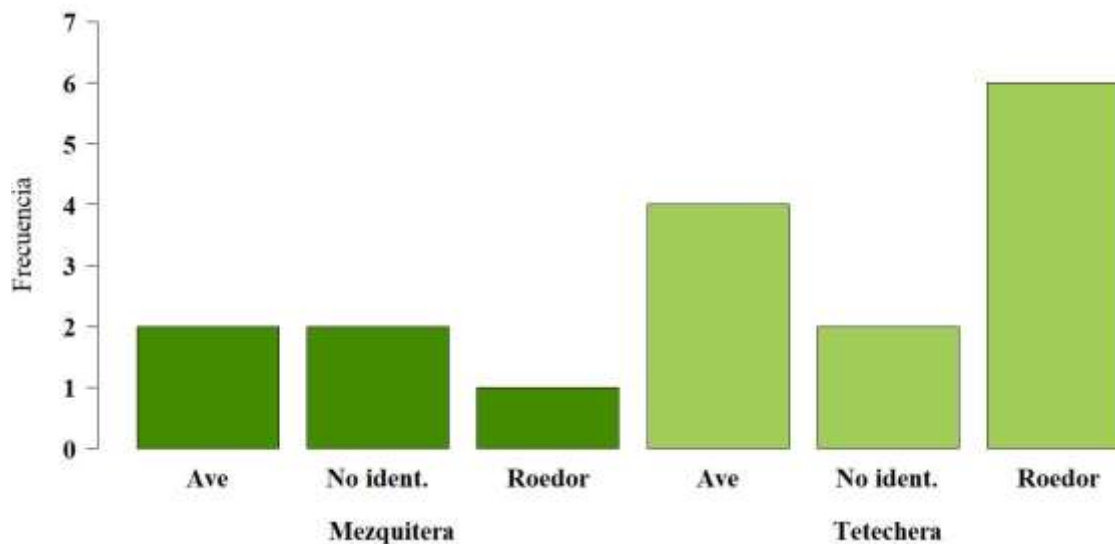


Figura 10. Frecuencias totales (considerando modelos artificiales rojos y verdes) de las marcas identificables y al grupo de removedor que se asume (ave, no identificado, roedor) en los modelos artificiales de *M. carnea* encontrados entre la mezquitera y la tetechera del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

En los videos de las cámaras trampa, observé a la paloma tehuacanera (*Zenaida asiatica*) remover un modelo artificial rojo en la tetechera, esta ave, retiró el modelo de la planta, y lo dejó caer (Cuadro 8). También observé al ave *Campylorhynchus jocosus* rodear una exclusión, sin remover los modelos artificiales. En los videos de la mezquitera, observé a conejos (*Silvilagus floridanus*), zorrillos (*Mephitis macroura*) y un cacomixtle (*Bassariscus astutus*); acercarse a olfatear los modelos artificiales, sin removerlos.

Remoción de modelos artificiales con dos tonos de color rojo

De un total de 40 cactáceas de *M. carnea* (diez en cada uno de los dos tratamientos y de las dos asociaciones vegetales), se tuvo remoción de modelos en 11 de ellas (27.5 %), seis de las cuales (15%) corresponden a la mezquitera y cinco son de la tetechera (12.5%). Encontré remoción en nueve plantas con modelos artificiales de color rojo intenso (22.5%) y dos cactáceas (5%) con modelos artificiales de color rojo menos intenso.

La proporción de modelos artificiales removidos por planta entre la tetechera y la mezquitera no es diferente ($P = 0.999$, Cuadro 4). Sin embargo, el tratamiento de la tonalidad rojo tuvo efectos significativos en la proporción de modelos removidos por planta. La interacción del tratamiento \times asociación vegetal no tuvo efectos significativos (Cuadro 4). La tonalidad del color rojo explicó 13.16 % de la variación.

Cuadro 4. Tabla de devianza (χ^2) obtenida del modelo lineal generalizado mixto para la proporción de modelos artificiales de *Mammillaria carnea* con dos tonos de color rojo removidos en Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Término	gl	χ^2	P	%
Asociación	1	0.999	0.999	
Tonalidad del fruto	1	8.2301	0.00412	13.16
Asociación × Tonalidad del fruto	1	0.999	0.999	
Error	35	54.2679		
Total	38	62.496		

Encontré que se removieron estadísticamente más modelos artificiales de color rojo más intenso (Smarty colors) (0.033 ± 0.004 ; media y error estándar respectivamente) por planta que modelos artificiales con menor intensidad (Vinci) (0.008 ± 0.002) (Figura 11).

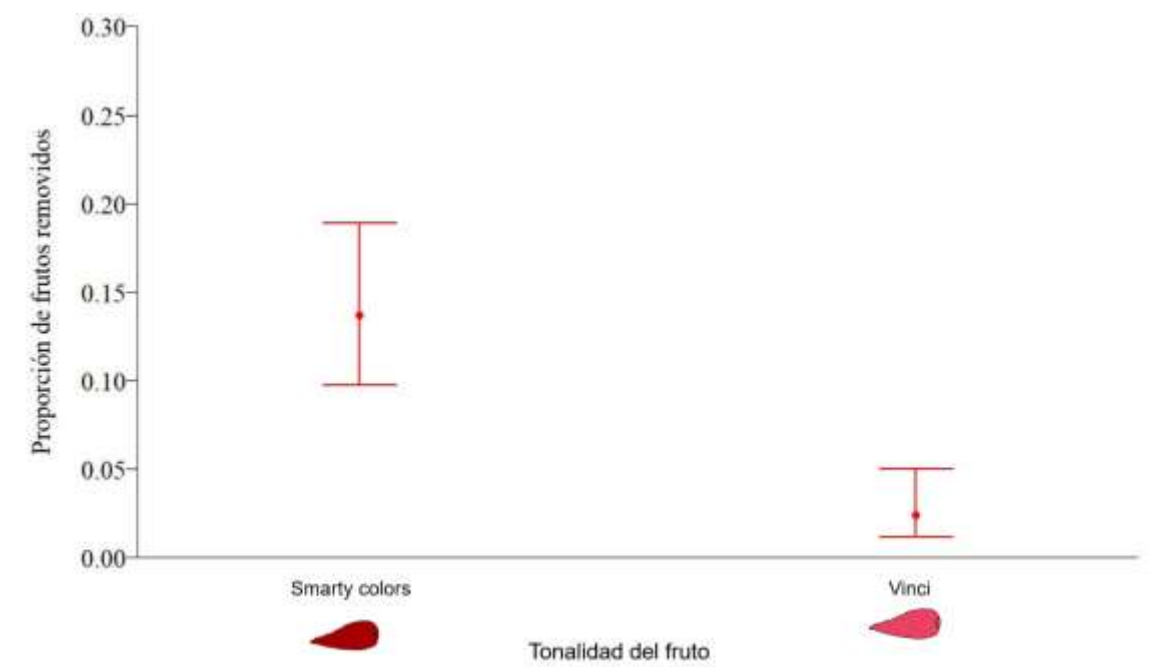


Figura 11. Proporción de modelos artificiales con dos tonos de color rojo removidos por planta de *M. carnea*, en Zapotitlán Salinas, Puebla.

Además, de los 400 modelos artificiales, siete de ellos (1.75%) tuvieron marcas identificables de remoción (Figura 17), en la tetechera y siete modelos (1.75%) en la mezquitera. De los modelos artificiales de la tetechera, cinco modelos (1.25%) tenían marcas de picos de aves y

en dos modelos (0.5%), las marcas no pudieron ser identificadas. En la mezquitera, cuatro modelos (1%) tenían marcas de picos de aves, dos modelos (0.5%) tuvieron marcas de dientes de roedor, y en un modelo (0.25%), la marca no pudo ser identificada (Figura 12). Además, de ambas asociaciones vegetales, dos modelos artificiales (0.5%) eran de rojo más intenso y 12 modelos artificiales (30%) eran de color de menor tonalidad. Además, la frecuencia de los grupos de removedores es independiente de la asociación vegetal ($\chi^2 = 2.444$, $gl = 2$, $P = 0.294$).

