



“Los consumidores de frutos del cactus globoso
Mammillaria mammillaris y su relevancia en la
dispersión y germinación de semillas”

Tesis de Maestría presentada por el Lic.
Leonardo Romero Ramírez para optar
Al título de Magister en Ecología
Tropical

Tutor: Dr. Pascual J. Soriano

Mérida–Venezuela

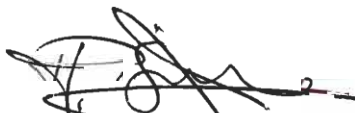
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **TRABAJO DE GRADO DE MAESTRÍA** presentado por **Romero Ramírez Leonardo**, realizada bajo la tutoría del Dr. **Pascual Soriano** presentada como requisito para optar al Grado de **MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGÍA TROPICAL** y que se titula:

“Los Consumidores de Frutos del Cactus Globoso *Mammillaria mammillaris* y su relevancia en la Dispersión y Germinación de Semillas.”

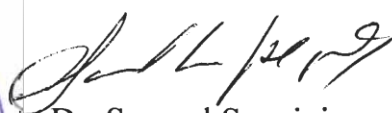
Hacen constar lo siguiente:

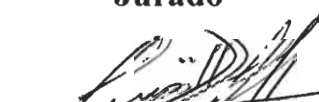
PRIMERO: que hoy 06 de noviembre del 2012 a las 9:30 a.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Pascual Soriano. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 10:00 a.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado presentado a requerimiento del jurado en el Salón B-06 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido al acto de presentación, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el **Trabajo de Grado con Mención Publicación.**


Dr. Pascual Soriano
Tutor


Dr. Carlos García Núñez
Jurado




Dr. Samuel Segnini
Jurado


Dr. Luis Daniel Llambí
Jurado

AGRADECIMIENTOS

A Pascual J. Soriano por asesorarme a lo largo de toda el trabajo de grado y por las revisiones del manuscrito. A Carlos García, Luis D. Llambí y Samuel Segnini jurados de la tesis, por las revisiones hechas al manuscrito y permitirme seguir adelante con mi carrera profesional. En especial agradezco el gran apoyo de mi Familia, mi papá Brigido C. García, mi mamá Santa Ramírez y mis hermanos Javier Romero, Alma Liliana Romero y Miguel A. Romero, los cuales a pesar de no estar físicamente conmigo fueron de gran ayuda emocionalmente pues nunca me faltó el apoyo de hechos a lo largo de toda mi estadía en Venezuela. A mis compañeros del posgrado generación 2010-2012 y personal del ICAE los cuales sin ellos no podría haber realizado mis estudios de posgrado. A los Sr. Ramón Araujo y la Sra. Yajaira Quintero encargados del consejo comunal de Mucumí los cuales facilitaron mi trabajo en esa zona de estudio, pero sobre todo a la amistad que me han brindado a lo largo de estos meses. A Sonia Remolina y familia por el apoyo que me han brindado desde el inicio de mis estudios y en mi estadía en Venezuela. Al departamento de Ecología Biología Animal A que me ayudaron en la realización de mi tesis en especial a Johnny Murillo. Al Decano de forestal y al profesor Stanley por el apoyo que me ha brindado. Hay un sin fin de personas a las cuales debo agradecer por todo este tiempo que he vivido en Venezuela si omito a alguien disculpen pero sepan que no me olvido de todos ustedes. Por último agradezco a mis compañeros de la cabaña guri, a los colombianos y a las peruanas, en especial a Olga Marengo por la amistad que me ha brindado y a mi novia Lucia Pérez por el gran apoyo que me ha dado en estos últimos meses.

A TODOS MIL GRACIAS

Índice general

Índice de tablas.....	v
Índice de figuras.....	vi
Resumen.....	vii
Introducción.....	1
Hipótesis.....	8
Objetivos.....	9
Área de estudio.....	10
Metodología.....	13
1.- Descripción de <i>Mammillaria mammillaris</i>	13
2.- Observaciones sobre <i>Mammillaria mammillaris</i>	13
2.1.- Morfología.....	13
2.2.- Tiempo de desarrollo de los fruto.....	13
2.3.- Tiempo desde la emergencia hasta la expulsión del fruto.....	14
2.4.- Frecuencia de producción de frutos.....	14
2.5.- Características de los frutos.....	15
3.- Frugívoros asociados	16
3.1.- Listado de especies, su frecuencia y duración de los eventos de consumo.....	16
3.2.- Índices de consumo de los frugívoros.....	17
3.3.- Rasgos etológicos y caracterización de los frugívoros.....	17
4.- Pruebas de germinación.....	18
5.- Procesamiento de los datos.....	19
Resultados	20
1.- Observaciones sobre <i>Mammillaria mammillaris</i>	20
1.1.- Morfología.....	20
1.2.- Tiempo de desarrollo de los fruto.....	20
1.3.- Tiempo desde la emergencia hasta la expulsión del fruto.....	20
1.4.- Frecuencia de producción de frutos.....	21
1.5.- Características de los frutos.....	22
2.- Frugívoros asociados	22
2.1.- Listado de especies, su frecuencia y duración de los eventos de consumo.....	22

2.1.1- Frugívoros vertebrados.....	22
2.1.2-Frugívoros invertebrados.....	23
2.2.- Índices de consumo de los frugívoros.....	27
2.3.- Rasgos etológicos y caracterización de los frugívoros.....	27
3.- Pruebas de germinación.....	29
Discusión.....	33
1.- Observaciones sobre <i>Mammillaria mammillaris</i>	33
2.- Frugívoros asociados.....	34
3.- Pruebas de germinación.....	38
4.- Conclusiones.....	42
Bibliografía.....	43
Apéndices.....	50
Apéndice 1. Duración de la formación del fruto desde la polinización de la flor....	50
Apéndice 2. Tiempo desde la emergencia hasta la expulsión del fruto.....	51
Apéndice 3. Características de frutos (n=36) de <i>M. mammillaris</i> en Mucumí, Edo. Mérida.....	52

Índice de tablas

	Páginas
Tabla 1. Lista de los frugívoros vertebrados. En 586 horas de esfuerzo, con sus frecuencias y porcentajes de eventos de consumo de frutos de <i>M. mammillaris</i> , en Mucumí, Edo. Mérida, Venezuela.....	25
Tabla 2. Tiempos de germinación de semillas de <i>M. mammillaris</i> bajo cuatro tratamientos.....	30
Tabla 3. Comparación entre pares de tratamientos de germinación, número de semillas germinadas, por medio del test de Kaplan-Meier....	32

Índice de figuras

Páginas

Figura 1. Ubicación del área de estudio en la zona semiárida de San Juan de Lagunillas, Edo. Mérida, Venezuela.....	10
Figura 2. Climadiagrama de San Juan de Lagunillas, estación más cercana al área de estudio.....	11
Figura 3. <i>Mammillaria mammillaris</i> : A) individuos con frutos e B) individuos con flores.....	13
Figura 4. Tiempo del desarrollo del fruto de <i>M. mammillaris</i>	15
Figura 5. Características del fruto de <i>M. mammillaris</i>	15
Figura 6. Componentes y colocación de las unidades de filmación.....	17
Figura 7. Pruebas de germinación.....	19
Figura 8. Morfología de <i>M. mammillaris</i>	20
Figura 9. Tasa diaria de producción de frutos de <i>M. mammillaris</i>	21
Figura 10. Relación entre la Tasa diaria de producción de frutos maduros de <i>M. mammillaris</i> y las precipitaciones durante los meses de estudio..	22
Figura 11. Frugívoros vertebrados asociados a los frutos de <i>M. mammillaris</i>	24
Figura 12. Curvas de acumulación y rarefacción de especies vertebradas asociadas a <i>M. mammillaris</i> en Mucumí Edo. Mérida.....	26
Figura 13. Frugívoros invertebrados asociados a los frutos de <i>M. mammillaris</i>	27
Figura 14. Evento de consumo de fruto de <i>M. mammillaris</i>	28
Figura 15. Frecuencia diaria de consumo de frutos de <i>M. mammillaris</i> por los vertebrados asociados.....	29
Figura 16. Porcentaje de germinación diaria acumulada de semillas de <i>M. mammillaris</i> bajo cuatro tratamientos.....	31

Resumen

En este trabajo nos planteamos los siguientes objetivos: i) Hacer el seguimiento del proceso de fructificación desde la antesis hasta la expulsión del fruto del cactus globoso *Mammillaria mammillaris* en el enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela, ii) detectar los principales consumidores de sus frutos al igual que el papel funcional que ejercen sobre las semillas y iii) ver si el paso de las semillas por el tracto digestivo de los dispersores afectan sobre su proceso de germinación. Durante un lapso de ocho meses, contamos mensualmente, durante cinco días, el número de frutos producidos por 120 cactus maduros sexualmente; igualmente, determinamos la composición y estructura del gremio de frugívoros asociados a los frutos de *M. mammillaris*, mediante 586 horas de registros fílmicos con cámaras de video. Los cactus fructificaron durante los ocho meses de observación, exhibiendo un pico de máxima fructificación en el mes de Abril, mientras el tiempo promedio de formación del fruto desde la polinización hasta la expulsión fue de 62 ± 8 días. El ritmo de producción de frutos y el régimen de precipitación de la zona de estudio mostraron una alta correlación ($r=0,90$). Entre los consumidores vertebrados el 62% de los eventos de consumo estuvo representado por los lagartos *Cnemidophorus lemniscatus* y *Ameiva provitae* como dispersores de semillas, mientras que las aves *Colinus cristatus*, *Leptotila verreauxi*, *Tiaris bicolor* y *Crotophaga ani* ocuparon el 38% restante como depredadores de la semilla. En los experimentos de germinación, el 50% (T_{50}) de las semillas defecadas por *C. lemniscatus*, germinaron en los primeros 6 días; el T_{50} de las semillas lavadas y defecadas por *A. provitae* germinaron a los 8 días; y el T_{50} de las semillas con pulpa, a los 10 días. Al comparar por pares los tratamientos, solo hubo dos que no presentaron diferencias significativas *C. lemniscatus* y *A. provitae*, y *A. provitae* y semillas lavadas. El lagarto *C. lemniscatus* fue el principal responsable sobre el consumo y movimiento de las semillas, sino que también ayudo a reducir el tiempo de imbibición, la cual de algún modo ayuda a reducir la depredación de las semillas al estar expuestas en el suelo.

Introducción

Uno de los temas centrales en ecología es el relacionado con la manera en que las interacciones entre las especies surgen, se despliegan y organizan a través de los paisajes, y evolucionan sobre la biosfera. En particular, las interacciones planta-animal han proporcionado desde siempre un sustrato de estudio invaluable para la comprensión de los factores que determinan e influyen en la ecología (Medel *et al.* 2009). Entre las interacciones planta-animal que existen en la naturaleza, destacan principalmente la depredación, el parasitismo y el mutualismo; donde la depredación es el consumo de un organismo (presa) por parte de otro organismo (depredador), estando la presa viva cuando el depredador la ataca por primera vez; el parasitismo por su parte, consiste en un organismo que obtiene sus nutrientes de uno o unos pocos individuos huéspedes, provocándoles habitualmente un daño, pero sin causarles una muerte inmediata; por último el mutualismo se da a las asociaciones entre pares de especies, con beneficios mutuos,. Los individuos de una población de cada especie mutualista crece y/o se reproduce con una tasa superior cuando se hallan en presencia de individuos de otra especie; en otras palabras, incrementa la adecuación (fitness) de ambas especies (Begon *et al.* 1999). En el caso de las interacciones mutualistas se distinguen aquellas donde ambas partes son animales y aquellas donde una parte es un animal y la otra parte es una planta. En este último caso, la planta obtiene un “servicio” por parte del animal, tal como protección contra los enemigos, polinización, dispersión de sus semillas a cambio de una “recompensa”, que puede ser abrigo o alimento (Rodríguez *et al.* 2012).

Entre estas interacciones mutualistas, aquellas que involucran a la polinización son las que han sido más estudiadas, tal vez por ser uno de los procesos más importantes para un ecosistema, pues se calcula que la polinización del 70–90% de las angiospermas es mediada por animales (Kearns *et al.* 1998 y Ollerton *et al.* 2011).

Por otra parte, la dispersión de semillas es una de las etapas más importantes para la reproducción de las plantas, porque permite el transporte y liberación de individuos fisiológicamente independientes y la colonización de nuevos espacios, así como evadir la competencia con sus parentales si las condiciones del ambiente le son favorables para su desarrollo (Willson 1992). La mayor parte de los estudios enfocados a la dispersión de semillas mencionan que aves y mamíferos, diseminan las semillas de un gran porcentaje de las especies de plantas en ecosistemas selváticos tropicales (Forget y Vander Wall 2001). Sin embargo, en ambientes no forestales como los ecosistemas xerofíticos, esta proporción es mucho menor y se reduce casi exclusivamente a las cactáceas columnares, donde aves y murciélagos figuran como los

vehículos más importantes (Soriano *et al.* 1991; Soriano *et al.* 1999; Naranjo *et al.* 2003 y Olesen y Valido 2003) aunque durante los últimos años las cactáceas globosas han recibido mayor atención y los reptiles, especialmente los lagartos, han mostrado un papel protagónico (Olesen y Valido 2003; Godínez 2004 y Casado y Soriano 2010). Los procesos de polinización y dispersión por lagartos son más comunes en islas y ambientes aislados por alguna barrera natural (montañas, ríos o desiertos).

Los estudios sobre germinación de semillas y supervivencia de las plántulas son una faceta de la ecología de gran interés, ya que estos factores pueden condicionar la incorporación de individuos adultos a la población y con ello la regeneración de cualquier ecosistema (Moloney 1986). La germinación y emergencia de la plántula está condicionada, tanto por factores ambientales como por características genéticas de las especies, que determinan su morfología, fisiología y el proceso de desarrollo de las semillas (Flores *et al.* 2004 y Barbosa *et al.* 2008). Las características relacionadas con la dispersión de las semillas también pueden tener una gran influencia en la germinación, debido a que una dispersión restringida puede dar lugar a una competencia entre semillas hermanas y con sus parentales (Cheplick 1992 y Grundy *et al.* 2003); por otra parte, el paso de las semillas por el tracto digestivo de algunos vertebrados (reptiles, aves o mamíferos) ayudan a reducir el tiempo de germinación, tal como ha sido referido por Bravo *et al.* (1995) quienes trabajaron en un bosque subtropical ribereño en Buenos Aires, Argentina, encontrando que las semillas de *Ficus monckii*, que pasan por el tracto digestivo del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) exhiben una reducción en el tiempo de germinación, a la vez que evitan su depredación por parte de algunos invertebrados. En zonas áridas y semiáridas una disminución en el tiempo de germinación puede marcar una diferencia entre el número de semillas depredadas y aquellas que logran establecerse, debido a la intensa depredación por parte de algunos invertebrados principalmente por hormigas, la cual prácticamente consumen completamente el banco de semillas en el ambiente (Ibáñez y Soriano 2004; Navarro y Juárez 2006 y Navarro *et al.* 2008).

Las cactáceas conforman una familia de plantas superiores cuyo rasgo más característico es la posesión de aréolas que son estructuras complejas (yemas), donde surgen las espinas y en algunas cactáceas dan origen a las flores (Bravo-Hollis y Scheinvar 1995). La selección natural ha fijado a través del tiempo en las cactáceas una serie de rasgos adaptativos, que se reflejan en su morfología, fisiología y características bioquímicas, que les han permitido sobrevivir a las condiciones de déficit hídrico en los

ecosistemas xerofíticos, lo cual las han convertido en notables ejemplos de adaptación a este tipo de condiciones (Gibson y Nobel 1986). Entre las adaptaciones anatómicas figuran el engrosamiento del tejido parenquimatoso, donde la planta almacena el agua que logra tomar del suelo en la época de lluvia, el desarrollo de espinas como protección de los depredadores, cerdas, lana, costillas, tubérculos, raíces fibrosas y flores con abundante néctar y frutos carnosos; mientras que entre sus adaptaciones fisiológicas podemos mencionar el metabolismo ácido crasuláceo (CAM), que permite maximizar la eficiencia en el uso del agua (Gibson y Nobel 1986).