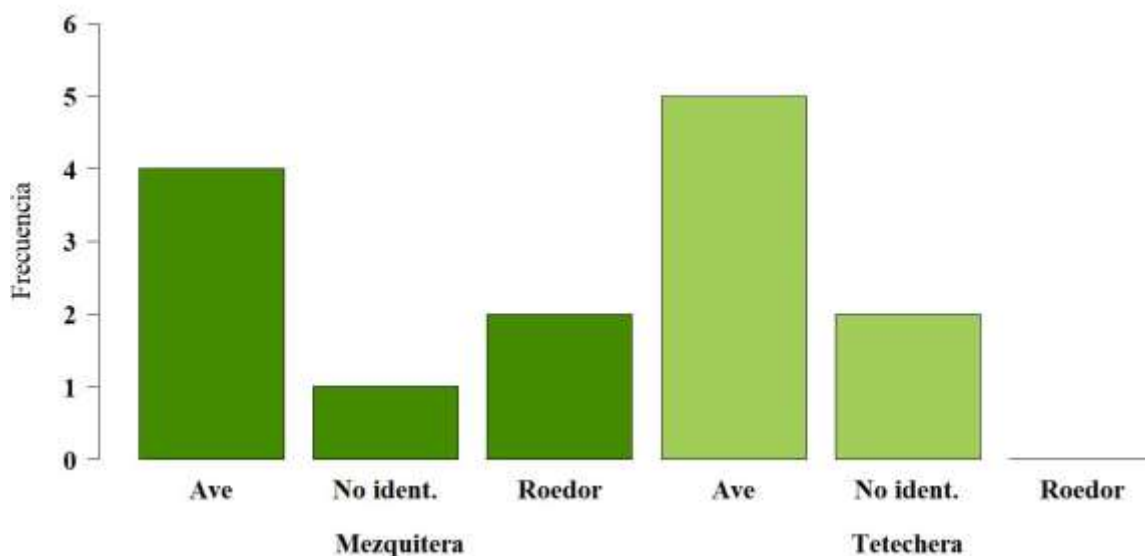


Figura 12. Frecuencias totales (considerando modelos artificiales de las dos tonalidades del rojo) de las marcas identificables y al grupo de removedor que se asume (ave, no identificado, roedor) en los modelos artificiales de *M. carnea*, encontrados entre la mezquitera y la tetechera del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Eficacia de modelos artificiales

De un total de 40 cactáceas de *M. carnea* (diez en cada uno de los dos tratamientos y de dos asociaciones vegetales), se tuvo remoción en 24 de ellas (60 %), 14 de las cuales (35%) corresponden a la tetechera y 10 son de la mezquitera (25%). Encontré remoción en 19 plantas con frutos naturales (47.5%) y cinco cactáceas (12.5%) con modelos artificiales.

La proporción de frutos removidos por planta entre la tetechera y la mezquitera no es diferente ($P = 0.999$; Cuadro 5). Sin embargo, el tratamiento del tipo de fruto tuvo efectos significativos en la proporción de frutos removidos por planta. La interacción del tratamiento \times asociación vegetal no tuvo efectos significativos (Cuadro 5). El tipo de fruto explicó

56.26% de la variación. Encontré que se removieron más frutos naturales por planta (0.390 ± 0.030) que modelos artificiales (0.170 ± 0.025) (Figura 13).

Cuadro 5. Tabla de devianza (χ^2) obtenida del modelo lineal generalizado mixto para la proporción de frutos naturales y artificiales de *Mammillaria carnea* removidos en Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Término	gl	χ^2	P	%
Asociación	1	0.999	0.999	
Tipo de fruto	1	216.44	0.0001	56.26
Asociación \times Tipo de fruto	1	2.2309	0.1353	
Error	37	165.9991		
Total	40	384.669		

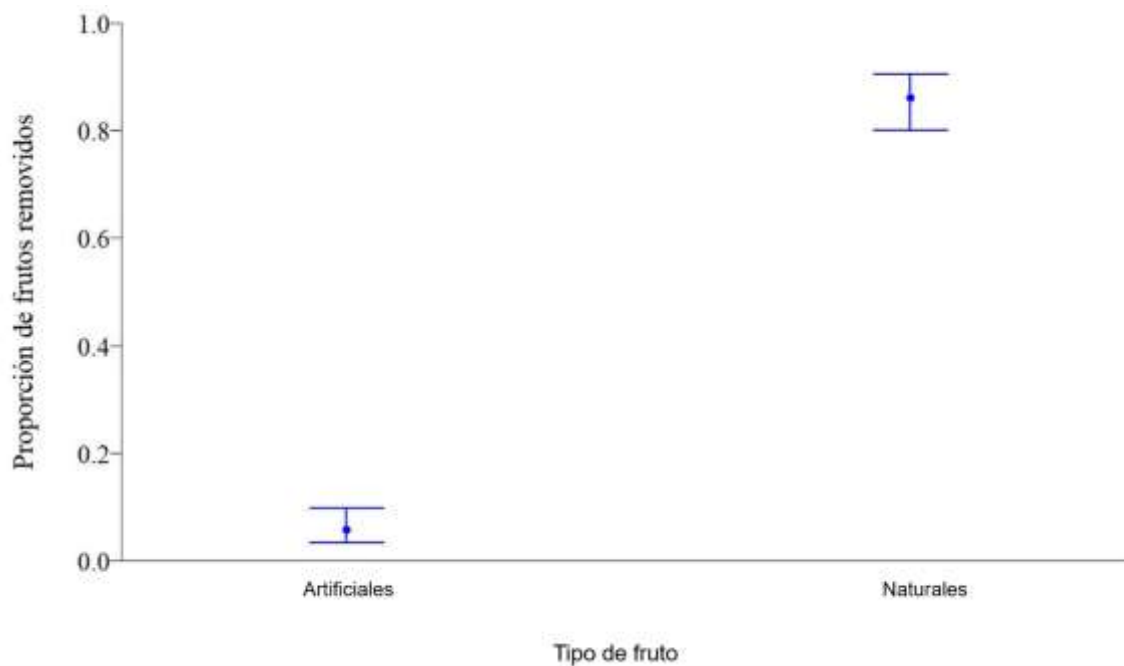


Figura 13. Proporción de modelos artificiales y frutos naturales removidos por planta de *M. carnea*, en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Además, de los 400 modelos artificiales, ocho de ellos (2%) tuvieron marcas identificables de remoción (Figura 14), en la tetechera y cinco modelos (1.25%) en la mezquitera. De los modelos artificiales de la tetechera, siete modelos (1.75%) tenían marcas de picos de aves y

un modelo (0.25%) tuvo marcas de dientes de lagartija. De los modelos artificiales de la mezquitera, tres modelos (0.75%) tuvieron marcas de picos de aves, un modelo (0.25%) tuvo marcas de dientes de lagartija, y otro modelo (0.25%), tuvo marcas de dientes de roedor (Figura 14). Además, la frecuencia de los grupos de removedores es independiente de la asociación vegetal ($\chi^2 = 2.015$, $gl = 2$, $P = 0.365$).

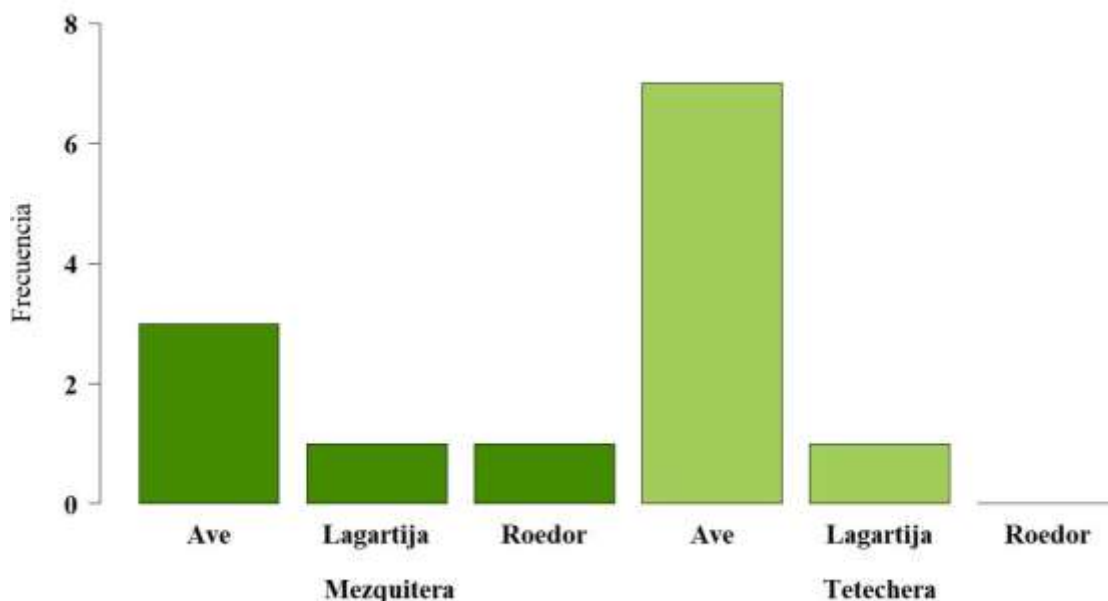


Figura 14. Frecuencias de las marcas identificables y al grupo de removedor que se asume (ave, lagartija, roedor) en los modelos artificiales de *M. carnea* encontrados entre la mezquitera y la tetechera del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

En los videos de las cámaras trampa, observé al pipilo (*Melospiza albicollis*) remover un fruto natural de una cactácea de *M. carnea* que no era del experimento, cuando se encontraba forrajeando en la mezquitera (Cuadro 8).

Remoción de modelos artificiales

De un total de 60 cactáceas de *M. carnea* (seis en cada uno de los cinco tratamientos y de dos asociaciones vegetales), se tuvo remoción de modelos artificiales en 6 de ellas (10%), que se encontraban en la tetechera, mientras que en la mezquitera no hubo remoción. Encontré remoción en dos plantas del tratamiento de exclusión control (3.33%), una cactácea (1.66%) del tratamiento de exclusión hormigas y tres plantas (5%) del tratamiento de exclusión de vertebrados nocturnos.

Debido a que solo hubo remoción de frutos en tres de cinco tratamientos de exclusión dentro de la tetechera, decidí poner a prueba la siguiente hipótesis nula: la presencia o ausencia de la remoción es independiente de la exclusión, siendo la variable de respuesta el número de plantas que tuvieron frutos removidos. El análisis correspondió a una tabla de contingencia con distribución de χ^2 con dos niveles (remoción / no remoción). Con base en este análisis, encontré que la remoción de modelos artificiales en plantas de *M. carnea* no está asociada al tipo de exclusión ($\chi^2 = 0.740$, $gl = 2$, $P = 0.472$), (Figura 15).

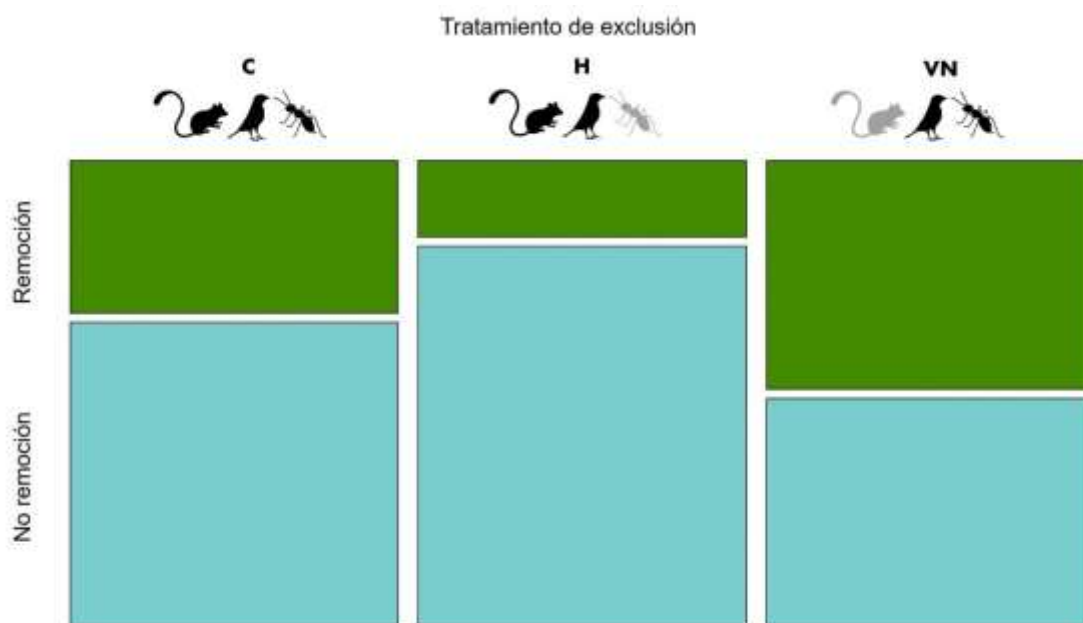


Figura 15. Esquema de mosaico, del número plantas de *M. carnea* que tuvieron remoción de modelos artificiales entre las diferentes exclusiones colocadas en Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Las siluetas en color negro indican el grupo de animales que potencialmente remueve los frutos en cada tratamiento, mientras que las siluetas en gris representan el grupo excluido por el tratamiento. El tratamiento Control está representado por la letra (C), Hormigas (H), Todos (T) y Vertebrados nocturnos (VN).

Respecto a las exclusiones colocadas en la tetechera, encontré que la proporción de modelos removidos en el tratamiento control fue de 0.023 (± 0.007), en la exclusión de hormigas fue de 0.003 (± 0.003) y en la exclusión de vertebrados nocturnos fue de 0.016 (± 0.003). No hubo remoción en las exclusiones de todos y vertebrados diurnos.

De los 600 modelos artificiales, solo nueve modelos (1.5%) de la tetechera y uno (0.16%) de la mezquitera tuvieron marcas identificables de remoción (Figura 17). De los frutos de la

tetechera, cinco modelos (0.83%) tenían marcas de picos de aves, tres modelos (0.5%) con marcas de dientes de roedor y en un modelo (0.16%), la marca no pudo ser identificada. El único modelo artificial de la mezquitera, la marca de remoción era de pico de ave (Figura 16). Además, la frecuencia de los grupos de removedores es independiente de la asociación vegetal ($\chi^2 = 0.740$, $gl = 2$, $P = 0.690$).

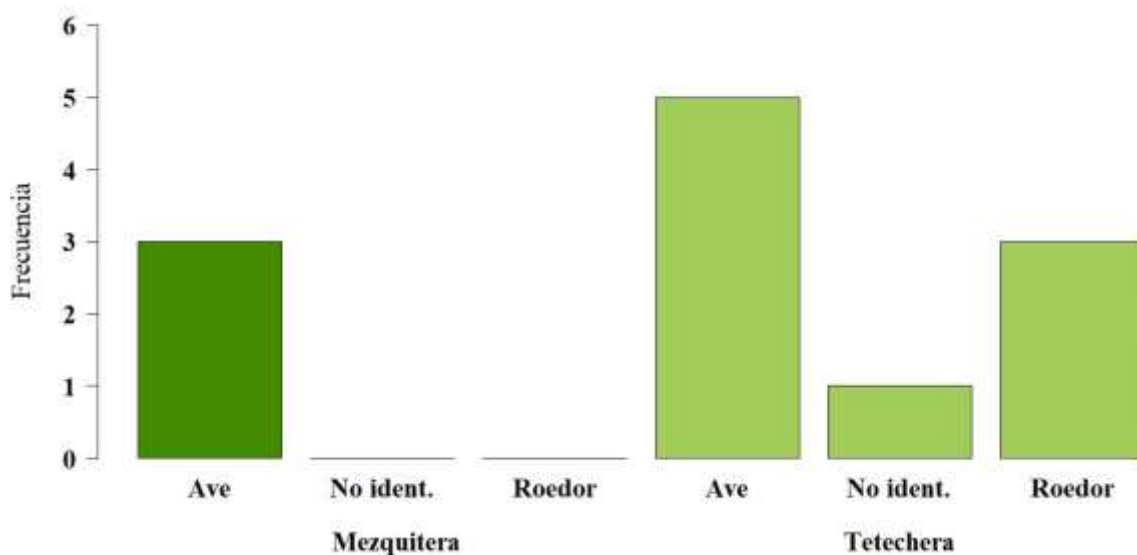


Figura 16. Frecuencias de las marcas identificables y al grupo de removedor que se asume (ave, roedor, no identificado) en los modelos artificiales de *M. carnea* encontrados entre la mezquitera y la tetechera del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Conteo de semillas en los excrementos de aves, conejos y lagartijas

Registré un total de 4266 semillas sin daño aparente de 14 especies vegetales en los excrementos de ave, conejo y lagartija. En la mezquitera, registré 1609 semillas de nueve especies, los conejos tuvieron la mayor diversidad y abundancia de especies de semillas, seguido del grupo de lagartijas y aves. Encontré más semillas de *M. carnea* en excretas de conejo que excretas de lagartija (Cuadro 6), mientras que en las excretas de ave no encontré semillas de *M. carnea*.

En la tetechera, registré 2657 semillas de 11 especies, los conejos tuvieron la mayor diversidad y abundancia de especies de semillas, seguido del grupo de aves y lagartijas (Cuadro 6). Encontré más semillas de *M. carnea* en excretas de lagartija que en excretas de ave y conejo.

Cuadro 6. Semillas encontradas en excretas de ave, conejo y lagartija colectadas en la mezquitera y tetechera del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

Especie vegetal	Mezquitera			Total	Tetechera			Total
	Ave	Conejo	Lagartija		Ave	Conejo	Lagartija	
<i>Mammillaria carnea</i>	0	277	55	332	213	233	268	714
<i>Ferocactus latispinus</i>	1	1173	1	1175	0	1811	0	1811
<i>Coryphantha pallida</i>	0	48	0	48	0	71	0	71
<i>Mammillaria haageana</i>	0	4	0	4	1	10	20	31
<i>Ferocactus flavovirens</i>	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	0	9	0	9	0	3	0	3
<i>Cephalocereus tetetzo</i>	0	0	0	0	8	0	0	8
<i>Opuntia decumbens</i>	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Neltuma laevigata</i>	0	5	0	5	0	9	0	9
<i>Castela tortuosa</i>	0	0	0	0	2	4	0	6
Sp.1	0	7	0	7	0	0	0	0
Sp.2	0	0	0	0	0	0	1	1
Sp.3	0	0	0	0	0	1	0	1
Sp.4	0	28	0	28	0	0	0	0
Total	1	1552	56	1609	224	2144	289	2657

Discusión

De acuerdo con los resultados, en la remoción de frutos naturales, los frugívoros diurnos (principalmente aves y lagartijas), fueron el grupo más importante seguido de vertebrados nocturnos (principalmente roedores y cacomixtles) y hormigas. Este hallazgo es consistente con las huellas de aves y lagartijas que se encontraron en las camas de suelo.

Específicamente, las aves consideradas como dispersoras de grandes distancias, pueden tener un efecto positivo y negativo en las semillas tras su paso por el tracto digestivo (Gomes-Nóbrega et al., 2014a). Además, en los videos de las cámaras trampa observé a especies de aves como *Icterus cucullatus*, *Melozone albicollis* y *Zenaida asiatica* remover frutos de *M. carnea*, además *Peucaea humeralis* y *Campylorhynchus jocosus* estuvieron rodeando las exclusiones sin remover frutos. De igual forma, encontré semillas de *M. carnea* en las excretas de aves, así como de otras cactáceas globosas (*M. haageana* y *F. latispinus*). En otros estudios han registrado a *Melanospiza bicolor*, *Mimus gilvus*, *Zonotrichia capensis* y *Coryphospingus pileatus* removiendo frutos de *Melocactus schatzlii*, *M. ernestii* y *M. zehntneri* (Lisboa et al, 2007; Casado y Soriano, 2010; Figueiredo, 2020). Además, las aves *Colinus cristatus*, *Leptotila verreauxi*, *Melanospiza bicolor* y *Crotophaga ani* consumen frutos de *Mammillaria mammillaris* (Romero, 2012).