Estas características constituyen elementos clave para el mantenimiento de la vida en las zonas áridas y semiáridas, pues las flores y frutos de estas plantas generalmente representan una fuente primaria de agua y alimento (polen, néctar, pulpa de fruta, semillas y tallos) para muchos organismos (insectos, reptiles, aves y mamíferos) que habitan en estos ecosistemas en el que el agua es un recurso muy limitado (Brown *et al.* 1979; Bosque 1984; Sosa y Soriano 1993; Petit y Pors 1995; Silvius 1995; Nassar *et al.* 1997; Soriano *et al.* 1999; Wolf *et al.* 2002; Rojas 2001 y Nassar *et al.* 2003).

Por otra parte, las cactáceas también se ven beneficiadas por esta relación pues tanto la polinización, como la dispersión y germinación de sus semillas dependen de la acción de organismos asociados a sus flores y frutos; Fleming *et al.* (1993), mencionan una relación dependiente para la polinización de cactáceas columnares con murciélagos nectarívoros en Norte América; mientras que Jiménez y Figueroa (2004), describen la importancia de aves y murciélagos, en la dispersión y germinación de las semillas del cactus *Isolatocereus dumortieri* en México.

Algunas cactáceas parecen necesitar de lugares idóneos para su establecimiento, como aquellos bajo la copa de arbustos u otras cactáceas, que proporcionan condiciones de humedad y temperatura favorables, creándose así un efecto nodriza que facilita el establecimiento de las plántulas (Turner *et al.* 1966; McAuliffe 1984; Valiente *et al.* 1991a, b; Valiente y Ezcurra 1991; Nobel 1998; De Viana *et al.* 2000). En estos casos, algunos vertebrados realizan el rol de dispersores, al depositar sus excrementos preferentemente en esos lugares. Algunas cactáceas han desarrollado características morfológicas y fisiológicas especiales que permiten a sus frutos atraer a determinados grupos de animales y ser consumidos; tales conjuntos de características se conocen como síndromes y, en cada caso, reflejan el nexo entre la planta y un tipo concreto de agente dispersor, el cual puede ser físico o biológico (Van Der Pijl 1972). Cuando se

trata de un agente biológico hablamos de relaciones planta-animal y entre los principales síndromes de dispersión de frutos y semillas están los de sauriocoria, ornitocoria y quiropterocoria (Howe y Smallwood 1982) por mencionar algunos de los asociados generalmente con las cactáceas. Un ejemplo de sauriocoria es el trabajo de Castro y Galletti (2004), realizado en Sao Paulo, en el cual mencionan que la cactácea *Cereus peruvianus*, emplea el lagarto *Tupinambis merianae* para la dispersión y germinación de sus semillas; por su parte, la ornitocoria puede ser ilustrada con el trabajo de Silvius (1995) quien encontró en la Isla de Margarita (Venezuela) seis especies de aves consumidoras y dispersoras del cactus columnar *Stenocereus griseus*; finalmente, el trabajo de Soriano *et al.* (1991), permite apreciar la importancia de la quiropterocoria, al medir el efecto del murciélago *Glossophaga longirostris* como dispersor de tres cactáceas columnares en zonas áridas de los Andes Venezolanos.

Por otra parte, la presencia de sustancias inhibidoras de la germinación, fue puesta en evidencia por Williams y Arias (1978) quienes trabajaron con frutos de *Stenocereus griseus* y demostraron que un compuesto de estructura semejante al ácido abscísico (ABA) es el responsable de la ausencia de germinación de algunas semillas. A pesar de no conocerse con exactitud la estructura del inhibidor de la germinación en cactáceas, algunos estudios realizados en cactáceas del género *Mammillaria* mencionan que cuando las semillas son tratadas con ácido sulfúrico y Tween (detergente no iónico utilizado en aplicaciones bioquímicas), incrementan el porcentaje de germinación en cactáceas, e igualmente reducen el tiempo de germinación (Navarro y Juárez 2006). Navarro *et al.* (2008), mencionan dos especies del género *Mammillaria* (*M. hamata* y *M. sphacelata*) cuyas semillas bajo diferentes tratamientos de ácido sulfúrico, Tween y lavadas con agua, reducen el tiempo de germinación con relación al de aquellas que no recibieron ningún tipo de tratamiento; no obstante, el porcentaje de semillas germinadas no mostró diferencia entre tratamientos. Esto sugiere que las semillas posiblemente requieran pasar por el tracto digestivo de un herbívoro para reducir el tiempo de germinación, evitando así la depredación de las semillas al estar expuestas en el suelo. Otros autores han referido este mismo fenómeno en otras cactáceas: así, Cortez-Figueira *et al.* (1994) mencionan que el lagarto *Tropidurus torquatus* ayuda a la germinación del cactus globoso *Melocactus violaceus*, Sosa *et al.* (1996) refieren a *Glossophaga longirostris* no solo como dispersor de semillas de cactáceas columnares, sino que también reduce su tiempo de germinación. Por último, Naranjo *et al.* (2003) investigaron el efecto de la ingestión por aves de semillas de las especies *Stenocereus*

griseus y *Cereus repandus*, listando aquellas especies que ayudan a reducir el tiempo de germinación.

En Venezuela los estudios de dispersión y germinación en los enclaves semiáridos se han enfocado especialmente a cactáceas columnares, donde se han puesto de manifiesto la importancia de aves y murciélagos (Soriano *et al.* 1991, 1999; Ruiz y Soriano 2001; Naranjo *et al.* 2003). Con relación a las cactáceas globulares; Larrea *et al.* (2008) sugieren nodricismo para individuos de *Mammillaria mammillaris* y *Melocactus schatzlii*, quienes crecen espacialmente asociadas a dos arbustos mimosoideos de los géneros *Acacia* (31,6 %) y *Prosopis* (51.4%) y muy pocas especies de cactus globosos crecen en áreas abiertas (17%), en el enclave semiárido de Lagunillas, Mérida; por otra parte, Casado y Soriano (2010) estudiaron la fructificación, frugivoría y dispersión del cactus globoso *Melocactus schatzlii*, cuantificando la producción de frutos. El estudio reveló que los lagartos *Ameiva provitae* y *Cnemidophorus lemniscatus* eran los mayores consumidores de frutos de *M. schatzlii* en Mucumí, Mérida; sin embargo, no pudieron poner de manifiesto su papel funcional como dispersores, debido a que en las pruebas de germinación realizadas en semillas ingeridas por estos dos lagartos, *Cnemidophorus lemniscatus* no mostró diferencias significativas entre los tratamientos de semillas lavadas y semillas no lavadas, mientras que las pasadas por el tracto de *Ameiva provitae*, parecen responder negativamente.

Melocactus y *Mammillaria* representan los únicos géneros de cactáceas globulares en Venezuela y este último sólo está representado por dos especies (*M. mammillaris* y *M. columbiana*) de las cuales apenas conocemos algunos aspectos de su disposición espacial y de su fenología (Hokche *et al.* 2008; Larrea *et al.* 2008; Rondón y Pulido 2001). En particular, *M. mammillaris* es considerada como especie endémica de Venezuela al localizarse exclusivamente en la Cordillera de Mérida y en los estados Lara y Aragua (Hokche *et al.* 2008); además, aparece listada en la categoría “insuficientemente conocida” (IC) en el Libro Rojo de la Flora de Venezuela (Llamozas *et al.* 2003).

En el enclave semiárido de Lagunillas, estado Mérida, *M. mammillaris* convive con otra cactácea globosa, *Melocactus schatzlii* de la cual existen referencias sobre su morfología y algunos aspectos de su dispersión de semillas (Casado y Soriano 2010). Esta cactácea comparte con *M. mammillaris* algunas semejanzas como ser cactáceas globosas; presentar frutos carnosos de forma similar y de un color rojo. Tales semejanzas posiblemente nos hagan pensar que además podrían compartir los

frugívoros con los que se asocian e inclusive la incidencia de visitas de cada uno de ellos. No obstante, los frutos de *M. schatzlii*, son más grandes y posiblemente contienen un mayor número de semillas; por lo tanto, estas diferencias en tamaño no nos permite estar tan seguros de su comportamiento en este último punto. Entre los frugívoros que se asocian a *M. schatzlii* destacaron los lagartos *Ameiva provitae* y *Cleminosphorus lemniscatus* por movilizar un mayor número de semillas; por ende, aunque pensamos que los frugívoros asociados a *M. mammillaria* pueden ser los mismos, cabe la posibilidad que muestren diferencias en las incidencias, como consecuencia de las diferencias de tamaño de los frutos que ofrecen ambas especies. Hutchinson (1959) postula que especies de invertebrados y aves que exhiben una diferencia de 1,26 veces en medidas lineales (pico-cloaca en aves), permiten la coexistencia de dos o más especies. Pensamos que las diferencias en el tamaño de los frutos pueden generar diferencias en la preferencia de los lagartos asociados. Otro punto importante a tomar en cuenta es la producción de frutos de *M. mammillaris* para saber que tan disponible es este recurso para los frugívoros y si de algún modo compensa la eventual carencia de recursos para en ensamble de frugívoros del sitio.

En este trabajo, hemos considerado importante tomar en cuenta este cactus globoso y efectuar un estudio sobre las interacciones que tiene con los potenciales dispersores y depredadores de sus semillas, y así contribuir a: i) generar información de base que pueda ser usada en la conservación de esta especie que se encuentra amenazada por la creciente población humana, los cultivos (caña de azúcar y ají dulce) y la ganadería vacuna (Rondón y Pulido 2001); ii) también pretendemos poner en evidencia la importancia que tiene *Mammillaria mammillaris* para el resto de los organismos que consumen sus frutos y viven en estos enclaves semiáridos; iii) detectar el balance entre el número de semillas dispersadas y aquellas que son depredadas, lo cual puede incidir sobre la dinámica de la población; iv) observar si existe diferencia en cuanto a los frugívoros asociados a los frutos de *Mammillaria mammillaris* y *Melocactus schatzlii* descritos por Casado y Soriano (2010) ya que ambas cactáceas globosas se encuentran en este mismo enclave, por consiguiente puede que los frugívoros asociados sean los mismos tanto reptiles como aves, aunque pensamos que el número de incidencias en el consumo de los frutos son distintos, debido a que *M. schatzlii* es una cactácea de mayor tamaño que *M. mammillaris*, por ende presenta frutos de mayor tamaño y con mayor recompensa hídrica, lo cual puede afectar el número de incidencias por parte de los frugívoros.

Debido a los escasos trabajos hechos al cactus globoso *M. mammillaris* nos hemos propuesto obtener y dar a conocer la información referente tanto de sus características morfológicas como los tipos de las interacciones que posee con otros organismos. En tal sentido, proponemos las siguientes hipótesis y objetivos:

Hipótesis

- Debido a que los frutos de *M. mammillaris* y *Melocactus schatzlii* comparten características en cuanto a color y forma, pensamos que los frugívoros asociados a esta especie sean los mismos. Sin embargo, la diferencia que ofrecen en tamaño, puede generar preferencias diferenciales entre los frugívoros.
- A pesar de no existir trabajos referentes sobre dispersores en cactáceas del género *Mammillaria*, suponemos que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los posibles dispersores, ayudará a reducir el tiempo de germinación en comparación con aquellas semillas que no tengan ningún tipo de tratamiento, contribuyendo a reducir el tiempo de exposición a la depredación de las semillas.

Objetivos

- Determinar la morfología general de *Mammillaria mammillaris*; principalmente del fruto, para así conocer su tamaño, número de semillas y porcentaje de agua por fruto.
- Determinar el tiempo de formación y expulsión del fruto.
- Estimar tanto la abundancia como la producción de frutos a lo largo de nuestras observaciones y de la disponibilidad de estos para los diversos frugívoros que se asocien.
- Encontrar la composición y estructura del gremio de frugívoros asociado a los frutos de *M. mammillaris* y establecer el papel funcional de cada uno de las especies frugívoras, frente a las semillas de *M. mammillaris*; es decir, si se trata de especies depredadoras (que causen algún daño químico o físico a la semilla, evitando la germinación) o dispersoras (aquellas que no causan ningún tipo de daño a la semilla).
- Determinar si el paso de las semillas por el tracto digestivo de los dispersores determina alguna diferencia en el tiempo de germinación con relación a las semillas no sometidas a ningún tratamiento.

Área de estudio

El área de estudio está situada en el enclave semiárido de Lagunillas, estado Mérida, Venezuela, en una localidad denominada Mucumí, la cual se ubica en la cuenca media del Río Chama en su margen derecha, a 2 Km SW de San Juan de Lagunillas ($8^{\circ}30'10''$ N y $71^{\circ}21'53''$ W), y 1000 m de elevación (Figura 1).

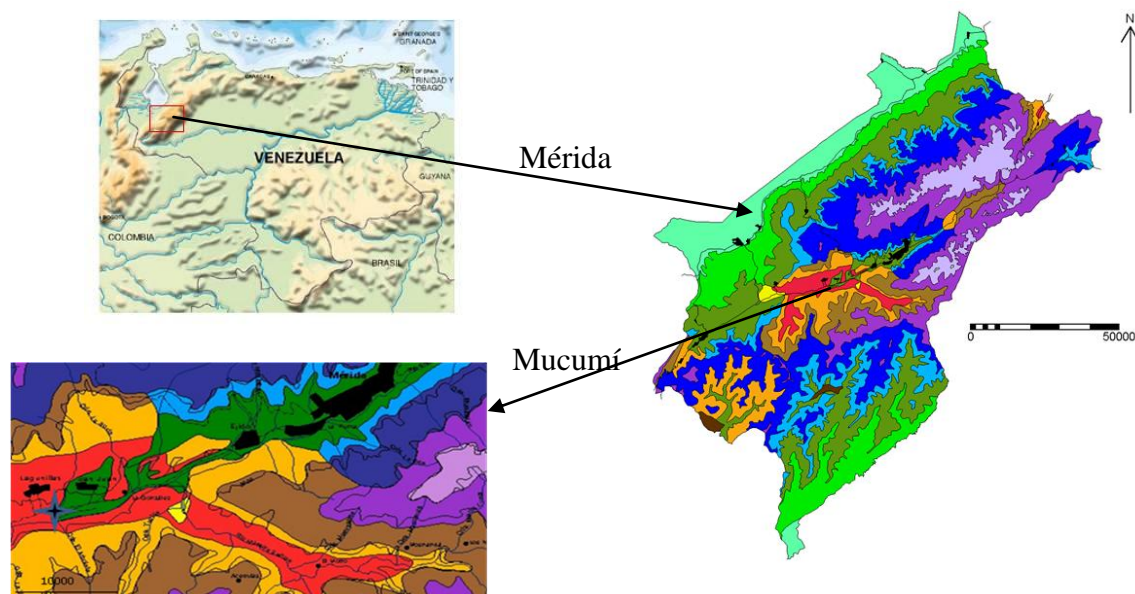


Figura 1. Ubicación del área de estudio en la zona semiárida de San Juan de Lagunillas, Edo. Mérida, Venezuela.

La geología y geomorfología de este enclave, es el producto de amplias acumulaciones aluviales, con zonas de pendientes fuertes a moderadas, cortadas por taludes, que integran una muy tallada fosa tectónica. Los suelos presentan un alto porcentaje de arena, con una fracción casi inexistente de materia orgánica y poca retención de agua, ocasionando que la erosión geológica sea muy evidente (Rojas 1970; Goudet 1978).

El clima de Mucumí está caracterizado por una precipitación media anual de 538 mm, distribuidos en un patrón bimodal, con máximos entre Abril-Mayo y Septiembre-Octubre, con un patrón de temperatura isotérmico, (promedio = 23°C) y una humedad relativa promedio del aire de 76%; cuya combinación ocasiona un déficit hídrico a lo largo de casi todo el año (Andressen y Ponte 1973; Rondón 2001; Figura 2).