Las lagartijas consideradas como dispersoras de corta distancia, pueden tener un efecto positivo, negativo o neutro en las semillas cuando pasan por su tracto digestivo, esto puede variar dependiendo de la planta (Lasso y Barrientos, 2015). Este grupo, también removió frutos de *M. carnea*, ya encontré huellas en las camas de suelo y también observé un evento de remoción de frutos de *M. carnea* por la lagartija *Sceloporus gadoviae*, algunas semillas fueron ingeridas mientras que otras se adhirieron en su hocico y cuerpo. Esto es importante ya que se ha reportado a *Iguana iguana* como dispersor de semillas del cactus globoso *M. curvispinus*, por medio de la endozoocoria y epizoocoria; concluyendo que las semillas colectadas directamente del hocico, tienen un mayor porcentaje de germinación que semillas colectadas de los excrementos (Lasso y Barrientos, 2015). En este sentido, probablemente *Sceloporus gadoviae* está dispersando las semillas de *M. carnea* por medio de la endozoocoria y epizoocoria. Además, en Santiago Quiotepec, Oaxaca, se ha observado a especies del género *Sceloporus* consumir frutos de *Mammillaria huitzilopochtli* (Ernesto

Tlahuice-Méndez, com. pers). Por otra parte, en excrementos de lagartija colectados en la tetechera y mezquitera identifiqué 323 semillas intactas de *M. carnea* y otras cactáceas globosas (*M. haageana* y *F. latispinus*), por lo tanto, algunas especies de lagartijas *Sceloporus gadoviae*, *Ctenosaura acanthura*, *Xenosaurus rectocollaris* y las iguanas *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* posiblemente están promoviendo la germinación no solo de *M. carnea*, sino que también de otras especies de cactáceas globosas ya que se tiene registro de estas especies en la zona de estudio (Mata-Silva, 2003; Canseco y Gutiérrez, 2010); por lo tanto, sería interesante evaluar si las lagartijas e iguanas estarían dispersando las semillas de *M. carnea* por medio de la endozoocoria y epizoocoria.

También se ha reportado para diferentes especies de cactáceas globosas del género *Melocactus*, la importancia de la lagartija, *Tropidurus semitaeniatus*, la cual es considerada un dispersor legítimo de semillas de *M. ernestii* y *M. lanssensianus* (Gomes-Nóbrega et al., 2014b; 2021), mientras que *T. torquatus* lo es para semillas de *M. violaceus* (Côrtes-Figueira et al., 1994), incrementando el porcentaje de semillas germinadas con respecto al grupo control. Además, las semillas de *M. schatzlii*, *M. zehntneri*, *M. violaceus*, *M. glaucescens*, *M. paucispinus* y *M. curvispinus* que pasan por el tracto digestivo de las especies de lagartijas *Tropidurus hispidus*, *T. hygomi*, *T. cocorobensis*, *Cnemidophorus lemniscatus*, *C. ocellifer*, *C. senectus*, *Ameiva provitae* y *A. bifrontata* permanecen viables, alcanzando altos porcentajes de germinación, aunque tardan más tiempo en germinar que las semillas colectadas directamente de los frutos (Casado y Soriano, 2010; Guerrero et al., 2012; Santos-Fonseca et al., 2012; Santos-Ferreira et al., 2016; Lima, 2022). Además, las lagartijas *C. lemniscatus* y *A. provitae* son dispersoras legítimas de semillas de *Mammillaria mammillaris* (Romero, 2012) incrementando su porcentaje de germinación. Esto es importante, porque una disminución en el tiempo de germinación representa una enorme ventaja y puede marcar una diferencia entre el número de semillas depredadas y aquellas que logran establecerse como plántulas (Naranjo et al., 2003; Romero, 2012); Esto se debe a que disminuye el tiempo durante el cual las semillas están expuestas a la depredación por hormigas, lo que favorece el establecimiento de plántulas de cactáceas, durante el corto periodo de agua disponible en la temporada de lluvias (Naranjo et al., 2003; García-Chávez et al., 2010; Romero, 2012; Gomes-Nóbrega et al., 2016).

Por otra parte, encontré que en la mezquitera hay mayor remoción de frutos por parte de vertebrados nocturnos, principalmente roedores y en menor medida cacomixtles. Esto puede ser explicado por la densa cobertura vegetal y diversidad florística que existe en esta asociación vegetal, Córdoba (2018) determinó que una mayor cobertura vegetal influye de manera positiva en la diversidad y abundancia de roedores. Además, en los videos de cámaras trampa, observé actividad nocturna de cacomixtles y zorrillos únicamente en la mezquitera. Hasta el momento no hay información que considere a los roedores como removedores de frutos de cactáceas globosas, sin embargo, de acuerdo con mis resultados (remoción de frutos por vertebrados nocturnos) y al registro de especies de roedores que se tiene en el sitio de estudio (*Peromyscus melanophrys*, *Liomys irroratus* y *Dipodomys phillipsii*), estarían consumiendo los frutos de *M. carnea* y depredando sus semillas, debido al proceso de masticación que realizan, destruyendo parcial o totalmente a las semillas (Janzen, 1971). Por el contrario, diversos estudios han reportado la frugivoría por roedores en cactáceas columnares, por ejemplo, Martínez (2015) encontró semillas de cactáceas (*Stenocereus pruinosus*, *Escontria chiotilla* y *Opuntia* sp.) en los abazones de *Dipodomys phillipsii oaxacae*. Además, *Peromyscus truei* consume frutos de *O. phaeacantha* (Borchert y Tyler, 2023), también se ha reportado a *Peromyscus mexicanus* consumir frutos de *Pilosocereus leucocephalus* (Vázquez-Castillo et al., 2019). En Zapotitlán Salinas, García-Chávez et al. (2010) registraron a *Peromyscus melanophrys*, *Liomys irroratus* y *Dipodomys phillipsii* depredar semillas de cactáceas *Opuntia pilifera* y *Myrtillocactus geometrizans*. Igualmente, el cacomixtle *Bassariscus astutus*, remueve frutos de *M. carnea*, ya que registré en una planta ubicada en la mezquitera la remoción de todos los frutos y en la cama de suelo, únicamente encontré sus huellas. Esta especie se ha reportado como frugívoro de *Myrtillocactus geometrizans* (González, 2019), y dispersor legítimo de *Opuntia depressa* por incrementar el porcentaje de germinación de las semillas (Pérez-Flores et al., 2021).

Por otra parte, en las excretas de conejo *Sylvilagus floridanus* encontré semillas intactas de *M. carnea* y otras cactáceas globosas (*M. haageana*, *F. latispinus*, *F. flavovirens* y *C. pallida*). Probablemente, *S. floridanus* es un removedor secundario de frutos de *M. carnea*, ya que no encontré huellas en las camas de suelo, y en los videos solo los observé forrajear cerca de las UE, sin remover frutos de *M. carena*. De igual forma, en la zona de estudio, se reportó a *S. floridanus* como removedor secundario de frutos de *Myrtillocactus geometrizans*

(Juárez-Vicuña, 2024); y dispersor legítimo de *F. latispinus* por incrementar el porcentaje de germinación de las semillas (Esbeydi Cortes-Reyna, datos no publicados). Así mismo, se ha reportado a *S. audubonii* y la liebre *Lepus californicus* remover frutos de *Opuntia phaeacantha* (Borchert y Tyler, 2023). Cabe destacar, que las semillas que se encuentran protegidas dentro de los excrementos es poco probable que sean depredadas posterior a la dispersión (Borchert y Tyler, 2023). Eventualmente, las semillas quedan expuestas cuando los excrementos se van degradando; este proceso puede tardar pocas semanas para excrementos de *S. palustris hefneri* (Forys y Humphrey, 1997), incluso años para los excrementos de *L. californicus* y *S. auduboni* (Flinders y Crawford, 1977).