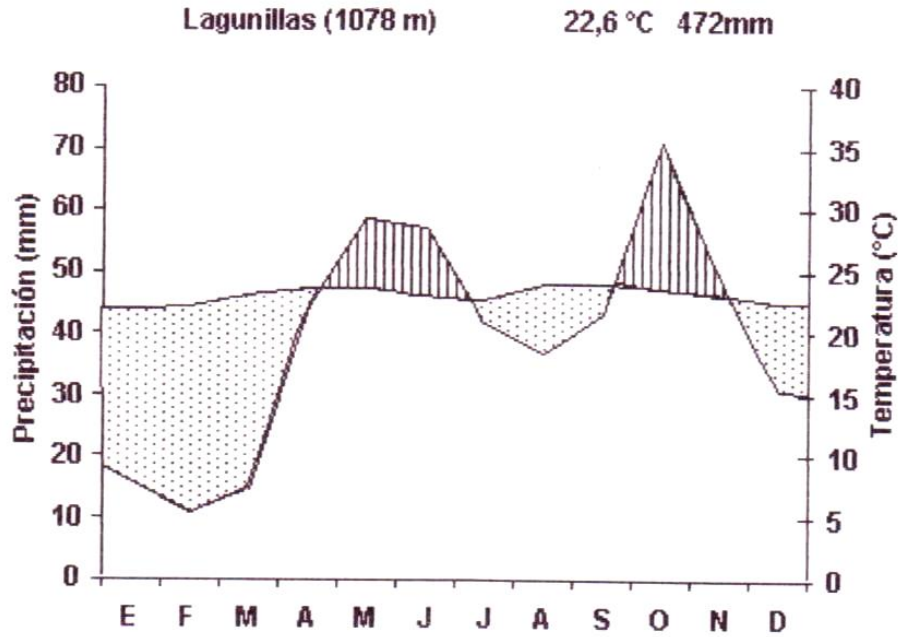


Figura 2. Climadiagrama de San Juan de Lagunillas, estación más cercana al área de estudio (tomada de Soriano *et al.* 1991)

El área de estudio pertenece a la unidad ecológica arbustal espinoso, en la cual se diferencian tres estratos: uno superior constituido por leguminosas de los géneros *Prosopis* y *Acacia*, que forman un dosel abierto de 3,0 a 4,0 m de altura y por tres especies de cactáceas columnares de los géneros *Stenocereus*, *Cereus* y *Pilosocereus*, los cuales son emergentes del dosel. Seguidamente, se aprecia un estrato intermedio de 0,5 a 2,0 m, conformado principalmente por especies de los géneros *Croton*, *Cordia*, *Jatropha* y *Opuntia*. Finalmente, observamos un estrato inferior, de 0 a 0,4 m, constituido por cactáceas de los géneros *Opuntia*, *Melocactus* y *Mammillaria* (Ataroff y Sarmiento 2004). En el caso de la Mucumí su vegetación corresponde a la subunidad de Cardonal abierto, que exhibe una proporción menor de especies de leguminosas arbustivas frente a las cactáceas columnares, presentando mayor apertura del dosel y con mayor proporción de suelo desnudo (Soriano y Ruiz 2003).

Debido a la creciente ocupación humana de la zona, este enclave semiárido se ha sometido a una fuerte y prolongada intervención por distintas actividades antrópicas, como complejos habitacionales y de recreación, cría de ganado especialmente vacuna, deforestación para la agricultura (caña de azúcar y ají dulce) y obtención de leña, así como vertederos de basura (Rondón 2001). Esto ha ocasionado el deterioro ambiental de zonas en las que necesitamos conocer como se integran las especies en distintos gremios y como interactúan en estos ecosistemas semiáridos. Aunque no poseemos

datos sobre la densidad poblacional de *M. mammillaris* en Mucumí, Rondón (2001) y Larrea *et al.* (2008) mencionan que es una especie abundante en el enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, aunado a nuestras observaciones indican que se trata de una especie de fácil observación, razón por la cual hemos elegido esta localidad para realizar nuestro estudio.

Metodología

1.- Descripción de *Mammillaria mammillaris*:

La cactácea *M. mammillaris* es una planta solitaria, que puede llegar a formar pequeños grupos, es una cactácea globosa o cortamente cilíndrica, de color verde pálido, de hasta un poco más de 60 mm de alto; presenta mamas lanosas en las axilas, estas mamas suelen ser cónicas de 5 a 7 mm de largo, las cuales son firmes y exudan un jugo lechoso cuando son cortados; las areolas al principio son densamente lanosas; con 10 o 12 espinas radiales, con forma de aguja que suelen ser gruesas, de color pardo – rojizas, de 5 a 7 mm de largo las más grandes y las pequeñas de 3 a 4 mm; las flores llegan a ser de 10 mm de longitud, de color blanco cremoso, cuyos pétalos externos son angostos, sus frutos son de 15 a 20 mm de largo, cuneiformes, de color rojo (Figura 3), cuyas semillas son pequeñas de color marrón amarillentas (Rondón 2001).

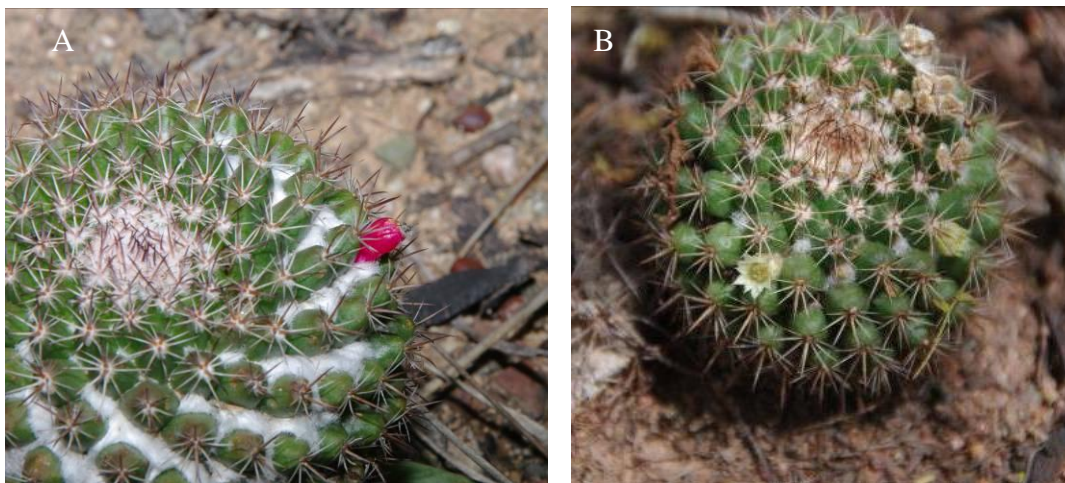


Figura 3. *Mammillaria mammillaris*: A) Individuo con frutos e B) individuo con flores.

2.- Observaciones sobre *M. mammillaris*:

2.1.- Morfología. En individuos sexualmente maduros (aquellos que poseían flores y/o frutos) de *M. mammillaris* (n=49), medimos la altura máxima desde la base y el diámetro del tallo; con la finalidad de apoyar los datos registrados por Rondón (2001).

2.2.- Tiempo de desarrollo de los fruto. Seleccionamos 50 individuos y marcamos una flor por cada planta, que haya completado la antesis sin sufrir ningún

tipo de depredación, atando un hilo blanco entre las mamas que rodean la flor (Figura 4A). Semanalmente realizamos chequeos del desarrollo de los frutos, hasta que notamos que la expulsión era inminente, en ese momento, aumentamos la frecuencia de nuestras observaciones hasta la emergencia el fruto.

2.3.- Tiempo desde la emergencia hasta la expulsión del fruto. Marcamos 30 frutos situados de tal manera que ya fueran visibles a los consumidores y determinamos el tiempo que emplearon en desprenderse. Evitamos la depredación de los frutos marcados, por medio de un excludor el cual elaboramos con malla de plástico con ojos de aprox. 1 mm de diámetro, esta malla cubrió completamente a la cactácea, impidiendo así el acceso a los consumidores, Casado y Soriano (2010) mencionan que esta malla no causa ningún tipo de efecto a los frutos (Figura 4B). También evidenciamos en qué momento del día (mañana o tarde) fue más rápida la expulsión de los frutos con la finalidad de ver si existía una preferencia por parte de los frugívoros dependiendo de cuánto sobresalía el fruto de entre las mamas.

2.4.- Frecuencia de producción de frutos. Determinamos la frecuencia de aparición de frutos en 120 individuos adultos de *M. mammillaris*, distribuidos en una zona con relativa abundancia de cactus, a los que observamos durante cinco días consecutivos a mediados de cada uno de los ocho meses que cubren el lapso de Octubre de 2011 a Mayo de 2012, basándonos en la fenología de esta cactácea que señala un periodo de floración y fructificación en los meses de Diciembre-Abril y Enero-Mayo, respectivamente (Rondón y Pulido 2001). Etiquetamos cada cactus cerca de la base utilizando palillos de madera, marcados con un número (Figura 4C), donde anotamos el número de frutos que se desarrollaron en las mamas. Finalmente, anotamos día, hora de inicio y fin de las observaciones. Posteriormente, realizamos una representación gráfica de los promedios mensuales de los cinco días de registros.



Figura 4. Tiempo de desarrollo del fruto de *M. mammillaris*, A) Marcado de flor; B) Excluidor de tela plástica para evitar el consumo de frutos y C) Marcado de 120 individuos, para determinar la frecuencia de aparición de frutos.

2.5.- Características de los frutos. Analizamos la cantidad de agua contenida en 36 frutos procedentes de plantas diferentes, las cuales transportamos hasta el laboratorio en envases plásticos herméticamente cerrados para evitar su deshidratación. Con un calibrador marca Mitutoyo® (0,01mm apreciación), tomamos las medidas de largo y diámetro mayor del fruto, registramos su peso fresco en una balanza digital marca Kern ABS (Max. 220g y d=0.01mg), posteriormente colocamos los frutos en una estufa hasta obtener un peso constante para obtener el contenido de agua por la diferencia entre el peso inicial y el final (Figura 5). Finalmente, cuantificamos las semillas de cada fruto, distinguiendo entre semillas viables, de color pardo amarillento y semillas abortadas, de apariencia translúcida o rugosa. Con estos datos, calculamos los promedios, desviación y error estándar, para cada uno de los grupos de medidas definidas. Adicionalmente, compararemos nuestros datos con los registrados por Casado y Soriano (2010) para otra cactácea globosa de la zona de estudio (*Melocactus schatzlii*) con la finalidad de ver si el tamaño de los frutos incide de alguna manera en la preferencia de los frugívoros.

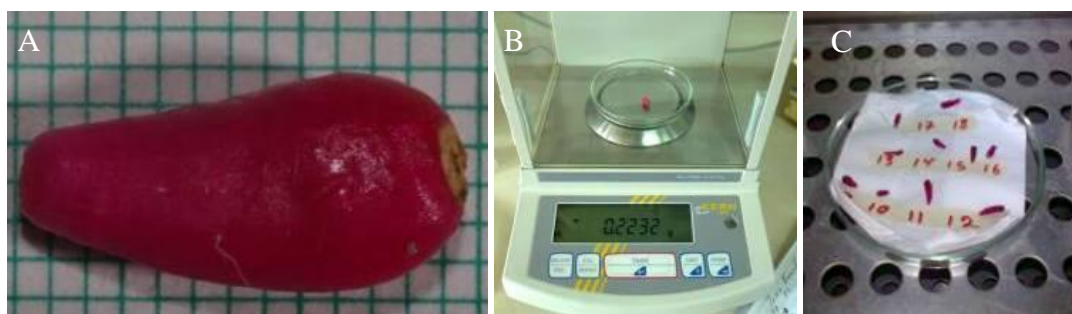


Figura 5. Características del fruto de *M. mammillaris*: A) medida del fruto, B) peso fresco y C) fruto dentro de la estufa para obtener un peso constante.

3.- Frugívoros asociados:

3.1.- Listado de especies, frecuencia y duración de los eventos de consumo.

El gremio de frugívoros asociados a *M. mammillaris* que consideramos en este trabajo, estuvo configurado por aquellas especies que consumieron o removieron los frutos parcial o totalmente de entre las mamas, el suelo o cualquier superficie en la que se encontraron, después de su emergencia y posterior caída. Para obtener el inventario de los frugívoros diurnos y/o nocturnos, realizamos filmaciones de 24 horas entre los meses de Octubre de 2011 a Mayo de 2012, por medio de una unidad de filmación que consta de: una cámara de seguridad, marca LorexTM, Strategic Vista Corp., modelo No. CVC6993, color CCD, 200 mA. de consumo y con visión infrarroja (IR); un equipo de grabación de cintas VHS, marca JVC^R, modelo HR-J3009UM, SQPB; un monitor portátil de 8,9 cm, marca COBY^R, modelo TF-TV350 para ajustar la distancia y el encuadre; y un inversor DC-AC marca JENSEN^R, modelo JP30. Sostuvimos la cámara mediante un soporte de madera y alambre, y la colocamos a unos 250 mm de un individuo con frutos. El equipo fue alimentado por una batería de automóvil de 700 A., 12 Volt. DC, cuya corriente hicimos pasar por el inversor, para obtener un voltaje de salida de 110 Volt. AC. a excepción de la batería y la cámara, colocamos el resto de las piezas de filmación en una caja plástica con tapa para así resguardarlos del polvo, la humedad y la lluvia (Figura 6A). Colocamos la cámara de tal manera que captase la porción de suelo donde pudiera caer el fruto cuando fuera expulsado y así poder identificar a los posibles consumidores de frutos en el suelo (Figura 6B).

El lugar donde establecimos el campamento al igual que el centro de video-grabaciones dependió de la presencia de individuos con frutos y de la extensión de los cables transmisores de imagen cámara/tv. Este cable posee una extensión de 19 m., el cual nos permitió alejarnos suficientemente de la cámara para no interferir o alterar el comportamiento de cualquiera de los posibles frugívoros. Con los registros fílmicos, obtuvimos la lista y frecuencia de aparición de los frugívoros asociados a *M. mammillaris*. Una vez identificados, realizamos colectas de las especies más frecuentes, partiendo de la lista de visitas efectivas (*Ve*), siendo *Ve* todas aquellas donde existió consumo de los frutos en el lugar o su remoción total, siempre y cuando hayan salido fuera del campo visual de la cámara, en aquellos casos en los que observamos un consumo total del fruto registramos la fecha, hora y duración del evento; además, contamos con el reloj analógico de las filmaciones; por último caracterizamos a los

frugívoros según el comportamiento desplegado al momento del consumo, según lo ha señalado Figueira *et al.* (1994).



Figura 6. Componentes y colocación de las unidades de filmación, A) caja plástica para resguardo del equipo y B) colocación del equipo de filmación.

3.2.- Índices de consumo de los frugívoros. Con la información de las filmaciones, cuantificamos el consumo ejercido por los frugívoros, empleando el índice de consumo específico (*ICe*) propuesto por Casado y Soriano (2010) como una modificación del índice de Soriano *et al.* (1999) el cual pondera la intensidad de uso que cada especie frugívora, asociada a los frutos de *M. mammillaris*, el cual se define como:

$$ICe = (SiVe)/E$$

Donde: *Si* = número promedio de semillas por fruto ingeridas por la especie *i*, valor que estimamos al promediar la sumatoria de semillas viables y abortadas de 36 frutos provenientes de distintos individuos de *M. mammillaris*, *Ve* = número de visitas efectivas por la especie *i*, *E* = esfuerzo total de observación expresado en horas-fruto.

También calculamos el índice de consumo gremial (*ICg*) propuesto por Soriano *et al.* (1999), que cuantifica la intensidad de uso que una categoría funcional ejerce sobre los frutos, el cual resulta de la sumatoria de los *ICe* de los frugívoros.