De acuerdo a los resultados, las hormigas son el tercer grupo en importancia en la remoción de frutos de *M. carnea*. Tienen hábitos diurnos y nocturnos, además son consideradas principalmente como depredadoras de semillas, aunque pueden dispersar accidentalmente un 17 % de semillas cuando las abandonan (Retana et al., 2004). En este trabajo observé al menos tres especies de hormigas (*Pogonomyrmex barbatus*, *Tetramorium notomelanum* y *Pheidole tepicana*) removiendo frutos de *M. carnea*; además, en la tetechera, durante el último conteo (96h) encontré hormigas removiendo los frutos (deshidratados) en la exclusión de todos los frugívoros en las que teóricamente no debería haber remoción, probablemente se trate de hormigas *Pheidole*, ya que García-Chávez et al. (2010) reportaron esas hormigas trepar la exclusión de banda de aluminio y llevándose semillas de cactáceas. De igual forma, en experimentos de campo, se ha demostrado que la depredación de semillas en Zapotitlán Salinas, es realizada principalmente por las hormigas *P. barbatus* (García-Chávez et al., 2010; Luna et al., 2018), por lo que es muy probable que los pocos frutos de *M. carnea* que están removiendo (junto con semillas) los transporten a sus nidos para consumir las semillas, ya que son de un tamaño pequeño (0.81mm y 0.51 mm; longitud y ancho respectivamente). Específicamente, Luna et al. (2018) encontraron que cuando *P. barbatus* está presente, reduce la abundancia de semillas en el suelo, haciendo una búsqueda para la recolección de semillas a una distancia promedio de 12.5 m. Por otro lado, de la hormiga *Tetramorium notomelanum* no hay información acerca de su función ecológica, sin embargo, remueve frutos de *M. carnea*; en cuanto a *Pheidole tepicana*, este género ha sido reportado en la remoción de frutos de diferentes especies de cactus globosos, sin embargo cabe destacar que las especies del género *Pheidole* son consideradas granívoras, ya que poseen mandíbulas

fuertes que causan mayor depredación a las semillas (Ríos-Casanova et al., 2004; Álvarez, 2012).

De manera similar, en otros estudios han reportado la remoción de frutos con semillas de cactáceas globosas, por ejemplo, los frutos de *Melocactus schatzlii* son removidos por *Ectatomma ruidum*, *Acromyrmex rugosus*, *Crematogaster rochai*, *Pheidole fallax*, *Dorymyrmex brunneus*, *Odontomachus bauri* (Casado y Soriano, 2010), mientras que las hormigas *E. edentatum*, *Acromyrmex laticeps nigrosetosus*, *Solenopsis substituta* consumen frutos de *Melocactus glaucescens* y *M. paucispinus* (Santos-Fonseca et al., 2012). Especies de hormigas de los géneros *Pheidole* y *Dinoponera* remueven frutos junto con las semillas de *Melocactus conoideus* y *M. ernestii*, respectivamente (Brito-Kateivas y Martins, 2012; Lisboa et al., 2007). Por otra parte, las hormigas *S. invicta* y *Forelius pruinosus* remueven de frutos del cactus globoso *Sclerocactus brevihamatus* (Motley y Amos, 2018).

Por otra parte, los estímulos visuales son importantes para los dispersores diurnos, como las aves y lagartijas, que les permite detectar y consumir frutos de colores conspicuos (Janson, 1983; Vasconcellos-Neto et al., 2000; Herrera, 2002). Bajo este enfoque, el experimento que realicé en campo, donde puse a prueba el color rojo como estímulo que desencadena la remoción de frutos de *M. carnea*, encontré que los frugívoros remueven más modelos artificiales de color rojo que modelos artificiales de color verde. El color rojo de los frutos de *M. carnea* al contrastar con su entorno y del color verde del cactus, son más perceptibles para las aves y lagartijas, y pueden sentirse atraídos por el color rojo de los frutos de *M. carnea* lo que facilita su detección y consumo; así como se ha reportado con los frutos de color rosa de los cactus globosos *Melocactus schatzlii*, *M. ernestii*, *M. zehntneri* y *M. violaceus* o el color rojo de los frutos de *Mammillaria mammillaris* (Vasconcellos-Neto et al., 2000; Lisboa et al., 2007; Casado y Soriano, 2010; Romero, 2012, Figueiredo, 2020). Por ejemplo, se ha reportado la preferencia de frutos de color rosa y blanco por la lagartija *T. torquatus* (Vasconcellos-Neto et al., 2000). Se sabe que las lagartijas consumen frutos carnosos, pequeños (< 5 mm de diámetro) y dulces, más o menos inoloros y de una gran variedad de colores (negros, amarillos, rojos, cafés, blancos y azules) (Whitaker, 1987; Válido y Olesen, 2007). Aunado a esto, el tamaño pequeño de los cactus globosos, facilita que las lagartijas tengan acceso a los frutos para consumirlos (Van der Pijl, 1982;

Vasconcellos-Neto et al., 2000). Además, las aves son organismos con excelentes sistemas de visión del color (Van der Pijl, 1982; Duan et al., 2014); consumen más frutos de color rojo de *Stenocereus griseus* (Rengifo, 1997; Soriano et al., 1999) y frutos de color violeta de *Pilosocereus* spp. (Bregman, 1988). En cambio, los modelos artificiales de *M. carnea* de color verde, al no contrastar con el cactus, son menos detectables y por lo tanto menos removidos. Duan et al. (2014) reportaron que las aves evitaron consumir frutos naturales verdes maduros y modelos artificiales, probablemente porque los frutos verdes son comúnmente inmaduros (Willson & Whelan, 1990). Además, se ha sugerido que los frutos verdes son removidos principalmente por mamíferos (Van der Pijl, 1982), por ejemplo, los murciélagos consumen más frutos verdes de *Stenocereus repandus* que frutos rojos (Rengifo et al., 2007).

Los pigmentos que proporcionan color a los frutos de las cactáceas, son las betalaínas producen el amarillo, rojo y morado (Stintzing y Carle, 2004). Cuando las betalaínas se acumulan gradualmente durante la maduración de los frutos, hay una variación de tonos en el color de la pulpa y el pericarpio de los frutos (Pérez-Orozco y Sosa, 2022). Por ejemplo, Schaefer et al. (2008) reportaron que las aves pueden detectar visualmente y consumir más frutos que tienen un alto contenido de antocianinas (equivalente a las betalaínas, pero en otras plantas) porque indican altas recompensas calóricas y antioxidantes dietéticos, que pueden mejorar la salud de las aves. El experimento que realicé en campo, donde puse a prueba la tonalidad del color rojo de frutos de *M. carnea*, encontré que los frugívoros remueven más frutos artificiales rojo intenso que frutos artificiales rojos tenue. Las aves fueron las que mostraron mayor preferencia por frutos artificiales rojo intenso (hubo más marcas de picos en los modelos artificiales, ver figura 12); hasta el momento no hay información donde se considera la influencia que la tonalidad de los frutos puede tener en su remoción, sin embargo, estimo que la preferencia de frutos artificiales de color rojo intenso posiblemente se deba a que un rojo intenso maximiza su detectabilidad, y cómo las aves pueden distinguir muchas tonalidades diferentes dentro de cada color (Pérez-Rodríguez, 2009) los remueven con mayor intensidad.

Por otra parte, al evaluar la eficacia de utilizar frutos artificiales, encontré que los frugívoros remueven mayormente frutos naturales que modelos artificiales, los modelos de frutos de

plastilina eran similares a los frutos naturales de *M. carnea* en términos de tamaño, forma, color y la posición de los frutos en el cactus. Sin embargo, los frugívoros removieron pocos modelos, lo que indica que hay otras características de los modelos que rechazan los frugívoros. Por ejemplo, los mamíferos al tener el sentido del olfato más desarrollado (Van der Pijl 1982; Rodríguez et al., 2013), pueden eludir los modelos artificiales ya que estos tienen el olor característico de la plastilina, esto es consistente con las observaciones que obtuve de los videos de las cámaras trampa, encontrando que cacomixtles, zorillos y conejos se acercan a olfatear los modelos artificiales sin removerlos. Tampoco encontré marcas realizadas por hormigas en los modelos artificiales de frutos, esto podría deberse a sus extraordinarias capacidades de detección olfativa (Zhou et al., 2012). Además, si los modelos artificiales se utilizan mucho tiempo en campo, eventualmente las aves con el tiempo aprender a evitarlos (Zvereva y Kozlov, 2023).

Así mismo, al evaluar la remoción de frutos de *M. carnea* utilizando únicamente modelos artificiales sólo encontré remoción en seis plantas en la tetechera, y la baja remoción en las plantas no está asociada al tratamiento de exclusión. Por el contrario, en el experimento de remoción de frutos naturales, registré remoción de frutos en ambas asociaciones vegetales, siendo que en la mezquitera hubo mayor remoción y los vertebrados diurnos, fueron los más importantes. Es por ello, si sólo se utilizan modelos artificiales para estudiar la remoción de frutos, los resultados obtenidos conducirían a interpretaciones diferentes sobre la intensidad de remoción, así como la importancia relativa de los distintos grupos de removedores ya que conejos, cacomixtles, y hormigas no remueven modelos artificiales. Es por ello, que se debe tener mucha cautela en la correcta interpretación de los resultados obtenidos para evitar tener conclusiones sesgadas sobre los patrones de remoción, ya que son totalmente distintos. Estos patrones diferentes de remoción que se obtienen al utilizar frutos naturales y modelos artificiales, no han sido reportados en algún estudio, sin embargo, estudios recientes han encontrado patrones diferentes al comparar la depredación entre presas vivas y modelos artificiales de orugas, concluyendo que hay una mayor depredación de presas vivas que modelos de presas artificiales (Lövei y Ferrante, 2017; Nagy et al., 2020; Nimalrathna et al., 2022; Zvereva y Kozlov, 2023).

Conclusión

La remoción de frutos de *M. carnea* en dos asociaciones vegetales en el Valle de Zapotitlán es realizada principalmente por vertebrados diurnos en la que se encuentran aves y lagartijas, y hay una alta probabilidad de transportar semillas intactas en el tracto digestivo y depositarlas en sitios alejados de la planta madre, dando como resultado el establecimiento exitoso de nuevos individuos en sitios potencialmente adecuados para su supervivencia, también, existe una mayor remoción de frutos en la mezquitera por vertebrados nocturnos. Por otra parte, los frugívoros tienen mayor preferencia de modelos artificiales de color rojo que tienen una tonalidad más intensa, por lo que el color rojo podría estar desencadenando la remoción. Además, con experimentos de campo, hay sesgo en la información que obtuve al utilizar solo modelos artificiales para evaluar la remoción de frutos, de igual forma evidenció que existen patrones de remoción muy diferentes al usar frutos naturales y frutos artificiales, así como las limitaciones de emplear modelos artificiales.

En general, para futuras investigaciones que tengan como objetivo determinar la importancia relativa de los grupos funcionales en la remoción de frutos recomiendo utilizar exclusiones en combinación con camas de suelo cernido. En cambio, si se tiene la intención de evaluar la preferencia del color y la tonalidad como estímulo visual, por parte de los frugívoros, los frutos artificiales son una buena opción, porque nos permite tener información de los diferentes frugívoros a través de las marcas identificables, de igual forma es importante considerar en los modelos artificiales que los tonos que se van a poner a prueba deben ser lo más fieles a los colores de los frutos. Por último, si en la investigación se tiene el propósito de evaluar la magnitud de la diferencia en la tasa de remoción de frutos que se tiene utilizar modelos artificiales para evaluar la remoción, recomiendo utilizar tanto frutos naturales como modelos artificiales.

Referencias

- Álvarez, C. 2012. Dispersión de semillas por hormigas en la Reserva Natural privada Buenos Aires, El Asintal, Retalhuleu. Tesis de Licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Alves-Costa, C. P., & Lopes, A. V. 2001. Using artificial fruits to evaluate fruit selection by birds in the field. *Biotropica*, 33(4), 713-717.
- Aranda, M. 2012. Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Arias, S., Gama, S., & Guzmán, L. 1997. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Arizmendi, M., Dávila, P., Estrada, A., Figueroa, E., Márquez-Valdelamar, L., Lira, R., & Valiente-Banuet, A. 2008. Riparian Mesquite bushes are important for bird conservation in tropical arid Mexico. *Journal of Arid Environments*, 72(7), 1146-1163.
- Bateman, P. W., Fleming, P. A., & Wolfe, A. K. 2017. A different kind of ecological modelling: the use of clay model organisms to explore predator-prey interactions in vertebrates. *Journal of Zoology*, 301(4), 251-262.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- Beattie, A. 1985. The dispersal of seeds and fruits by ants. In: Beattie, A (Eds) *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualisms* (pp. 73 - 95). Cambridge University Press.
- Bernal-Ramírez, L. A., Zavala-Hurtado, J. A., Jiménez, M., Cano-Santana, Z., & Fornoni, J. 2019. Los microcosmos de *Prosopis laevigata* albergan una alta diversidad florística en el valle de Zapotitlán, Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, 1-14, e902662.
- Borchert, M., & Tyler, C. 2023. Fruit production and seed dispersal of *Opuntia phaeacantha* (Cactaceae) in the southwest Mojave Desert. *Haseltonia*, 29(1), 49-56.

- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México* (2da ed., vol. 1). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bregman, R. 1988. Forms of seed dispersal in Cactaceae. *Acta Botanica Neerlandica*, 37(3), 395-402.
- Brito-Kateivas, K., & Martins, M. 2012. Ants interacting with fruits of *Melocactus conoideus* Buining & Brederoo (Cactaceae) in southwestern Bahia, Brazil. *Biotemas*, 25(3), 153–159.
- Cares, R., Medel, R., & Botto-Mahan, C. 2013. Frugivory in *Echinopsis chiloensis* (Caryophyllales: Cactaceae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 86(4), 489-491.
- Casado, R., & Soriano, P. 2010. Fructificación, frugivoría y dispersión en el cactus globular *Melocactus schatzlii* en el enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotrópicos*, 23(1), 18–36.
- Cazetta, E., Schaefer, H. M., & Galetti, M. 2009. Why are fruits colorful? The relative importance of achromatic and chromatic contrasts for detection by birds. *Evolutionary Ecology*, 23, 233-244.
- Contreras-González, A. M., & Arizmendi, M. C. 2014. Pre-dispersal seed predation of the columnar cactus (*Neobuxbaumia tetetzo*, Cactaceae) by birds in central Mexico. *Ornitología Neotropical*, 25, 373-387.
- Córdoba, T. 2018. Diversidad de roedores y sus parásitos en zonas áridas de México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Chihuahua.
- Côrtes-Figueira, J., Vasconcellos-Neto, J., García, M., & Teixeira De Souza, A. 1994. Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotrópica*, 26(3), 295-301.
- Corzo-Rios, L.J., Bautista-Ramírez, M.E., Gómez y Gómez, Y.M., & Torres-Bustillos, L.G. 2016. Frutas de cactáceas: Compuestos bioactivos y sus propiedades nutraceuticas. En: Ramírez M.E. (Eds) Alimentos Funcionales de Hoy (pp. 35-66). OmniaScience.
- Crawley, M. 2012. *The R Book*. John Wiley & Sons.
- Dáttilo, W., Aguirre, A., De la Torre, P. L., Kaminski, L. A., García-Chávez, J., & Rico-Gray, V. 2016. Trait-mediated indirect interactions of ant shape on the attack of caterpillars and fruits. *Biology letters*, 12(8), 20160401.

- Dirzo, R., & Domínguez, C. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In: Estrada, A., Fleming T.H. (Eds) *Frugivores and seed dispersal: Tasks for vegetation science* (vol. 15, pp. 237-249). Springer.
- Dormann, C., Gruber, B., & Fruend, J., 2008. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R. News* 8/2, 8–11 ISSN 1609–3631.
- Duan, Q., Goodale, E., & Quan, R. C. 2014. Bird fruit preferences match the frequency of fruit colours in tropical Asia. *Scientific Reports*, 4(1), 5627.
- Estrada, A., & Fleming, T. H. (1986) *Frugivores and seed dispersal: Tasks for vegetation science* (vol. 15). Springer.
- Figueiredo, V. 2020. Interações entre cactos e vertebrados na Caatinga, floresta tropical seca do nordeste brasileiro. Tesis de Maestría. Universidad Federal do Rio Grande do Norte.
- Flinders, J. T., & Crawford, J. A. 1977. Composition and degradation of jackrabbit and cottontail fecal pellets, Texas High Plains. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 30(3), 217-220.
- Forsy, E. A., & Humphrey, S. R. 1997. Comparison of 2 methods to estimate density of an endangered lagomorph. *The Journal of wildlife management*, 61(1) 86-92.
- Galletti, B. L., Piratelli, A. J., & Piña-Rodrigues, F. C. M. 2016. Fruit color preference by birds and applications to ecological restoration. *Brazilian Journal of Biology*, 76, 955-966.
- Galetti, M., Alves-Costa, C. P., & Cazetta, E. 2003. Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. *Biological Conservation*, 111(2), 269-273.
- Gallon de Aguilar, A., & Bispo, A. Â. 2013. Efeitos da coloração e da distribuição de frutos artificiais nas taxas de consumo por aves em um fragmento florestal. *Bioikos*, 27(2), 57-65.
- García-Chávez, J., Sosa, V., & Montaña, C. 2010. Variation in post-dispersal predation of cactus seeds under nurse plant canopies in three plant associations of a semiarid scrubland in central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 74(1), 54-62.
- García-Ruiz, M., Ruán-Tejeda, I., Zuloaga-Aguilar, M. S., & Íñiguez-Dávalos, L. I. 2018. Characterization of endozoochorous dispersal of pitayo *Stenocereus*

queretaroensis, in Autlán, Jalisco, Mexico. *Ethology Ecology & Evolution*, 30(5), 447-460.

- Godínez-Álvarez, H., Valiente-Banuet, A., & Rojas-Martínez, A. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology*, 83(9), 2617-2629.
- Gomes-Nóbrega, V., & Maciel, Z. 2010. Sauracoria e ornitocoria em duas espécies de Cactaceae: *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelburg e *Cereus jamacaru* Dc. 61º Congresso Nacional de Botânica. Manaus, Amazonas, Brasil.
- Gomes-Nóbrega, V., Koroiva, R., Lins, C., & Rabelo da Costa, F. 2021. Endangered globose cactus *Melocactus lanssensianus* P. J. Braun depends on lizards for effective seed dispersal in the Brazilian Caatinga. *Plant Ecology*, 222, 1375–1387.
- Gomes-Nóbrega, V., Meiado, M. V., Quirino, Z. G. M., & Machado, I. C. 2016. Seed removal by lizards and effect of gut passage on germination in a columnar cactus of the Caatinga, a tropical dry forest in Brazil. *Journal of Arid Environments*, 135, 85-89.
- Gomes-Nóbrega, V., Meiado, M., Quirino, Z., de Araujo, H., & Machado, I. 2017. Synchronous fruiting and common seed dispersers of two endemic columnar cacti in the Caatinga, a dry forest in Brazil. *Plant Ecology*, 218, 1325-1338.
- Gomes-Nóbrega, V., Quirino, Z., & Araujo, H. 2014a. Frugivory and seed dispersal by birds in *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 74 (1), 32-40.
- Gomes-Nóbrega, V., Quirino, Z., & Machado, I. 2014b. Pollination and seed dispersal of *Melocactus ernestii* Vaupel subsp. *ernestii* (Cactaceae) by lizards: an example of double mutualism. *Plant Biology*, 16(2), 315-322.
- Gómez, C., & Espadaler, X. 2013. An update of the world survey of myrmecochorous dispersal distances. *Ecography*, 36(11), 1193-1201.
- González, A. 2019. Mamíferos del orden Carnívora como dispersores de semillas en una zona semiárida del estado de Puebla. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana.
- Gorchov., D. 1988. Does asynchronous fruit ripening avoid satiation of seed dispersers?: a field test. *Ecology*, 69(5), 1545-1551.