3.3.- Rasgos etológicos y caracterización de los frugívoros. Mediante los registros fílmicos, caracterizamos el modo de consumo de cada frugívoro asociado, donde averiguamos la manera como logran obtener y consumir el fruto, también

registramos la hora en que se realizó la actividad de consumo. Con esto ubicamos a cada especie de frugívoro dentro de una de dos categorías: i) dispersores, cuando no efectuaron la destrucción química o mecánica del embrión de la semilla y ii) depredadores, que son aquellos que destruyen los embriones. Cuando existieron dudas sobre el rol de una especie en particular, realizamos una revisión bibliográfica sobre sus hábitos alimentarios y así poder asignarla a una de las categorías mencionadas.

5.- Pruebas de germinación.

Obtuvimos las semillas de 50 frutos de diferentes individuos de *M. mammillaris*, cuyas pulpas de los frutos mezclamos hasta homogeneizarlas, con la finalidad de eliminar las variaciones individuales, de acuerdo con el método utilizado por Naranjo *et al.* (2003). Utilizamos esta mezcla en dos de los tres tratamientos siguientes: **i) Semillas lavadas:** lavamos una parte de la mezcla de pulpa de semillas con agua corriente, con el movimientos y presión de los dedos, retiramos manualmente todo el mucílago a su alrededor; con el fin de eliminar los posibles inhibidores de la germinación de las semillas; **ii) Semillas no lavadas:** empleamos las semillas tomadas directamente de la mezcla; este tratamiento consideró a las semillas en presencia de sus posibles inhibidores; **iii) semillas ingeridas:** utilizamos semillas defecadas por las especies seleccionadas, que previamente alimentamos con frutos de *M. mammillaris*. En cada uno de los tres tratamientos, realizamos 10 réplicas, empleando cápsulas de petri tapadas, conteniendo 50 semillas, colocadas en hojas de papel absorbente (Figura 7A). Todos los días revisamos las semillas de cada tratamiento y rociamos con un poco de agua para mantenerlas hidratadas. Seguidamente, cuantificamos y retiramos las semillas que hubiesen iniciando la germinación, considerando a todas aquellas en las que haya emergido la radícula (Salisbury y Ross 1992; Figura 7B). Para evitar ataque de hongos, aplicamos a cada cápsula de petri, unas gotas de solución comercial al 1% de hipoclorito de Na, al segundo día de haber iniciado los tratamientos.

Obtuvimos las semillas tratadas por los frugívoros, introduciendo a cada ejemplar en cuestión en un terrario donde colocamos de dos a cuatro frutos de *M. mammillaris* en el piso. Diariamente revisamos el contenido de las jaulas, recogimos y guardamos las defecaciones, de las cuales separamos las semillas intactas, hasta obtener el número necesario para la realización de las pruebas.

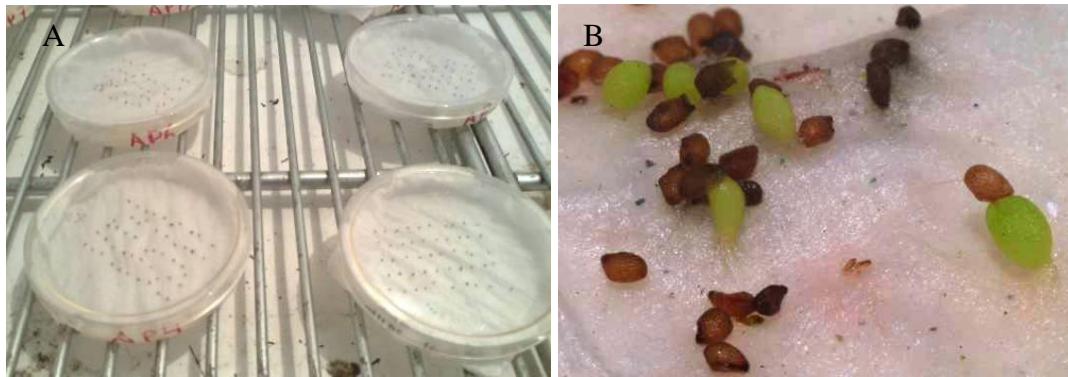


Figura 7. Pruebas de germinación: A) tratamientos y B) emergencia de la radícula.

5.- Procesamiento de los datos.

Con los datos obtenidos de las pruebas de germinación de cada tratamiento, construimos gráficas con el número acumulado de semillas germinadas en el tiempo de duración de las pruebas, cuyas curvas comparamos por pares de tratamientos por medio del test de Kaplan-Meier; esta prueba no paramétrica estima la función de supervivencia de datos de tiempo de vida (Scott *et al.* 1984), para poder comprobar si existen diferencias estadísticamente significativas entre ellas.

Para poder relacionar la producción de frutos y la precipitación, empleamos el coeficiente de correlación de Spearman (Siegel y Sidney 1972). Con el propósito de estimar el número de especies frugívoras que se alimentan de *M. mammillaris*, construimos una curva de acumulación de especies en función del tiempo de filmaciones, donde comparamos con la curva estimada por la función de Mao Tau con 95% de confianza, junto con los valores teóricos de la riqueza de especies que proponen los índices de Chao 2 y Jack Knife, a través del programa Estimates 750 (Colwell, 2005).

Resultados

1.- Observaciones sobre *Mammillaria mammillaris*:

1.1.- Morfología: El promedio de la altura del tallo \pm desviación estándar en individuos sexualmente maduros ($n=49$), fue de $88,9 \pm 34,1$ mm, con una altura mínima de 37,6 y una máxima de 214,9 mm. Así mismo, el promedio del diámetro mayor \pm desviación estándar, de los mismos individuos fue de $68,6 \pm 12,9$ mm, con un diámetro menor de 50,6 mm y un diámetro mayor de 99,3 mm (Figura 8).

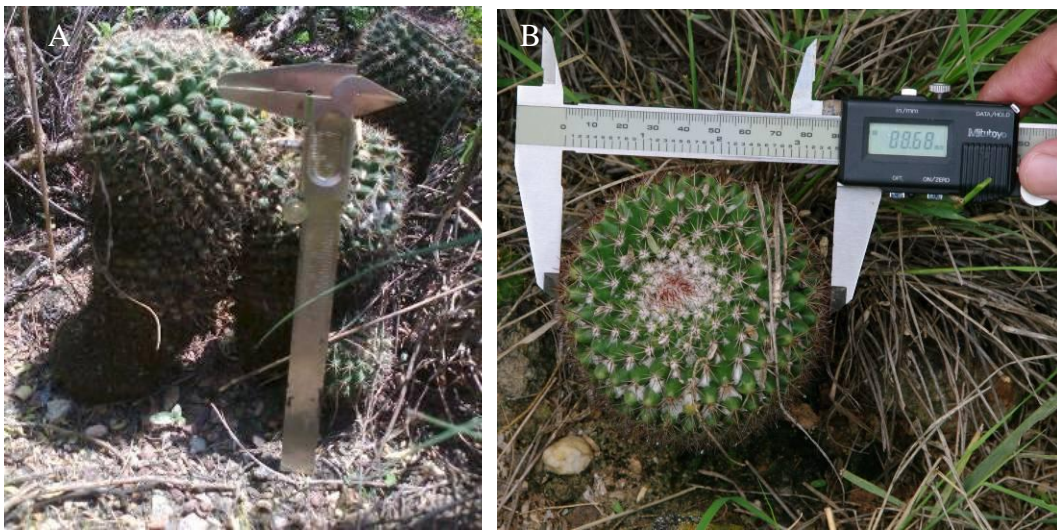


Figura 8. Morfología de *M. mammillaris*: A) individuo que sobre pasa los 170 mm de altura y B) medición del diámetro de los individuos.

1.2.- Tiempo de desarrollo de los fruto. El tiempo promedio empleado desde la polinización ($n=50$ flores) hasta la formación de los frutos de *M. mammillaris* \pm desviación estándar del desarrollo de los frutos fue de 62 ± 8 días, con un tiempo mínimo 48 días y un máximo de 80 días ver (Apéndice 1).

1.3.- Tiempo desde la emergencia hasta la expulsión del fruto. En cuanto a la expulsión de los frutos ($n=30$) de entre las mamas, el promedio \pm desviación estándar (junto con el tiempo mínimo y máximo de expulsión del fruto) fue de 52 ± 8 horas (32–73 horas), donde observamos que la mayoría de las expulsiones ocurrieron después de las 1400 horas (Apéndice 2). Por otra parte, cuando los frutos eran expulsados dejaban una pequeña concavidad apenas visible que a los pocos minutos terminaba por cerrarse;

de igual forma pasó con los frutos que eran arrancados con más de la mitad de su longitud entre las mamas.

1.4.- Frecuencia de producción de frutos. Durante los ocho meses que duraron nuestras observaciones, el 92,5% de los 120 individuos observados de *M. mammillaris*, produjo frutos, mientras que sólo el 7,5% restante no lo hizo. De esta manera, logramos distinguir un punto de máxima fructificación en el mes de Abril y posiblemente otro en el mes de Octubre, debido a que no poseemos datos del mes anterior no sabemos si se trata de un pico de fructificación o una disminución en cuanto a la producción de frutos del mes de Septiembre (Figura 9).

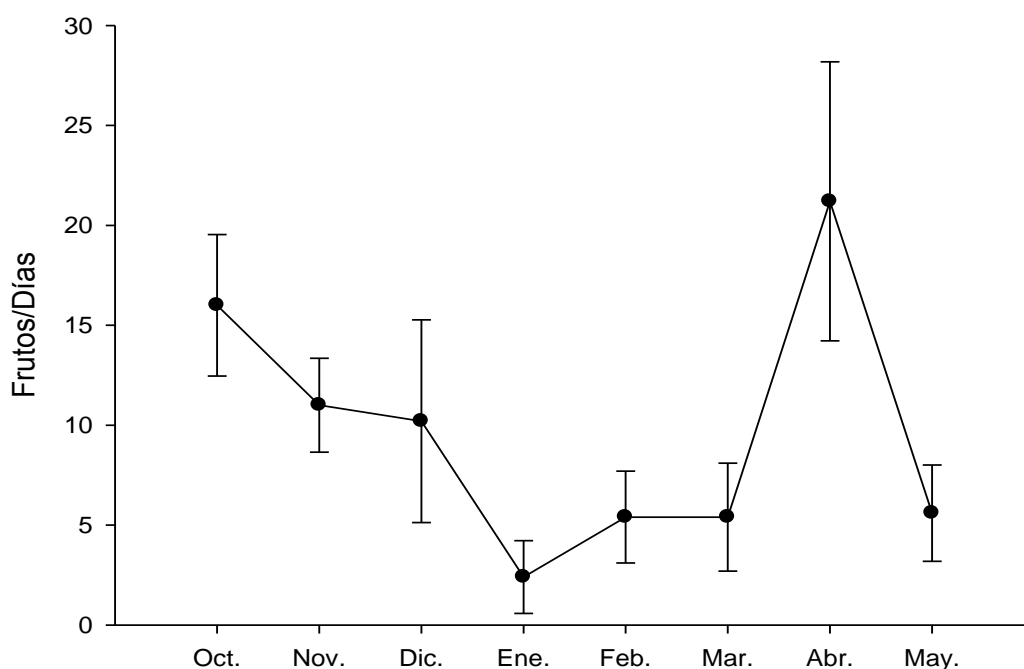


Figura 9. Tasa diaria de producción de frutos de *M. mammillaris* (n=120) en el periodo de octubre 2011-mayo 2012 en la localidad de Mucumí, Edo. Mérida. Las barras representa la Desviación Estándar.

Nuestros datos sobre la producción de frutos de *M. mammillaris* sugieren una dependencia sobre el régimen de precipitación local durante los meses de estudio (Figura 10). Esta afirmación se ve reforzada cuando comparamos los datos antes mencionados empleando el coeficiente de correlación de Spearman (Siegel y Sidney, 1972), el cual arroja una alta correlación ($r = 0,90$).

1.5.- Características de los frutos. Los frutos estudiados de diferentes plantas (n=36) mostraron una longitud promedio \pm desviación estándar de $15,9 \pm 3,9$ mm, con una longitud mínima de 9,9 mm con un máximo de 26,1 mm; así como un diámetro promedio de $5,5 \pm 0,7$ mm, con un diámetro mínimo de 4,1mm y un máximo de 7,8 mm. El peso fresco promedio del fruto fue de $0,14 \pm 0,06$ g, con un mínimo de 0,05 g y un máximo de 0,27 g y el porcentaje del agua contenida fue de $83,99 \pm 3,01\%$, con un 78,18% de agua como mínimo y un máximo de 90,36%). Por otra parte, el número promedio de semillas por fruto fue de 62 ± 3 semillas, registrando 12 semillas como mínimo y 96 semillas como máximo, del cual el 3,7% correspondieron a semillas inviables (Apéndice 3).

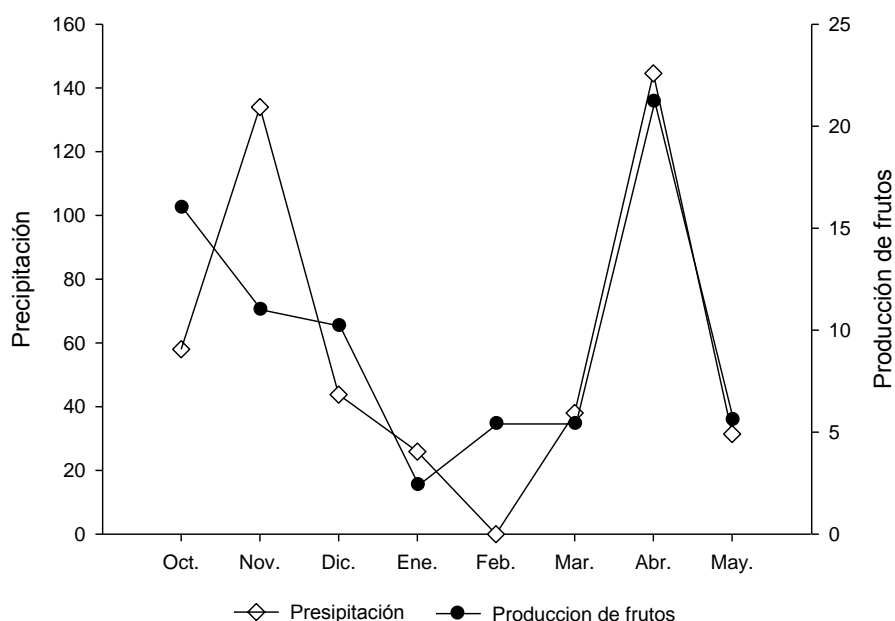


Figura 10. Relación entre la Tasa diaria de producción de frutos maduros de *M. mammillaris* y la precipitación durante los meses de estudio (datos proporcionados por el INIA).

2.- Frugívoros asociados:

2.1.- Listado de especies, frecuencia y duración de los eventos de consumo.

2.1.1- Frugívoros vertebrados: Con un esfuerzo total de 586 horas de filmación (394 horas diurnas y 192 horas nocturnas) obtuvimos una lista de visitantes vertebrados compuesta por dos especies de lagartos (*Cnemidophorus lemniscatus* y *Ameiva provitae*) y cuatro especies de aves (*Tiaris bicolor*, *Leptotila verreauxi*, *Colinus*

cristatus y *Crotophaga ani*; Figura 11 y Tabla 1) cabe mencionar que todas estas especies son de actividad diurna y no detectamos la presencia de frugívoros vertebrados nocturnos, a pesar de haber realizado registros durante 174 horas nocturnas. La lista obtenida parece ser muy próxima a lo que podríamos esperar en este ambiente, pues la curva de datos observados se aproxima muy estrechamente a la curva de rarefacción predicha por el modelo de Colwell (2005) y se encuentra dentro de los límites de confianza del 95% que estipula este modelo, (Figura 12). De igual manera, los valores estimados de los índices de Chao 2 y Jack-knife fueron de 6,0 y 6,97 especies, respectivamente, lo cual refuerza lo antes señalado.