- Guerrero, P. C., Carvallo, G. O., Nassar, J. M., Rojas-Sandoval, J., Sanz, V., & Medel, R. 2012. Ecology and evolution of negative and positive interactions in Cactaceae: lessons and pending tasks. *Plant Ecology & Diversity*, 5(2), 205-215.
- Guzmán-Mendoza, R., Castaño-Meneses, G., & Herrera-Fuentes, M. 2010. Variación espacial y temporal de la diversidad de hormigas en el Jardín Botánico del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. *Revista mexicana de biodiversidad*, 81(2), 427-435.
- Harper, J. L. 1977. *Population biology of plant*. Academic Press,
- Hernández, D. 2002. Frugivoría en *Stenocereus queretaroensis* (Weber) Buxbaum por aves y mamíferos y su contribución en la dispersión de semillas. Tesis de Licenciatura. Universidad de Guadalajara.
- Herrera, C. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera, C. M., Pellmyr, O. (Eds) *Animal Interactions: An evolutionary approach* (pp. 185-208). Blackwell publishing.
- Hervías-Parejo, S., Cuevas-Blanco, M., Lacasa, L., Traveset, A., Donoso, I., Heleno, R., Nogales, M., Rodríguez-Echeverría, S., Melián, C., Eguíluz, V. 2023. The architecture of multifunctional ecological networks. *bioRxiv*, 2023-07.
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal: Journal of Mathematical Methods in Biosciences*, 50(3), 346-363.
- Howe, H. & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of and Systematics* 13, 201-228.
- Howe, H. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In Murray, D.R. (Eds) *Seed dispersal* (pp. 185-210). Academic Press.
- Howe, H., & Westley, L. 1988. *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press.
- Janson, C. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*, 219, 187-189.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501-528.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465-492.

- Juárez-Vicuña. 2024. Remoción secundaria de semillas de *Bursera galeottiana*, *Stenocereus stellatus* y *Myrtillocactus geometrizans* en el matorral Xerófilo del centro de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Koski, D., Valadares, R., & Lima, A. 2018. Fruits in the lizard's menu: consumption of *Coleocephalocereus fluminensis* (Cactaceae) by *Tropidurus torquatus* (Tropiduridae). *Herpetology Notes*, 11, 853-855.
- Lasso, E., & Barrientos, L. 2015. Epizoochory in dry forest green iguana: an overlooked seed dispersal mechanism?. *Colombia Forestal*, 18(1), 151-159.
- Leal, I. R., Wirth, R., & Tabarelli, M. 2007. Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of north-east Brazil. *Annals of botany*, 99(5), 885-894.
- Lima, T. 2022. *Tropidurus hygomi* e *Melocactus violaceus* subsp. *margaritaceus*: saurocoria envolvendo duas espécies ameaçadas de extinção da Restinga. Tesis de maestria. Universidade Federal de Sergipe.
- Lima, T., dos Santos, G., Xavier, M., Lima, J., & dos Reis, E. 2021. First record of *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) ingesting a fruit of the cactus *Pilosocereus cattingicola* in northeastern Brazil. *Herpetology Notes*, 14, 345-348.
- Lisboa, R., Hughes, F., Vieira, A., & Fontes, E. 2007. Autoecologia de Cabeça-de-frade (*Melocactus ernestii* Vaupel) em duas áreas de afloramentos na Bahia. *Revista Brasileira de Biociências*, 5(1), 738-740.
- Lövei, G. L., & M. Ferrante. 2017. A Review of the Sentinel Prey Method as a Way of Quantifying Invertebrate Predation under Field Conditions. *Insect Science* 24(4): 528–42.
- Low, P. A., Sam, K., McArthur, C., Posa, M. R. C., & Hochuli, D. F. (2014). Determining predator identity from attack marks left in model caterpillars: guidelines for best practice. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 152(2), 120-126.
- Lugo, J. & Córdoba, C. 1992. Regionalización geomorfológica de la República Mexicana. *Investigaciones Geográficas del Instituto de Geografía*, 25, 25-63.
- Luna, P., García-Chávez, J. H., & Dáttilo, W. 2018. Complex foraging ecology of the red harvester ant and its effect on the soil seed bank. *Acta Oecologica*, 86, 57-65.

- Mandujano, M. C., Flores-Martínez, A., Golubov, J., & Ezcurra, E. 2002. Spatial distribution of three globose cacti in relation to different nurse-plant canopies and bare areas. *The Southwestern Naturalist*, 47(2) 162-168.
- Márquez, C., Mayen, G., & Guadalupe, M. 2010. Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Martínez, Y. 2015. Dieta y remoción de semillas consumidas por *Dipodomys phillipsi oaxacae*, en Cosoltepec, Oaxaca. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca.
- Mata-Silva, V. 2003. Estudio comparativo del ensamble de anfibios y reptiles de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 11(1):9-20.
- Motley, M., & Amos, B. 2018. A preliminary report on the seed dispersal of *Sclerocactus brevihamatus* spp. *tobuschii*: a Texas endemic cactus. Angelo State University. Texas, United States of America.
- Nagy, R. K., Schellhorn, N. A., & Zalucki, M. P. 2020. Fresh, frozen or fake: A comparison of predation rates measured by various types of sentinel prey. *Journal of Applied Entomology*, 144(5), 407-416.
- Naranjo, M. E., Rengifo, C., & Soriano, P. J. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 19(1), 19-25.
- Nobel, P. S. 2002. *Cacti: biology and uses*. University of California Press.
- Palacios, R. 1999. Remoción de frutos de garambullo, *Myrtillocactus geometrizans* (Mart.) Console, por aves en Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Peña-Joya, K. E., Téllez-López, J., Rodríguez-Zaragoza, F. A., Rodríguez-Troncoso, A. P., Quijas, S., & Cupul-Magaña, F. G. 2018. Diversidad taxonómica de lagartijas (Squamata: Lacertilia) asociada a cuatro tipos de vegetación de la sierra El Cuale, Jalisco, México. *Acta zoológica mexicana*, 34, 1-12.
- Pérez-Flores, G. A., Sánchez-Sánchez, M., Sánchez-Alarcón, J., García-de Jesús, S., & Flores-Morales, M. 2021. Dispersión endozoocórica de plantas en un bosque de

encino de Tlaxcala por el cacomixtle (*Bassariscus astutus*). *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 8(3): e2793.

- Pérez-Orozco, A. F., & Sosa, V. 2022. Comparative estimations of betalains and sugars in fruits of five species of *Selenicereus* (Cactaceae). *Acta botánica mexicana*, 129: e1991.
- Pérez-Rodríguez, L. 2009. La belleza está en el ojo del que mira: la visión del color en las aves. *Ornitología Práctica*. 34, 3-8.
- Pilbeam, J. 1999. *Mammillaria* (Vol. 6). Cirio Publishing Services.
- Quesada-Acuña, S., Porras, C., Ramírez A., & Gastezzi-Arias, P. 2018. Dispersión de semillas por aves residentes en bosque ribereño urbano del río Torres, San José, Costa Rica. *UNED Research Journal*, 10(1), 48–56.
- R Core Team 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rengifo, C. 1997. Efecto de las aves sobre la germinación de *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus* en una zona semiárida de los Andes venezolanos. Tesis de Licenciatura. Universidad de los Andes, Mérida.
- Rengifo, C., Naranjo, M. E., & Soriano, P. J. 2007. Fruit consumption by birds and bats on two species of columnar cacti in a semi-arid Andean enclave of Venezuela. *Caribbean Journal of Science*, 43(2), 254-259.
- Retana, J., Xavier Pico, F., & Rodrigo, A. 2004. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecochorous Mediterranean perennial herb. *Oikos*, 105(2), 377-385.
- Ríos-Casanova, L., Godínez-Álvarez, H., & Morales, G. 2012. Remoción de Semillas en Hábitats Transformados: *Pogonomyrmex barbatus* (Hymenoptera: Formicidae) y Cinco Especies de Cactáceas del Centro de México. *Sociobiology*, 59(1), 49-65.
- Ríos-Casanova, L., Valiente-Banuet, A., & Rico-Gray, V. 2004. Las hormigas del Valle de Tehuacán (Hymenoptera: Formicidae): una comparación con otras zonas áridas de México. *Acta zoológica mexicana*, 20(1), 37-54.
- Rodríguez, A., Alquézar, B & Pena, L. 2013. Fruit aromas in mature fleshy fruits as signals of readiness for predation and seed dispersal. *New Phytologist* 197, 36–48