Entre los frugívoros vertebrados destacan los lagartos, con el 62% de los eventos de consumo, donde *C. lemniscatus* aportó el 36% de todos los eventos de consumo registrados, mientras que *A. provitae* contribuyó con el 26%. El 38% restante corresponde a las cuatro especies de aves (Tabla 1). De las 50 observaciones realizadas, en seis ocasiones los animales (principalmente los lagartos) llevaron el fruto fuera del campo de visión de la cámara (12%). Por otro lado, en 29 ocasiones (60%), el evento de consumo ocurrió después del medio día, y los lagartos arrojaron los mayores valores de frecuencia de estos consumos.

La única condición que incidió sobre la duración de los eventos de consumo fue el tamaño del frugívoro asociado, donde un juvenil de *A. provitae* exhibió el máximo tiempo de consumo (43,93 segundos) y el ave *Colinus cristatus* el menor valor (1,11segundos).

2.1.2-Frugívoros invertebrados: Durante las filmaciones sólo detectamos una especie de invertebrado, la hormiga *Ectatoma ruidum*; Sin embargo, en observaciones visuales, también pudimos constatar la visita de dos Himenoptera de la Familia Formicidae, *Camponotus* sp y *Acromirmex rugosus* (Figura 13), así como la ninfa de un Hemiptera de la Familia Lygaeadae. Aunque los invertebrados ocuparon un tiempo apreciable consumiendo frutos, su importancia en el transporte de frutos y/o semillas es cuestionable, en virtud de la despreciable masa efectiva que es capaz de transportar cada individuo. Los invertebrados antes mencionados no removieron los frutos completamente, su actividad sólo se limitó al consumo de pequeñas porciones (p.ej. ninfas de la Familia Lygaeadae) o transportaron la pulpa con pocas semillas (una o dos semillas). Estas actividades siempre fueron realizadas después del medio día. Dada la

poca importancia que parecen tener los invertebrados en el transporte de semillas, no incluimos este grupo en los cálculos de índice de consumo ni en los rasgos etológicos.



Figura 11. Frugívoros vertebrados asociados a los frutos de *M. mammillaris*: A) *Cnemidophorus lemniscatus*, B) *Ameiva provitae*, C) *Tiaris bicolor*, D) *Leptotila verreauxi*, E) *Colinus cristatus* y F) *Crotophaga ani*.

Tabla 1. Lista de los frugívoros vertebrados. En 586 horas de esfuerzo, con sus frecuencias y porcentajes de eventos de consumo de frutos de *M. mammillaris*, en Mucumí, Edo. Mérida, Venezuela.

Clase	Orden (suborden)	Familia	Especie	Eventos de consumo	Importancia específica (%)	Importancia gremial (%)
Reptilia	Squamata (Lacertilia)	Teiidae	<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	18	36	62
			<i>Ameiba provitae</i>	13	26	
Aves	Galliformes	Odontophoridae	<i>Colinus cristatus</i>	6	12	38
	Columbiformes	Columbidae (Columbinae)	<i>Leptotila verreauxi</i>	5	10	
	Passeriformes	Emberizidae	<i>Tiaris bicolor</i>	5	10	
	Cuculiformes	Cuculidae	<i>Crotophaga ani</i>	3	6	
Totales			6	50	100	100

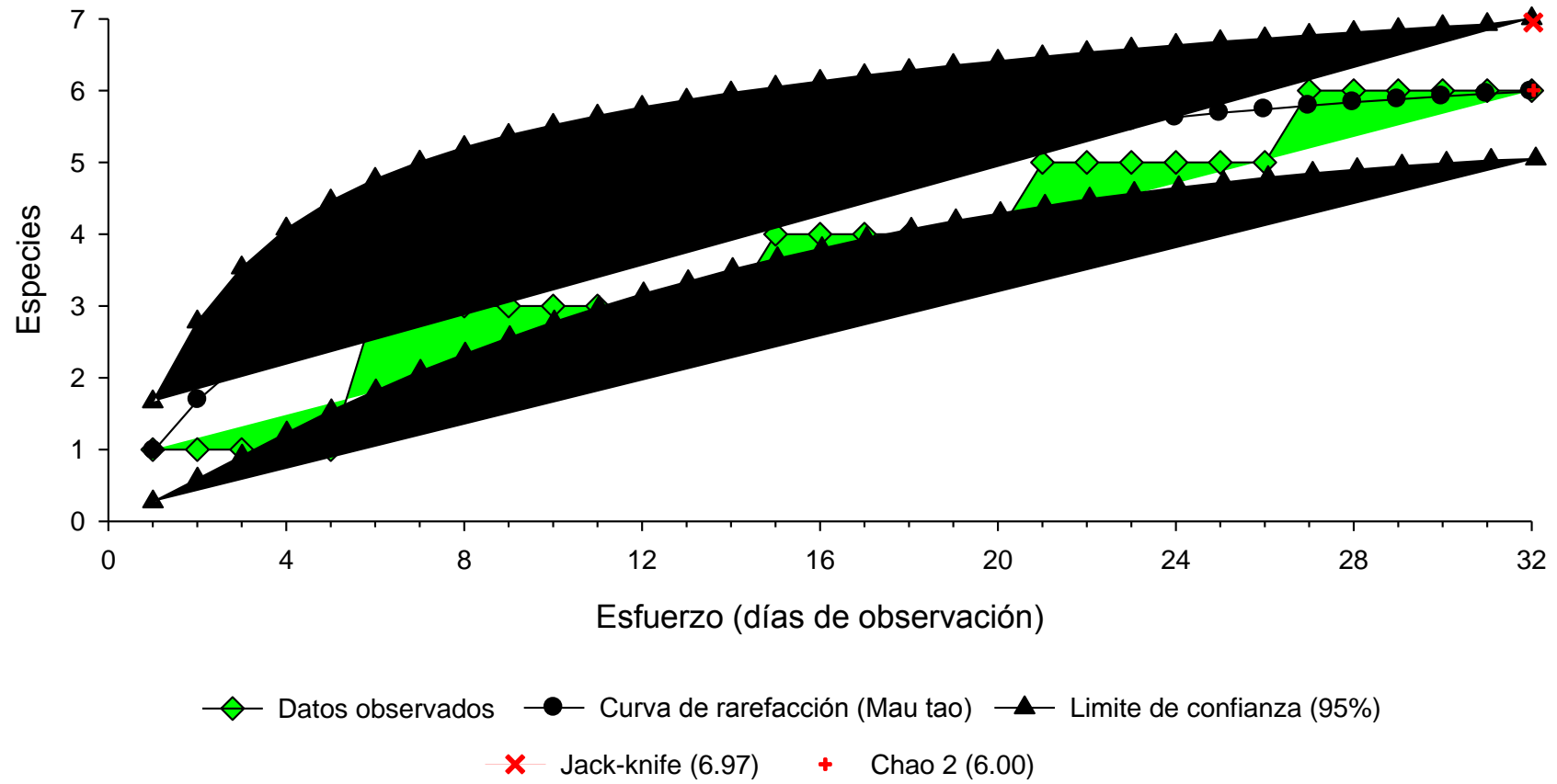


Figura 12. Curvas de acumulación y rarefacción de especies vertebradas asociadas a *M. mammillaris* en Mucumí Edo. Mérida.



Figura 13. Frugívoros invertebrados asociados a los frutos de *M. mammillaris*: A) *Ectatoma ruidum*, B) *Camponotus* sp2. y C) *Acromirmex rugosus*.

2.2.- Índices de consumo de los frugívoros. En el caso de los lagartos, tenemos que para *C. lemniscatus*, el ICe = 2,74 semillas/hora/fruto; mientras que para *A. provitae*, el ICe = 1,98 semillas/hora/fruto. Por lo tanto, *C. lemniscatus* figura como el vertebrado con mayor capacidad de consumo y movilización de semillas de *M. mammillaris*. Con lo que respecta al consumo gremial de estos lagartos, el ICg fue de 4,72 semillas/hora/fruto.

Para el caso de las aves tenemos que *Crotophaga ani* exhibió un ICe = 0,46 semillas/hora/fruto; para *Tiaris bicolor* el ICe = 0,76 semillas/horas/fruto; *Leptotila verreauxi* exhibió un ICe = 0,76 semillas/hora/fruto y en *Colinus cristatus* el ICe = 0,91 semillas/hora/fruto. Siendo esta última especie, el ave con mayor capacidad de consumo y movilización de semillas de *M. mammillaris*. Por su parte, el índice de consumo gremial (ICg) de estas aves fue de 2,89 semillas/hora/fruto.

2.3.- Rasgos etológicos y caracterización de los frugívoros. De acuerdo con la época del año (seca o húmeda), los lagartos encararon diferentes grados de dificultad en la extracción del fruto de *M. mammillaris*. En la época seca, observamos que para obtener el fruto realizaban un mayor esfuerzo por medio de rasguños, alternando con mordiscos e insistentes jalones, esta actividad ocupó un promedio \pm desviación estándar de $26,31 \pm 11,91$ segundos, con un tiempo mínimo de 10,20 segundos y un máximo de 38,94 segundos en el caso de *C. lemniscatus*; en *A. provitae* el tiempo promedio \pm desviación estándar fue de $13,09 \pm 7,25$ segundos, con un mínimo de 9,14 segundos y un máximo de 23,96 segundos. Por otra parte, en la época húmeda los frutos escogidos estaban de tal forma, que los lagartos sólo lo jalaban para arrancarlo por completo, actividad que consumía un tiempo $18,29 \pm 7,43$ segundos con un mínimo de 7,17 segundos y un máximo de 22,44 segundos para *C. lemniscatus* y $6,45 \pm 1,66$ segundos para *A. provitae* con un tiempo mínimo de 4,22 segundo y un máximo de 7,92 segundos (Figura 14).

Ambas especies de lagartos consumieron los frutos directamente del cactus, en la mayoría de las observaciones, luego de obtener el fruto lo tragaban por completo; en pocas ocasiones llegaron a masticarlo o lo masticaban y lo dejaban caer, para volverlo a tomar, repitiendo esta acción varias veces, hasta consumirlo por completo.



Figura 14. Evento de consumo de fruto de *M. mammillaris*: A, B) *A. provitae* y C, D) *C. lemniscatus*

La frecuencia diaria de los eventos de consumo de los vertebrados fue del 60% después del medio día, encabezado por ambos lagartos, quienes manifestaron una actividad continua, entre las 0800–1400 horas (Figura 15). Parece no existir repartición del tiempo de consumo de frutos de *M. mammillaris* entre estas dos especies. En el caso de las aves, presentaron una actividad discreta, donde *Tiaris bicolor*, *Leptotila verreauxi* y *Crotopaga ani*, tuvieron dos periodos de actividad uno que abarca desde las 0800–1000 horas y otro periodo de actividad de las 1300–1600 horas; *Colinus cristatus* presento dos periodos de consumo, uno a las 1300 horas y otra a las 1800 horas (Figura 15).

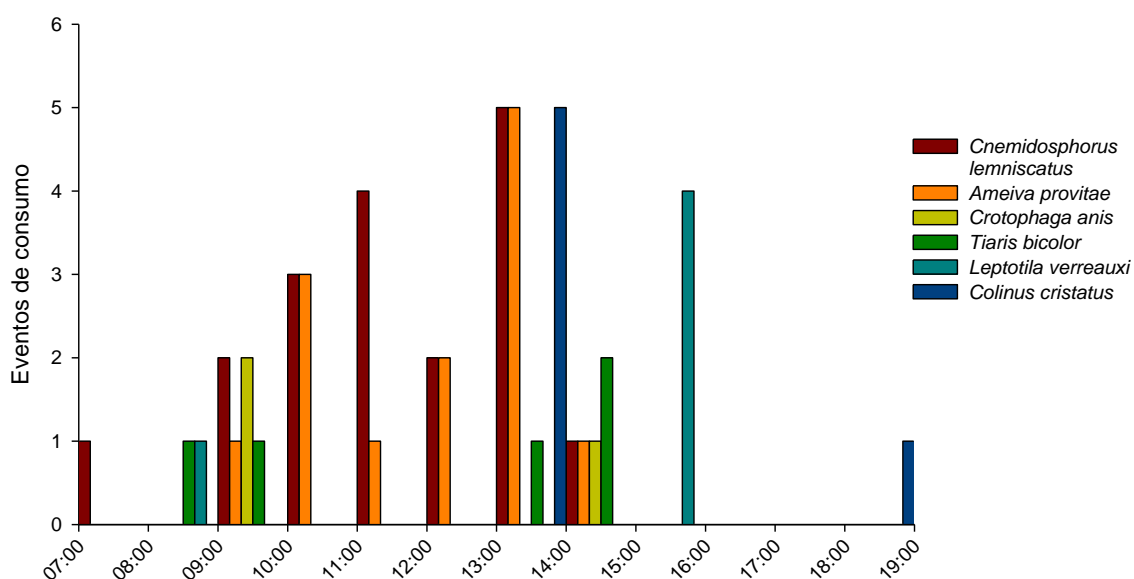


Figura 15. Frecuencia diaria de consumo de frutos de *M. mammillaris* por los vertebrados asociados.

3.- Pruebas de germinación:

Con un esfuerzo de 168 horas/trampa colectamos tres lagartos de *A. provitae* y un lagarto de *C. lemniscatus*, que mantuvimos en cautiverio durante 46 y 53 días, respectivamente. En el caso de los individuos de *A. provitae*, tuvimos que forzarlos a ingerir los frutos, mientras que el *C. lemniscatus* consumió espontáneamente los frutos colocados en el terrario. Al finalizar los experimentos de germinación, liberamos los lagartos en la zona donde fueron capturados. Ambas especies de lagarto no causaron daño físico a las semillas al pasar por su tracto digestivo. Las semillas exhibieron un alto porcentaje de germinación, 86,2% en *C. lemniscatus* y 83,8% para *A. provitae* (Tabla 2), donde la prueba t de Student indica que no existe diferencia significativa ($p = 0.065$) entre los tratamientos de ambos lagartos.

Tanto las semillas ingeridas por los dos lagartos como las lavadas, comenzaron a germinar al cuarto día de inicio del experimento; mientras que las no lavadas, lo hicieron al quinto día. Las semillas ingeridas por *C. lemniscatus* superaron el 50% de germinación (T_{50}) a los siete días de iniciar el experimento, las semillas lavadas e ingeridas por *A. provitae* lo alcanzaron a los nueve días, mientras que las semillas no lavadas lo hicieron a los diez días. Los porcentajes de germinación total (G_T) de las

semillas de *M. mammillaris* alcanzados en cada uno de los cuatro tratamientos se llevo al cabo de 30 días (Tabla 2, Figura 16).

Tabla 2. Tiempos de germinación de semillas de *M. mammillaris* bajo cuatro tratamientos.