- Rodríguez, O. C. E., & Ezcurra, E. 2000. Distribución espacial en el hábitat de *Mammillaria pectinifera* y *M. carnea* en el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 45, 4–14.
- Rojas-Aréchiga, M., & Vázquez-Yanes, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of arid environments*, 44(1), 85-104.
- Romero, L. 2012. Los consumidores de frutos del cactus globoso *Mammillaria mammillaris* y su relevancia en la dispersión y germinación de semillas. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa.
- Salinas, H. 2016. Las ventajas de la dispersión de semillas de *Pachycereus pringlei* (Cactaceae) por *Ctenosaura hemilopha* y *Sauromalus varius* (Iguanidae) en la isla San Esteban, Sonora, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Santos, L., Pereira, I., Ribeiro, J., & Las-Casas, F. 2019. Frugivoria por aves em quatro espécies de Cactaceae na Caatinga, uma floresta seca no Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, 109: e2019034.
- Santos-Ferreira, A., da Lima, L., Nunes, D. 2016. Germinação de sementes de *Melocactus zehntneri* (Britton & Rose) Luetzelburg (cactaceae) após passagem pelo trato digestivo *Tropidurus hispidus* (Spix, 1985) (Squamata: Tropiduridae) em área de caatinga. 1º Congresso Internacional da Diversidade do Semiárido (CONIDES- I). Campina Grande, Paraíba, Brasil.
- Santos-Fonseca, R., Silveira, L., & Liete, E. 2012. Dispersion of *Melocactus glaucescens* and *M. paucispinus* (Cactaceae) in the municipality of Morro do Chapéu, Chapada Diamantina-BA. *Acta Botanica Brasilica*, 26(2), 481-492.
- Schaefer, H. M. 2011. Why fruits go to the dark side. *Acta oecologica*, 37(6), 604-610.
- Schaefer, H. M., McGraw, K., & Catoni, C. 2008. Birds use fruit colour as honest signal of dietary antioxidant rewards. *Functional Ecology*, 22(2), 303-310.
- Simmons, B. I., Sutherland, W. J., Dicks, L. V., Albrecht, J., Farwig, N., García, D., Jordano, P., González-Varo, J. P. 2018. Moving from frugivory to seed dispersal:

Incorporating the functional outcomes of interactions in plant–frugivore networks. *Journal of Animal Ecology*, 87(4), 995-1007.

- Snow, B. & Snow, D. 1988. The Fruit-Eaters. In: Snow, B., Snow, D. (Eds) *Birds and berries: A study of an ecological interaction* (pp. 109-187). T & AD. Poyser.
- Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194-202.
- Soriano, P., Naranjo, M., Rengifo, C., Figuera, M., Rondón, M., & Ruiz, L. 1999. Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotrópicos* 12(2), 91-100.
- Stiles, E. 1992. Animals as Seed Dispersers. In: Fenner, M. (Eds). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 87–104). C.A.B. International.
- Stintzing, F. C., & Carle, R. 2004. Functional properties of anthocyanins and betalains in plants, food, and in human nutrition. *Trends in food science & technology*, 15(1), 19-38.
- Taylor, N. P., Zappi, D. C. 2004. *Cacti of Eastern Brazil*. Royal Botanic Gardens.
- Valido, A., & Olesen, J. M. 2007. The importance of lizards as frugivores and seed dispersers. In: Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R. A., Westcott (Eds) *Seed dispersal: Theory and its application in a changing world* (pp. 24-147). C.A.B International.
- Valiente-Banuet, L. 1991. Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Valiente-Banuet, A., & Arizmendi, M. 1997. Interacción entre Cactáceas y animales: polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. In: Valle Septien, C. (Ed.), *Cactáceas y Suculentas de México* (pp. 61- 67). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M., Villaseñor, J., & Ortega, J. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67, 24-74.
- Van der Pijil, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants (3ra. ed.). Springer.

- Vasconcellos-Neto, J., de Souza, A. L., Guimaraes, M. M., & de Faria, D. M. 2000. Effects of color, shape and location on detection of cactus fruits by a lizard. *Journal of Herpetology*, 34(2), 306-309.
- Vázquez-Castillo, S., Miranda-Jácome, A., & Ruelas, E. 2019. Patterns of frugivory in the columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus*. *Ecology and Evolution*, 9(3), 1268-1277.
- Wang, B., & Smith, T. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 379-385.
- Warnes, G. R., Bolker, B., Lumley, T., Warnes, M. G. R., & Imports, M. A. S. S. 2018. Package ‘gmodels’. *Vienna: R Foundation for Statistical Computing*.
- Willson, M.F. & Whelan, C.J. 1990. The evolution of fruit color in fleshy-fruited plants. *American Naturalist*, 136(6):790-809.
- Whitaker, A. H. 1987. The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *New Zealand Journal of Botany*, 25: 315-328.
- Wybraniec, S., & Mizrahi, Y. 2002. Fruit flesh betacyanin pigments in *Hylocereus* cacti. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 50(21), 6086-6089.
- Xavier, M. A., & Dias, E. 2017. *Tropidurus pinima*: Saurochory. *Herpetological Review*, 48, 202-203.
- Xavier, M., & dos Reis, E. 2015. First record of the Brazilian restinga lizard *Tropidurus hygomi* ingesting a fruit of *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Herpetology Notes*, 8, 437-438.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Pearson Education.
- Zavala, A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biótica*, 7, 99-117.
- Zhou, X., Slone, J. D., Rokas, A., Berger, S. L., Liebig, J., Ray, A., Reinbrerg, D., & Zwiebel, L. J. 2012. Phylogenetic and transcriptomic analysis of chemosensory receptors in a pair of divergent ant species reveals sex-specific signatures of odor coding. *PLoS Genetics* 8: e1002930.
- Zvereva, E. L., & Kozlov, M. V. 2023. Predation risk estimated on live and artificial insect prey follows different patterns. *Ecology*, 104(3), e3943.

Anexo

Cuadro 7. Diferencias entre las exclusiones evaluadas mediante contrastes múltiples (Tukey HSD), de los diferentes experimentos realizados en el Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla.

a) Remoción de frutos naturales		
Contraste	Z	P
Hormigas-Mezquitera / Control-Tetechera	3.88	0.0001
Hormigas-Mezquitera / Todos-Tetechera	-3.125	0.0017
Vertebrados diurnos-Mezquitera / Control-Tetechera	3.271	0.0010
Vertebrados diurnos -Mezquitera / Todos-Tetechera	-3.929	0.0001
Vertebrados diurnos -Mezquitera / Vertebrados diurnos -Tetechera	-2.296	0.0217
Control-Tetechera / Hormigas-Tetechera	-3.88	0.0001
Control-Tetechera / Todos-Tetechera	-5.615	0.0001
Control-Tetechera / Vertebrados diurnos -Tetechera	-4.606	0.0001
Hormigas-Tetechera / Todos-Tetechera	-3.125	0.0017
Todos-Tetechera / Vertebrados diurnos -Tetechera	2.013	0.0442
b) Evaluación del color rojo como estímulo para su remoción de frutos		
Interacción Color × Asociación	t	P
Rojo-Tetechera / Verde-Tetechera	4.6033	0.0100
Rojo-Tetechera / Verde-Mezquitera	-3.1894	0.0330
Rojo-Mezquitera / Verde-Tetechera	2.8323	0.0472
Exclusión	t	P
Control / Hormiga	3.9724	0.0165
Control / Vertebrados nocturnos	2.9908	0.0403
c) Remoción de modelos artificiales con dos tonos de color rojo		
Smarty colors (rojo más intenso) / Vinci (rojo menos intenso)	-2.4	0.0164
d) Eficacia de modelos artificiales		
Naturales / Artificiales	9.53	0.0001

Ave



Roedor



Lagartija



No identificado



Figura 17. Marcas identificables de remoción realizadas por los diferentes grupos de frugívoros en modelos artificiales de *M. carnea*.

Cuadro 8. Listado de especies de frugívoros observados en los videos de las cámaras trampa colocadas en la mezquitera y la tetechera del Valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. Además, se describe la actividad que realizó y si fue observada (+) o no (-) en cada asociación vegetal.

Especie	Grupo	Actividad que realizó	Tetechera	Mezquitera
<i>Peucaea humeralis</i>	Ave	Dar vueltas alrededor de la exclusión (jaula)	+	+
<i>Icterus cucullatus</i>	Ave	Remoción de frutos de <i>M. carnea</i>	-	+
<i>Campylorhynchus jocosus</i>	Ave	Forrajeando Consumiendo insectos	+	-
		Dar vueltas alrededor de la exclusión		
<i>Mimus polyglottos</i>	Ave	Forrajeando	+	+
<i>Melozone albicollis</i>	Ave	Remoción de frutos de <i>M. carnea</i>	+	-
<i>Toxostoma curvirostre</i>	Ave	Forrajeando	+	+
<i>Zenaida asiatica</i>	Ave	Remoción de frutos de <i>M. carnea</i>	+	+
<i>Thryomanes bewickii</i>	Ave	Forrajeando	-	+
	Hormiga	Remoción de frutos de <i>M. carnea</i>	-	+
<i>Aspidoscelis sackii</i>	Lagartija	Forrajeando	+	+
<i>Sceloporus horridus</i>	Lagartija	Transitando frente a la cámara	-	+
<i>Silvilagus floridanus</i>	Conejo	Olfateando modelos artificiales	+	+
<i>Mephitis macroura</i>	Zorrillo	Olfateando modelos artificiales	-	+
<i>Bassariscus astutus</i>	Cacomixtle	Olfateando modelos artificiales	-	+