Tratamientos	Inicio de la germinación (día)	50% de la germinación T ₅₀ (día)	Porcentaje total de semillas germinadas G _T
<i>A. provitae</i>	4	8	83,80
<i>C. lemniscatus</i>	4	6	86,20
No lavadas	5	10	88,80
Lavadas	4	8	90,00

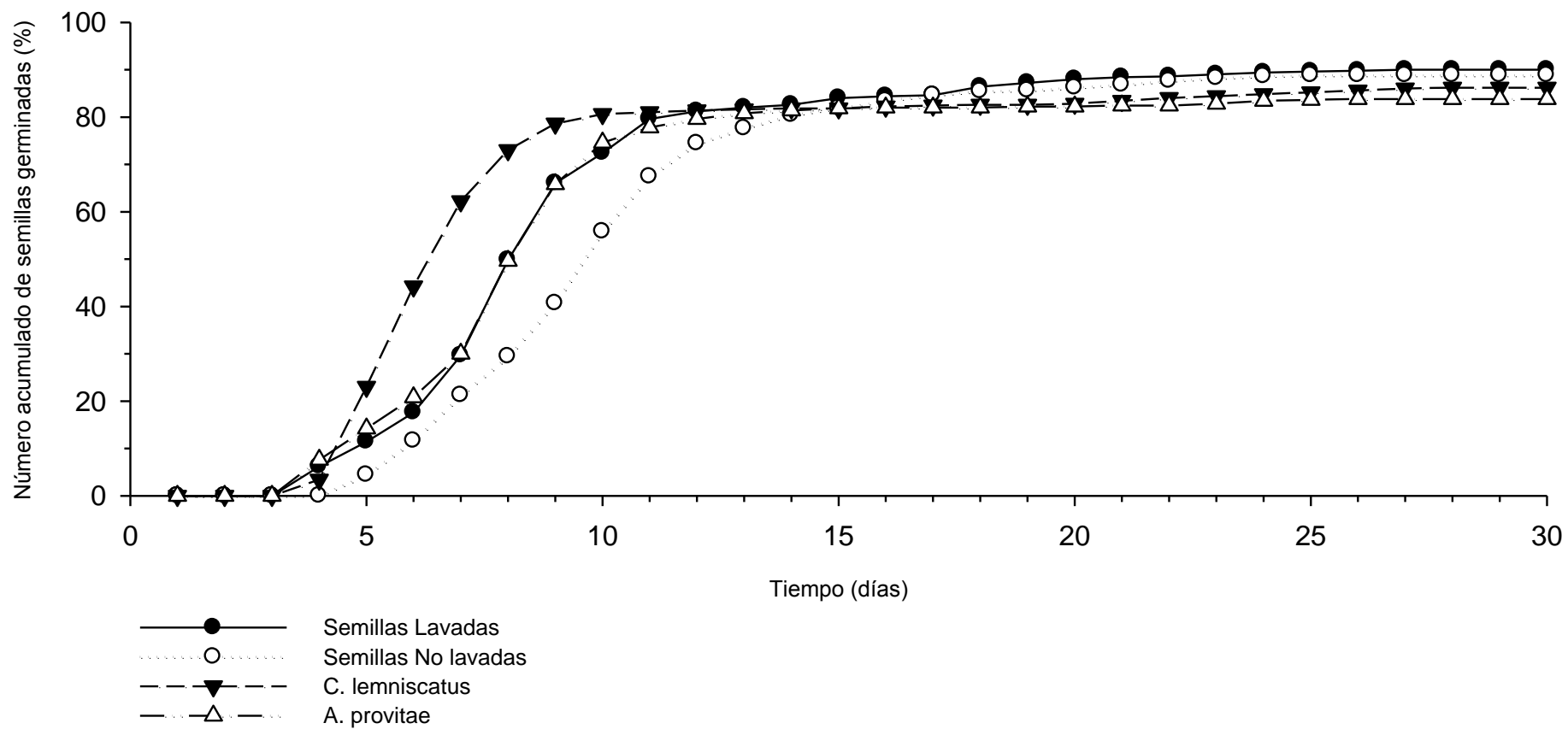


Figura 16. Porcentaje de germinación diaria acumulada de semillas de *M. mammillaris* bajo cuatro tratamientos.

Soriano *et al.* (1999) y Aranguren (2007), han registrado a *Tiaris bicolor* como depredadora de semillas de *Stenocereus griseus*, *Cereus repandus* y *Pilosocereus tillianus*, mientras que Ramoni (2001), Ibáñez y Soriano (2004) mencionan que *Colinus cristatus*, *Leptotila verreauxi* y *Crosophaga ani*, son potenciales depredadores de semillas de cactáceas columnares. Por las razones antes expuestas, no consideramos estas aves en las pruebas de germinación.

Al comparar por pares los resultados del número de semillas germinadas en cada tratamiento de germinación, mediante el test de Kaplan-Meier (Scott *et al.* 1984), observamos que la mayoría de los casos mostraron diferencias significativas ($p=0,05$), con la excepción de los pares *C. lemniscatus*-*A. provitae* y *A. provitae*-lavadas (Tabla 3).

Tabla 3. Comparación entre pares de tratamientos de germinación por medio del test de Kaplan-Meier.

Par	Ji-cuadrada	Grados de libertad	Significación
<i>C. Lemiscatus</i> - <i>A. Provitae</i>	7,028	1	0,08 [^]
<i>C. Lemiscatus</i> -lavadas	9,123	1	0,03*
<i>C. Lemiscatus</i> -No lavadas	10,125	1	0,01*
<i>A. provitae</i> -Lavadas	6,389	1	0,11 [^]
<i>A. provitae</i> -No lavadas	8,157	1	0,04*
Lavadas-No lavadas	11,286	1	0,01*

*Difieren significativamente

[^] No difieren significativamente

Discusión

1.- Observaciones sobre *Mammillaria mammillaris*:

Rondón (2001) ha señalado que *M. mammillaris* crece un poco más de 60 mm de altura. Durante nuestro estudio encontramos que esta cactácea alcanzan una altura promedio de $88,5 \pm 34,1$ mm, e incluso hemos registrando individuos que superan los 170 mm; en cambio nuestros datos sobre la medida de los frutos, concuerda con los registrados por este mismo autor. Si bien el tamaño de *M. mammillaris* es pequeño, pudimos observar que el ensamble de frugívoros que se asocian a este cactus globoso está compuesto por cuatro aves y dos reptiles; en nuestras observaciones, no detectamos la presencia de mamíferos (ratones o marsupiales), caso similar ocurrió con el cactus globoso *Melocactus schatzlii* en este mismo enclave (Casado y Soriano 2010). A pesar de esta información no descartamos la idea de que algún mamífero pueda ocasionalmente asociarse a *M. mammillaris*, al igual que otras aves y, principalmente otros reptiles de la zona de Múcumi debido a que sus frutos tienen las características del síndrome de sauriocoria (Van Der Pijl 1972).

El tiempo de desarrollo promedio de los frutos de *M. mammillaris* (62 ± 8 días) resultó muy parecido al registrado por Casado y Soriano (2010) para *Melocactus schatzlii* (60 ± 12 días), la cual es otra cactácea globosa ubicada en esta zona. No obstante, en la expulsión del fruto nuestros datos registrados (52 ± 8 horas) resultan notablemente superiores a los referidos por estos autores (9 ± 4 horas); hasta el momento no disponemos de una explicación que dé cuenta de estas diferencias, salvo que se trata de géneros completamente distintos anatómicamente, pues en *M. mammillaris* el fruto surge de entre las mamas, lo cual podría ejercer cierta resistencia o dificultad para su emergencia, mientras que en *M. schatzlii* el fruto emerge del cefalio el cual podría ejercer una resistencia menor, facilitando su rápida expulsión. Por último, el 60% de los eventos de consumo por vertebrados ocurrieron después del mediodía, cuando el fruto sobresalía más entre las mamas, debido a que la mayoría de las expulsiones ocurrieron después de las 1400 hrs y los frutos estaban más accesibles a los frugívoros.

El cactus globoso *Mammillaria mammillaris* produjo frutos durante los meses de observación, exhibiendo un picos de máxima fructificación en Abril y posiblemente otro en el mes de Octubre o Septiembre, los cuales concuerdan con los datos registrados

por Rondón y Pulido (2001), quienes registran dos periodos de fructificación (Septiembre–Octubre y Enero–Abril).

2.- Frugívoros asociados:

Consideramos que existen varios aspectos importantes relacionados con las características de los frutos de *M. mammillaris* y los frugívoros que se asocian a ellos: i) sus frutos exhiben un color rojo a una altura promedio de 80 mm del suelo, y que a pesar de no poseer aroma, exhiben las características del síndrome de sauriocoria descritas por Van Der Pijl (1972) en cuanto al color, el tamaño y ubicación del fruto; ii) la producción de frutos fue continua durante los meses de observación, (Figura 12); y iii) la cantidad de agua contenida en los frutos ($83,99 \pm 3,01\%$), hacen que representen un recurso de gran importancia, tanto como fuente de agua, que constituye un recurso limitado de zonas semiáridas, como también por su accesibilidad y disponibilidad en el tiempo.

Con esto podemos decir que los frutos más que constituir un alimento, garantizan un aporte de agua a los frugívoros asociados a esta cactácea globosa, así como lo señalan Casado y Soriano (2010), para el caso de *M. schatzlii*. Igualmente, Cortez-Figueira *et al.* (1994) mencionan que los frutos de cactáceas globosas garantizan un aporte de agua a los frugívoros no voladores como los reptiles y Snow (1971) señala que las estrategias adaptativas de producción, presentación y recompensas nutricionales, de los frutos atraen a una mayor cantidad y variedad de frugívoros posibles en nuestro caso los frutos de *M. mammillaris* se encuentran asociados a dos especies de lagarto y cuatro especies de ave. Nuestros datos sobre los eventos de consumo indican que existen vínculos mutualistas entre *M. mammillaris* que proporciona un recurso hídrico a los lagartos *C. lemniscatus* y *A. provitae*, que sirven como dispersores de semillas.

Magnusson y Viera da Silva (1993) mencionan que *C. lemniscatus* se alimenta generalmente de pequeños artrópodos en la amazonia brasileña y no mencionan el consumo de frutos por parte de este lagarto; en el caso de *A. provitae* al ser referida como una especie endémica de lagunillas (La Marca y Soriano 2004), no hay referencias sobre su alimentación, pero representantes del Género *Ameiva* presentan hábitos alimentarios generalistas principalmente de artrópodos como lo señala Jordán y Amaya (2011) en *A. edracantha* en un bosque tropical de Perú y Bethania *et al.* (2003) para *A. ameiva* en el sudeste de Brasil. Los lugares de estudio tanto de *C. lemniscatus* como las especies de *Ameiva*, se encuentran en zonas con pocos problemas hídricos; por

tal razón, podemos decir que el agua no es un problema para estos lagartos y por eso no incluyen frutos carnosos en su dieta. No obstante, cuando consideramos ambientes áridos como los del enclave semiárido de Lagunillas, la necesidad de mantenerse hidratados hace que estas especies de lagartos recurran a los frutos de *M. mammillaris* y de otras cactáceas de la zona. Este mismo comportamiento lo vemos en el cactus globoso *M. schatzlii* (Casado y Soriano 2010), donde ambas especies de lagartos consumen sus frutos, apoyando así nuestra primera hipótesis, en cuanto a los reptiles; por parte, las aves tenemos que sólo *Tiaris bicolor* consume los frutos *Melocactus* y *Mammillaria*, la diferencia en cuanto al número de aves asociadas a los frutos de *M. mammillaris* puede deberse a las horas de filmación (586 h), debido a que Casado y Soriano (2010) sólo realizaron un esfuerzo de 398 h para *M. schatzlii*, y mencionan que con más horas de filmación podría encontrarse al ave *Colinus cristatus*, la cual apareció en nuestras observaciones, junto a (*Crotophaga ani* y *Leptotila verreausi*); aunque no registramos a *Mimus gilvus* consumiendo frutos de *M. mammillaris* no descartamos la presencia de esta ave.

Durante la época húmeda tanto *C. lemniscatus* como *A. provitae*, consumieron los frutos sin necesidad de realizar un gran esfuerzo, debido a la relativa abundancia del recurso, lo cual nos hace suponer que ambos lagartos, al disponer de una alta abundancia de frutos podían esperar que los frutos sobresalieran más entre las mamas, mientras que en la época de seca, cuando los frutos eran escasos, realizaron un mayor esfuerzo para poder conseguirlos, debido a que estos lagartos, en su necesidad de mantenerse hidratados, recurrían a los frutos de *Mammillaria* aún cuando estos no sobresalían de entre las mamas, lo que demuestra la importancia de *M. mammillaris* en la dieta de estos dos lagartos, rasgo que tiene en común con *M. schatzlii*, pues Casado y Soriano (2010) mencionan que durante la época seca ambos lagartos consumían los frutos que todavía no sobresalían del cefálio.

Al comparar los valores de ICe de los frugívoros asociados a *M. mammillaris*, encontramos que el lagarto *C. lemniscatus* es el que arroja el mayor valor (ICe = 2,74 semillas/hora/fruto) mientras que *A. provitae* exhibe un menor valor (ICe = 1,98 semillas/hora/fruto) lo cual contrasta con los datos registrados por Casado y Soriano (2010) con frutos de *M. schatzlii* donde el valor más alto lo tiene *A. provitae* (ICe = 11,80 semillas/hora/fruto) seguido por *C. lemniscatus* (ICe = 2,85 semillas/hora/fruto). Este hecho hace pensar en una separación del nicho trófico en estos lagartos, donde el tamaño de los frutos y el de los lagartos pueden estar relacionados, debido a que el fruto

de *M. shatzlii* son 25% más largos y el doble en masa que el fruto de *M. Mammillaria*; caso similar ocurre con los lagartos, donde los machos de *A. provitae* son 60% más grandes en medidas lineales y el doble en masa corporal que los de *C. lemniscathus*. Cabe mencionar que el fruto de *M. schatzlii* posee un promedio mayor en cuanto al número de semillas por fruto (150 ± 67 semillas) que *M. mammillaris* (62 ± 19 semillas) y *A. provitae* al preferir frutos de *Melocactus* es obvio pensar que exhibe un ICe mayor.

Hutchinson (1959) basándose en características métricas, explica como dos o más especies pueden coexistir en un mismo hábitat sin llegar a excluirse, simplemente manteniendo una pequeña diferencia en sus dimensiones, la cual oscila alrededor de 1,26 veces una de la otra en medidas lineales y del doble en medidas volumétricas. Los frutos, de *Melocactus schatzlii* son 1,25 veces mayor en medidas lineales que los frutos de *Mammillaria mammillaris*, lo cual, concuerda con el postulado de Hutchinson. Por otra parte, cuando consideramos las medidas lineales de los lagartos, los machos adultos de *Ameiva provitae* exceden 1,6 veces a los machos de *Cnemidophorus lemniscatus* en la distancia hocico-cloaca (según datos de La Marca y Soriano 2004). En principio, nuestros datos parecen apoyar la propuesta de Hutchinson donde el frugívoro con mayor talla prefiere el alimento de mayor tamaño, lo cual promueve la coexistencia entre las especies en cuestión, al reducir la competencia entre ellas al preferir un alimento que va de acuerdo con sus dimensiones lineales y volumétricas.

Adicionalmente, la teoría del Forraje Optimo también nos permite hacer una interpretación del fenómeno observado; así, Valdovinos *et al.*, (2010) postulan que las diferencias tanto de tamaño como de las características anatómicas, pueden permitir la coexistencia entre especies. En nuestro caso, el menor tamaño facilita a *C. lemniscatus* conseguir los frutos de *M. mammillaris* de entre las mamas, que arrancar un fruto de mayor tamaño del cefalio de *Melocactus*, tarea que resulta más factible para *A. provitae*, sin mencionar que la recompensa hídrica que obtiene *Ameiva* es mayor al consumir frutos de *Melocactus* en lugar de *Mammillaria*; aunque esto no basta para considerar la abundancia relativa de la presa, sino que también se debe registrar la tasa de encuentro con la presa, la que, en la mayoría de los casos, depende de su abundancia absoluta (Stephens & Krebs 1986). Rondón (2001) y Larrea *et al.* (2008) señalan que *M. mammillaris* es una especie abundante en el enclave semiárido de lagunillas y sus alrededores; por tal razón, los encuentros entre presa y depredador deben ser muy frecuentes en este enclave. Pese a que los datos de nuestro trabajo y los de Casado y Soriano (2010) fueron tomados en años diferentes, observamos que ambas cactáceas

produjeron frutos simultáneamente y consideramos que esta tendencia debe mantenerse en el tiempo; por lo tanto, pareciera que tanto *C. lemniscatus* como *A. provitae* exhiben diferencias en cuanto a los frutos que consumen, pues el primero parece preferir los de *M. mammillaris* mientras que el segundo prefiere los de *M. schatzlii*, lo cual apoya una evasión de competencia por los recursos.

Hay que mencionar que *Mammillaria* tuvo producción de frutos en un mes donde no hubo precipitación (Febrero con un promedio de 5 ± 2 frutos), podemos justificar este hecho con el tiempo del desarrollo de los frutos (62 ± 8 días), con esto podemos decir que, a pesar de la dependencia que existe con la precipitación, hay momentos en los cuales hay frutos sin la necesidad de la precipitación.

De las 19 especies de aves registradas previamente como consumidores de frutos de cactáceas en el enclave (Soriano *et al.* 1999, Casado y Soriano 2010), sólo confirmamos la presencia de dos especies consumiendo frutos de *M. mammillaris*, *C. cristatus* y *T. bicolor*; no obstante, detectamos dos especies que no habían sido referidas previamente como consumidores de frutos de cactáceas; estas son *L. verreauxi* y *C. ani*, lo cual eleva nuestra lista de aves a cuatro especies y 21 para aves consumidoras de frutos de cactáceas. Esta modesta representación de especies de aves puede deberse a que *M. mammillaris* es una cactácea pequeña y el estar al ras del suelo, pareciera que de algún modo desanima el consumo de los frutos por parte de las aves. Caso similar ocurre con el cactus globoso *M. schatzlii* donde Casado y Soriano (2010) sólo han registrado dos especies de aves (*T. bicolor* y *Mimus gilvus*) posiblemente por la misma razón que en *M. mammillaris*.

Al comparar los índices de consumo gremial de los reptiles (ICg = 4,72) y las aves (ICg = 2.89), tenemos que estos últimos depredan una gran cantidad de semillas de *M. mammillaris*, que representan un 37,98% de semillas que son consumidas tanto por reptiles como aves, este mismo comportamiento fue registrado por Casado y Soriano (2010) para *M. schatzlii*, que a pesar de sólo mencionar el ICg de los reptiles (ICg = 14,65) y no el de las aves, tienen un mismo comportamiento, debido a que las aves tienen el menor valor de eventos de consumo (10%). Con esta información finalmente podemos decir que el ensamble de frugívoros vertebrados asociados a *M. mammillaris* está integrado por dos especies de lagartos (*C. lemniscatus* y *A. provitae*) como dispersores y cuatro especies de aves (*T. bicolor*, *C. cristatus*, *L. verreauxi* y *C. ani*) como depredadoras, y que el número de semillas dispersadas por los reptiles es mayor al número de semillas depredadas por las aves.

En el caso de los invertebrados, a pesar de no estar ampliamente registrados en las filmaciones y de las pocas observaciones de campo, los representantes del Orden Hymenoptera se cuentan entre los principales consumidores de frutos de *M. mammillaris*, con tres especies registradas de la Familia Formicidae (*Acromirmex rugosus*, *Ectatomma ruidum* y *Camponotus* sp), otro invertebrado, que pudimos observar consumiendo frutos, fueron ninfas de una especie de la Familia Lygaeidae (Orden Hemiptera). A pesar de las horas de filmación, no registramos la presencia de otros invertebrados a diferencia de Casado y Soriano (2010), que mencionan nueve especies de la Familia Formicidae, una especie de la Familia Blattidae, Tettigoniidae y un lepidóptero, consumiendo frutos de *M. schatzlii* en esta misma área de estudio.

Durante los meses de estudio observamos que en la época húmeda una importante cantidad de frutos disponibles no fueron consumidos. Por otra parte en la época seca los frugívoros no podían esperar a que el fruto fuera accesible para poder consumirlos. Con esta última información podemos decir que los frutos son una parte importante en la dieta de los frugívoros vertebrados y al no existir una competencia entre estos por el recurso, se puede promover un ensamble diverso de frugívoros asociados a *M. mammillaris*. Cabe señalar que durante nuestras filmaciones los frutos fueron consumidos por completo, por los frugívoros vertebrados, sin importar si eran dispersores o depredadores de semillas y que el número de semillas que son depredadas (2,89 semillas/hora fruto) por las aves es menor al número de semillas dispersadas por los reptiles (4,72 semillas/hora/fruto).

3.- Pruebas de germinación:

Nuestros datos de germinación parecen indicar que hubo una diferencia entre los tratamientos, donde las semillas lavadas y las digeridas por los lagartos germinaron a los 4 días, mientras que las semillas no lavadas iniciaron su germinación al quinto día de haber montado los tratamientos. No obstante, la diferencia más notable la encontramos cuando los tratamientos alcanzan el 50% de la germinación, pues de los cuatro tratamientos, las semillas que fueron ingeridas por *C. lemniscatus* alcanzaron ese porcentaje de germinación a los seis días, mientras que las semillas ingeridas por *A. provitae* y las semillas lavadas lo hicieron a los ocho días, por último las semillas que no fueron lavadas alcanzaron el 50% de germinación a los diez días.

Este tipo de datos son los esperados en las pruebas de germinación tal como lo indican Navarro *et al.* (2008), en dos especies del género *Mammillaria* (*M. hamata* y *M.*

sphacelata) que al ser sometidas en ácido sulfúrico y Tween (por un tiempo de 2 y 3 minutos, respectivamente) reducen el tiempo de germinación, donde las semillas de *M. hamata* y *M. sphacelata* iniciaron la germinación a los 32 minutos de haberse iniciado los tratamientos con ácido sulfúrico y Tween. Este mismo comportamiento ha sido registrado por Navarro y Juárez (2006), en semillas de *Mammillaria zephyranthoides* sumergidas en ácido sulfúrico por 1,5 minutos, donde el tiempo de germinación resultó menor frente a semillas sumergidas en agua a 50°C por 5 y 10 minutos o que no recibieron ningún tratamiento. Por último, Quijas (1999) menciona que las semillas de *Mammillaria magnimmama* al ser tratadas con ácido sulfúrico, la germinación comenzó al octavo día y su porcentaje fue del 50% en 6 días. En nuestras experiencias encontramos algo similar con las semillas ingeridas por *C. lemniscatus*, donde la germinación empezó a los 4 días y el 50% de las germinaciones se alcanzó a los seis días de haber iniciado los tratamientos. En las semillas ingeridas por *A. provitae provitae* y semillas lavadas la germinación de ambas empezó a los 4 días y el 50% de germinación se alcanzó a los ocho días, mientras que para las semillas no lavadas la germinación empezó a los 5 días y el 50% se alcanzó a los diez días.

Adicionalmente, la prueba de supervivencia de Kaplan-Meier (Scott *et al.*, 1984) muestra que existen diferencias significativas entre el tratamiento de no lavadas y el resto (Tabla 3), respaldando así nuestra segunda hipótesis, la cual postula que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los lagartos, ayuda a remover un posible inhibidor de la germinación, ayudando de esta manera al establecimiento de la plántula. A pesar de que sólo se tiene registrado un compuesto semejante al ácido abscísico (ABA) como inhibidor de la germinación en cactáceas (Williams y Arias 1978) estudios realizados en diferentes cactáceas señalan la presencia de otros inhibidores de la germinación, debido a que al tratar las semillas con ácido sulfúrico, Tween, agua o el paso por el tracto digestivo de algún frugívoro, el tratamiento ayuda a reducir el tiempo de germinación en cactáceas (Navarro *et al.* 2008, Navarro y Juárez 2006; Quijas 1999; Soriano *et al.* 1991 y Naranjo *et al.* 2003).

Por esta razón, podemos decir que tanto *C. lemniscatus* como *A. provitae* ayudan a evitar la depredación de las semillas que se encuentran expuestas en el suelo. Aunque nuestros estudios sobre la germinación fueron realizados en un ambiente controlado, podemos extrapolar que en el campo una reducción en cuanto al tiempo de germinación, marcan una diferencia notable al establecimiento de la plántula, ya que en el enclave semiárido de Lagunillas, el banco de semillas es inexistente debido a la depredación de

las semillas por parte de los invertebrados. Ibáñez y Soriano (2004) mencionan que las hormigas (*Ectamoma*, *Pheidole*, *Solenopsis* y *Acomymex*) son los principales removedores de semillas (más del 50%) en el enclave semiárido de lagunillas, Pérez (2007) ha señalado 33 especies de hormigas en una vegetación de cardonal abierto en lagunillas, con este dato y la información de Ibáñez y Soriano (2004) podemos decir que la depredación por hormigas es muy alta, lo cual dificulta grandemente el establecimiento de plántulas de *M. mammillaris* y de otras cactáceas, así que una reducción del tiempo de germinación de las semillas en este enclave, pudieran marcar una diferencia entre el establecimiento de la plántula o ser depredada.

Nuestros resultados muestran que el porcentaje final de germinación es elevado en todos los tratamientos empleados (mayor al 83%); sin embargo, las verdaderas diferencias, que le confieren valor adaptativo al tratamiento, estriban en: **i) reducción del tiempo de imbibición** (lapso entre el inicio de la experiencia y la primera germinación) generalmente los inhibidores actúan impidiendo la entrada de agua a la semilla, de manera que el retiro o desnaturalización del inhibidor facilita la entrada de agua y reduce el tiempo de imbibición, lo cual tiene como efecto colateral, una **ii) reducción del tiempo de germinación del 50% (T₅₀) de las semillas**, pues la eliminación del inhibidor también resulta en que la mayor parte de las semillas germina en menos tiempo. Estas dos características son visibles, tanto en el tratamiento control de semillas lavadas, como en el de semillas ingeridas por los lagartos; lo cual muestra que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los lagartos es equivalente al lavado o eliminación del inhibidor. La reducción del tiempo de imbibición representa una enorme ventaja adaptativa, pues al permitir que disminuya el tiempo medio de germinación, impide de manera concomitante, que esas semillas sigan sometidas a la acción de los depredadores, aumentando así su probabilidad de sobrevivencia, pues en un ambiente árido como lo es Múcumi, donde la precipitación es baja, las semillas que sean ingeridas por estos lagartos, aprovecharan mejor las escasas lluvias para poder empezar su proceso de imbibición y evitar de alguna manera la depredación por parte de las hormigas.

Además, ambas especies de lagartos cumplen el rol de dispersores, alejando las semillas de sus parentales al defecar en lugares favorables para la germinación y establecimiento de las plántulas, como lo indican Herrera (2002) y Larrea-Alcázar *et al.* (2008). Whitaker (1987), menciona que los lagartos son dispersores de semillas a corta distancia debido a que el territorio que abarcan es mínimo en comparación con aves y

mamíferos los cuales pueden dispersar las semillas a mayores distancias, donde las semillas pueden o no caer en lugares favorables, ya que estas pueden ser depositadas en suelo desnudo o incluso sobre otras plantas, por eso tanto *A. provitae* como *C. lemniscathus*, al dispersar semillas a corta distancia como bajo la sombra de algunos arbustos (*Acacia* y *Prosopis*), las alejan de sus parentales, evitando así la competencia con ellos y, a la vez, favorecen que no se alejen de los lugares idóneos para su germinación.

Los lugares que has sido descritos como idóneos para la germinación de *M. mammillaris* son áreas bajo la influencia de plantas que pueden fungir como nodrizas, por ejemplo dos arbustos mimosoideos (*Prosopis juliflora* y *Acacia farnesiana*), los cuales además de modificar las propiedades del suelo (Larrea-Alcázar *et al.*, 2008) son las plantas que exhiben conjuntamente la mayor cobertura; no obstante, también hemos observado que *M. mammillaris* se encuentra asociado a plantas de los géneros *Cordia*, *Croton*, *Opuntia*, *Japropa* y particularmente, con *Stenocereus* y *Cereus*.

4.- Conclusiones:

Con base en la información generada en este trabajo podemos afirmar que los lagartos *C. lemniscatus* y *A. provitae*, representan los miembros más importantes del ensamble de potenciales dispersores vertebrados de *M. mammillaris*, caso similar ocurre con el cactus globoso *M. schatzlii*, que se encuentra en este mismo ecosistema (Casado y Soriano, 2010), donde ambas especies de lagarto alejan las semillas del cactus parental hasta los lugares idóneos como pueden ser bajo el dosel de plantas leguminosas que favorecen la germinación. De la misma manera, nuestros resultados apoyan la hipótesis de Howe y Smallwood (1982) la cual refiere que en este tipo de interrelación los frutos se encuentran en lugares que facilitan el acceso de los dispersores.

Por otra parte, nuestros datos muestran que tanto *C. lemniscatus* como *A. provitae*, son determinantes en la germinación de las semillas de *M. mammillaris*, evitando la depredación de las semillas al quedar expuestas en el suelo o cualquier superficie donde se encontrase, cosa contraria a lo que ocurre con *M. schatzlii* descrito por Casado y Soriano (2010), donde no encontraron diferencias significativas entre los tratamientos de germinación.

Por último concluiremos que a pesar de que *C. lemniscatus* y *A. provitae* comparten un mismo hábitat, estos no parecen competir por los recursos, tal como lo podemos explicar mediante la propuesta de Hutchison (1959) y la Teoría del Forrajeo Optimo, debido a que cada especie consume frutos que van de acuerdo a su tamaño, al esfuerzo que realizan para conseguirlo y a la oferta de frutos que producen ambas especies de cactus globosos, sin mencionar que estas cactáceas produjeron frutos durante los meses de observación teniendo máximos en los meses de Octubre–Diciembre, con todas estas observaciones vemos como ambas especies de lagarto logran coexistir en el enclave semiárido de Mucumi.

Bibliografía

- Andressen, R. y R. Ponte. 1973. Estudio integral de los ríos Chama y Capazón. Climatología e hidrología. Escuela de Geografía, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida 135.
- Aranguren, C. I. 2007. Frugivoría y dispersores primarios de *Pilosocereus tillianus* (Gruber & Schatzi) en el enclave semiárido de lagunillas. Tesis de Licenciatura ULA. Mérida, Venezuela.
- Ataroff, M. y L. Sarmiento. 2004. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. In: La Marca E. y P. Soriano (eds.). Reptiles de Los Andes de Venezuela. Fundación Polar, Conservación Internacional, CODEPRE-ULA, Fundacite Mérida, BIOGEOS. Mérida, Venezuela 173.
- Barbosa, M. C., D. Frutis, J. Ramírez y L. Ponce de León. 2008. Germinación y primeras etapas de crecimiento de *Escontria chiotilla* bajo distintas intensidades luminosas. IX Congreso nacional de microscopía.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1999. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Editorial Omega, Barcelona España.
- Bethania, T. S., R. Teixeira y M. Giovanelli. 2003. Ecología de *Ameiva ameiva* (Sauria, Teiidae) na Restinga de Guriri, Sao Mateus, Espírito Santo, sudeste do Brasil. Boletín do Museu de Biologia Mello Leitao 15:5-15.
- Bravo, S., M. Kowalewski y G. Zunino. 1995. Dispersión y germinación de semillas de *Ficus monckii* por el mono aullador negro (*Alouatta caraya*). Boletín Primatológico Latinoamericano 5:25.
- Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Fondo de Cultura Económica. México, D. F.
- Bosque, C. A. 1984. Structure and diversity of arid zone bird communities in Venezuela. Doctoral Thesis. University of Washington, Seattle, USA.
- Brown, J. H., O.J. Reichman y D.W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. Annual Review of Ecology and Systematics 10:201-227.
- Casado, R. y P. J. Soriano. 2010. Fructificación, frugivoría y dispersión en el cactus globular *Melocactus schatzlii* en el enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. Ecotrópicos 23(1):18-36.

- Castro, E. R. y M. Galetti. 2004. Frugivoria E dispersão de sementes pelo lagarto teiú *Tupinambis Merianae* (Reptilia: Teiidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 44(6):91-97.
- Cheplick, G. P. 1992. Sibling competition in plants. *Journal of Ecology* 80:567–575.
- Colwell, R. K. 2005. Estimates, statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 7.5. User's guide. University of Connecticut, Storrs, USA.
- Cortés-Figueira, J. E., J. Vasconcellos-Neto, M.A. García y A.L. Teixeira de Souza. 1994. Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26:295-301.
- De Viana M., S. Sühling y B. Manly. 2000. Application of randomization methods to study the association of *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) With Potential Nurse Plants. *Plant Ecology* 156(2):1-5.
- Fleming, T. H., R. A. Nuñez y L. S. L. da Silveira. 1993. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia* 94:72-75
- Flores, J., O. Briones, A. Flores y S. Sánchez-Colón. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58:1-18.
- Forget, P-M. y S. B. Vander Wall. 2001. Scatter hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on diverging continents. *Trends in Ecology and Evolution* 16:65-67.
- Gibson, A. y P. S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Cambridge Mass. Harvard University Press.
- Godinez, A. H. 2004. Polinización y dispersión de semillas por lagartijas: una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural* 77(3):569-577.
- Goudet, J. P. 1978. Proposiciones relativas a la ejecución de un programa de investigación forestal en las zonas áridas y semiáridas de Venezuela. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.

- Grundy, A. C., A. Mead y S. Burston. 2003. Modelling the emergence response of weed seeds to burial depth: interactions with seed density, weight and shape. *Journal of Applied Ecology* 40:757–770.
- Herrera C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In: *Plant-Animal Interactions, an evolutionary approach*. Herrera C. y Pellmyr O. (eds.). Blackwell publishing.
- Hokche, O., P. E. Berry y O. Huber. 2008. *Nuevo Catalogo de la Flora Vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. Tobías Lasser. Caracas Venezuela.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist* 93:145-159.
- Ibáñez, J. y P. J. Soriano. 2004. Hormigas, aves y roedores como depredadores de semillas en un ecosistema semiárido Andino de Venezuela. *Ecotrópicos* 17(1-2):38-51.
- INIA. Instituto de Investigaciones Agropecuarias. Estación Experimental de San Juan de Lagunillas, Mérida, Venezuela.
- Jiménez. S. C. y Figueroa. J. L. 2004. *Isolatocereus dumortieri* (Scheidw) Backeb (*Stenocereus dumortieri*). *Cactáceas y suculentas Mexicanas* 49:96.
- Jordán, J. y D. Amaya. 2011. Note on the diet of *Ameiva edracantha* (Squamata, Teiidae) in cerros de Amotape National Park, Tumbes, Peru. *Revista Peruana de Biología* 18(2):253-255.
- Kearns, C. A., D. W. Inouye y N. M. Waser. 1998. Endangered mutualism: the conservation of plant–pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83–112.
- La Marca, E. y P. J. Soriano. 2004. *Reptiles de Los Andes de Venezuela*. Fundación Polar, Conservación Internacional CODEPRE-ULA, Fundacite Mérida BIOGEOS. Mérida, Venezuela.
- Larrea-Alcázar, D. M. 2007. Síndrome nodriza y ecología de la regeneración de cactus columnares en un enclave semiárido andino. Tesis Doctoral, ICAE, ULA, Mérida, Venezuela.
- Larrea, D., J. J. Murillo, C. J. Figueredo y P. J. Soriano. 2008. Globosse cacti-shrub associations in a semiarid enclave of the Venezuelan Andes. *Ecotrópicos* 21(2):97-105.

- Llamozas, S., R. Dunos, W. Meier, R. Riina, F. Stauffer, G. Aymard, O. Huber y R. Ortiz. 2003. Libro Rojo de la Flora de Venezuela. Provita, Fundación Polar, Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Tobías Lasser". Conservación Internacional.
- Magnusson, W. y E. Vieira Da Silva. 1993. Relative effects of size, season and species on the diets of some Amazonian Savanna Lizards. *Journal of Herpetology* 27(4):380-385.
- McAuliffe, J. 1984. Prey refugia on the distributions of two Sonoran Desert Cacti. *Oecología* 65:82-85.
- Medel, R., M. A. Aizen y R. Zamora. 2009. Ecología y evolución de interacciones planta-animal. Editorial Universitaria. Santiago de Chile.
- Moloney, K. A. 1986. Wave and non wave regeneration processes in a subalpine forest. *Canadian Journal of Forest* 64: 341-349.
- Naranjo, M. E., C. Rengifo y P. Soriano. 2003. Effect of ingestión by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology* 19:19-25.
- Nassar, J. M., N. Ramírez y O. Linares. 1997. Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84:918-927.
- Nassar, J. M., H. Beck, L. Sternberg y T. H. Fleming. 2003. Dependence on cacti and agaves in nectar-feeding bats from Venezuelan arid zones. *Journal of Mammalogy* 84: 106-116.
- Navarro, M. C., y M. S. Juárez. 2006. Evaluación de algunos parámetros demográficos de *Mammillaria zephyranthoides* en Cuauhtinchán Puebla, México. *Zonas Áridas* 10:74-83.
- Navarro, C. M. C., G. Cervantes y J. O. Lázaro. 2008. Efecto de la escarificación de semillas en la germinación de dos especies de *Mammillaria*. *Zonas Áridas* 12 (1):97-105.
- Nobel, P. 1998. Los Incomparables Agaves y Cactus. Edición Trillas. México.
- Olesen, J. M y A. Valido. 2003. Lizards as pollinators and seed dispersers: an island phenomenon *Trends in Ecology and Evolution* 18:177-181.

- Ollerton, J., R. Winfree y S. Tarrant. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals. *Oikos* 120:321-326.
- Pérez, S. A. 2007. Composición y estructura del ensamble de hormigas en el enclave semiárido de lagunillas, Mérida – Venezuela. Tesis de licenciatura. Facultad de ciencias Universidad de los Andes.
- Petit, S. y L. Pors. 1996. Survey of columnar cacti and carrying capacity for nectar-feeding bats on Curacao. *Conservation Biology* 10:769-775.
- Quijas, S. 1999. Análisis demográfico por edades de *Mammillaria magnimamma* en el Pedregal de San Ángel. México. D.F. Tesis. UNAM.
- Rico, R., L. E. Rodríguez, R. Pérez y A. Valero. 1996. Mapa y análisis de la vegetación xerófila de las lagunas de Caparú, cuenca media del río Chama, Estado Mérida. *Plántula* 1(1):83-94.
- Rodríguez, L. N., R. V. Díaz, V. G. Martínez, E. M. López, S. A. Díaz, O. I. Valle, A. D. F. León. C. Lara y R. O. Pulido. 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(2):569-577.
- Rojas, J. J. 1970. El paisaje semiárido de la cuenca media del río Chama. Tesis de Grado. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Mérida-Venezuela
- Rojas, M. A. 2001. Determinación de los movimientos altitudinales estacionales de tres especies de murciélagos nectarívoros (*Phyllostomidae: Glossophaginae*) en el Valle de Tehuacán y la cuenca del Balsas, México. Tesis de doctorado, UNAM.
- Ramoni-Perazzi, P. 2001. Las aves del enclave semiárido de Lagunillas, Cordillera de Mérida, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 21:1-10.
- Rondón R. J. A. 2001. Cactáceas de la zona xerófila del Estado Mérida, Venezuela. Primera Edición. Universidad de Los Andes. Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. Talleres gráficos Universitarios, Mérida, Venezuela.
- Rondón R. J. A. y R. Pulido. 2001. Aspectos fenológicos de las cactáceas de la zona xerófila del Estado Mérida-Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 45(1):57-63.
- Ruiz, A. y P. J. Soriano. 2001. Los murciélagos como polinizadores y dispersores de las cactáceas columnares en los enclaves áridos andinos del Norte de Sudamérica. In P. Muñoz de Hoyos (ed.) *Memorias Primer Congreso Colombiano de Zoología - Año 2000*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

- Salisbury F. B. y C. W. Ross. 1992. Plant physiology. Fourth edition. Wadsworth Publishing Company, Belmont.
- Scott S. J., R. A. Jones y W. A. Williams. 1984. Review of data analysis methods for seed germination. *Crop Science* 24:1192-1199.
- Siegel Sidney. 1972. Diseño Experimental no paramétrico. Las medidas de correlación y sus pruebas de significación. El coeficiente de correlación de rangos de Spearman. Cuba: Edición Revolucionaria. Instituto Cubano del Libro.
- Silvius, K. 1995. Avian consumers of cardon fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica* 27:96-105.
- Soriano, P. J., M. Sosa y O. Rossell. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera: Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes venezolanos. *Revista de Biología Tropical* 39(2):267-272.
- Soriano P. J., M. E. Naranjo, C. Rengifo, M. Figuera, M. Rondón y L. Ruiz. 1999. Aves consumidoras de frutos de cactáceas columnares del enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotrópicos* 12(2):91-100.
- Soriano P. J. y A. Ruiz. 2003. Arbústales Xerofíticos. In: Aguilera M., A. Azocar y E. González-Jiménez (eds.). Biodiversidad en Venezuela. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONACIT). Caracas.
- Sosa, M., A. De Ascencao y P.J. Soriano. 1996. Dieta y patrón reproductivo en una población de *Rhogeessa minutilla* (Mammalia: Chiroptera) de Los Andes de Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 44(2):867-875.
- Sosa, M. y P. J. Soriano. 1993. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae* y *Glossophaga longirostris* (Mammalia: Chiroptera). *Revista de Biología Tropical* 41:529-532.
- Stephens D. W. y Krebs J. R. 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, New Jersey UAS.
- Turner, R. M., S. M. Alcorn. 1966. The influence of shade, soil, and water on Saguaro seedling establishment. *Botanical Gazette* 127(2-3):95-102.
- Valdovino, F. S., P. Urbani y J. Rodrigo. 2010. Análisis de las consecuencias del comportamiento adaptativo individual sobre la estabilidad poblacional: El caso del forrajeo óptimo. *Revista Chilena de Historia Natural* 83:207-218.

- Valiente A. y E. Ezcurra. 1991. Shade as a cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisiana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79:961-971.
- Valiente A., F. Vite y A. Zavala. 1991a. Interaction between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse shrub *Mimosa luisiana*. *Journal of Vegetation Science* 2:11-14.
- Valiente A., A. Bolongaro, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Núñez, G. Barnard y E. Vázquez. 1991b. Relationships between cacti and nurse shrubs in a semiarid environment in Central México. *Journal of Vegetation Science* 2:15-20.
- Van Der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. 2nd ed. Springer-Verlag, Berlín, Germany.
- Whitaker, A. H. 1987. The roles of lizards in New Zealand plant reproductive strategies. *New Zealand Journal of Botany* 25: 315-328.
- Williams, P. M. y I. Arias. 1978. Physio-Ecological studies of plant species from the arid and semi-arid regions of Venezuela. I. The role of endogenous inhibitors in germination of the *Cereus griseus* (Haw) Br. Y R. (Cactaceae). *Acta Científica Venezolana* 29(2):93-97.
- Willson, M. F. (1992) in *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*, ed. Fenner, M. (CAB, Wallingford, U.K.): 61–85.
- Wolf, B., C. Martínez y J. Babson. 2002. Stable isotopes reveal that saguaro fruit provides different resources to two desert dove species. *Ecology* 83:1286-1293.

Apéndices

Apéndice 1. Duración de la formación del fruto desde la polinización de la flor.

Flor/Fruto	Duración (días)	Flor/Fruto	Duración (días)
1	59	26	75
2	72	27	65
3	55	28	52
4	48	29	49
5	65	30	50
6	71	31	69
7	56	32	61
8	59	33	74
9	70	34	73
10	72	35	80
11	53	36	68
12	71	37	64
13	68	38	65
14	55	39	70
15	62	40	59
16	69	41	57
17	61	42	48
18	66	43	49
19	53	44	58
20	74	45	55
21	59	46	59
22	72	47	67
23	69	48	64
24	65	49	59
25	60	50	52
Promedio = 62,52 Desviación Estándar = 8,21			

Apéndice 2. Tiempo desde la emergencia hasta la expulsión del fruto.

Fruto	Hora (inicio)	Hora (final)				Horas Total
	Día 0	Día 1	Día 2	Día 3	Día 4	
1	09:00	X	18:30			32,5
2	09:00	X	X	14:00		53
3	09:00	X	X	14:00		53
4	09:00	X	X	14:30		53,5
5	09:00	X	X	14:30		53,5
6	09:00	X	X	14:30		53,5
7	09:00	X	X	15:00		54
8	09:00	X	X	15:30		54,5
9	09:00	X	X	15:30		54,5
10	09:00	X	X	15:30		54,5
11	09:00	X	X	15:30		54,5
12	09:30	X	18:30			32
13	09:30	X	X	14:00		52,5
14	09:30	X	X	14:00		52,5
15	09:30	X	X	14:00		52,5
16	09:30	X	X	14:00		52,5
17	09:30	X	X	15:00		53,5
18	09:30	X	X	15:30		54
19	10:00	X	18:00			32
20	10:00	X	X	14:00		52
21	10:00	X	X	14:00		52
22	10:00	X	X	14:30		52,5
23	10:00	X	X	15:00		53
24	10:00	X	X	15:00		53
25	10:00	X	X	15:00		53
26	10:00	X	X	15:00		53
27	10:00	X	X	15:00		53
28	10:30	X	X	15:30		53
29	10:30	X	X	X	11:00	72,5
30	10:30	X	X	X	11:30	73
Promedio = 52,42 Desviación estándar = 8,48						

Apéndice 3. Características de frutos (n=36) de *M. mammillaris* en Mucumí, Edo. Mérida.

Numero	Largo (cm)	Ancho (gr)	Peso fresco (gr)	Peso Seco (gr)	% Agua	No. Semillas	No. Sem. Viables	No. Sem. Abortadas
1	1.85	0.78	0.200	0.031	84.50	73	71	2
2	1.23	0.56	0.087	0.014	83.91	36	36	0
3	1.41	0.59	0.101	0.017	83.17	32	31	1
4	1.25	0.51	0.106	0.016	84.91	62	60	2
5	1.60	0.44	0.119	0.019	84.03	77	74	3
6	1.50	0.41	0.168	0.028	83.33	67	65	2
7	1.95	0.43	0.084	0.011	86.90	12	12	0
8	2.10	0.54	0.124	0.017	86.29	48	46	2
9	1.54	0.55	0.169	0.026	84.62	75	75	0
10	1.07	0.59	0.072	0.014	80.56	64	63	1
11	1.63	0.55	0.183	0.022	87.98	61	56	5
12	2.19	0.60	0.239	0.030	87.45	73	67	6
13	1.17	0.52	0.077	0.013	83.12	38	37	1
14	1.50	0.59	0.106	0.017	83.96	55	55	0
15	1.32	0.64	0.193	0.025	87.05	77	76	1
16	1.56	0.53	0.137	0.023	83.21	91	88	3
17	1.71	0.57	0.112	0.019	83.04	60	60	0
18	2.61	0.63	0.266	0.034	87.22	86	82	4
19	0.99	0.44	0.052	0.011	78.85	53	53	0
20	1.73	0.55	0.114	0.015	86.84	48	48	0
21	1.79	0.66	0.194	0.032	83.51	91	89	2
22	1.82	0.53	0.119	0.022	81.51	80	80	0
23	1.29	0.47	0.077	0.014	81.18	55	48	7
24	2.00	0.55	0.224	0.035	84.37	96	93	3
25	2.55	0.52	0.249	0.024	90.36	83	78	5
26	1.65	0.64	0.160	0.019	88.12	70	68	2
27	1.38	0.67	0.185	0.030	83.78	81	79	2
28	1.55	0.52	0.161	0.022	86.34	50	50	0
29	1.73	0.62	0.127	0.020	84.25	74	68	6
30	1.12	0.56	0.060	0.013	78.33	45	42	3
31	1.82	0.57	0.237	0.025	89.45	62	61	1
32	1.13	0.54	0.058	0.011	81.03	25	24	1
33	1.01	0.56	0.114	0.022	80.70	80	72	8
34	1.64	0.50	0.093	0.018	80.65	73	69	4
35	1.21	0.51	0.055	0.012	78.18	45	41	4
36	1.73	0.52	0.089	0.017	80.90	48	46	2
Promedio	1.59	0.55	0.136	0.021	83.99	62.39	60.08	2.31
Desviación Estándar	0.393	0.074	0.060	0.007	3.010	19.707	18.988	2.175
Error Estándar	0.066	0.012	0.010	0.001	0.509	3.331	3.210	0.368