



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA ANIMAL



Laboratorio
Ecología Animal A

**CONSUMIDORES DE FRUTOS Y SU RELEVANCIA EN LA
DISPERSIÓN Y GERMINACIÓN DE SEMILLAS DEL CACTUS
GLOBOSO *MELOCACTUS SCHATZLIH.***

Tesis de Maestría presentada por el Lic.
ROBERTO CASADO BERNABELA para optar
al título de MAGISTER EN ECOLOGÍA
TROPICAL

Tutor: Dr. PASCUAL J. SORIANO.

MÉRIDA, 25 DE MAYO DEL 2009

ÍNDICE GENERAL

	PÁGINA
Agradecimientos	iv
ÍNDICE DE TABLAS.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
RESUMEN.....	vii
1.- INTRODUCCIÓN.....	1
2.- ÁREA DE ESTUDIO.....	5
3.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
<i>Melocactus schatzlii</i>	9
3.1.- Observaciones sobre <i>M. schatzlii</i>	12
3.1.1.- Morfometría de <i>M. schatzlii</i>	12
3.1.2.- Tiempo de desarrollo de los frutos.....	12
3.1.3.- Tiempo desde la emergencia hasta la expulsión del fruto.....	12
3.1.4.- Frecuencia de producción de frutos.....	14
3.1.5.- Características del fruto.....	14
3.2.- Frugívoros asociados.....	16
3.2.1.- Listado de especies, su frecuencia y duración de los eventos de consumo.....	16
3.2.2.- Índices de consumo de los frugívoros.....	19
3.2.3.- Rasgos etológicos y caracterización de los frugívoros.....	20
3.3.- Pruebas de germinación.....	20
3.4.- Procesamiento de los datos.....	23
4.- RESULTADOS.....	24
4.1.- Medidas y observaciones fenológicas de <i>M. schatzlii</i>	24
4.2.- Frugívoros asociados: vertebrados.....	28
4.2.1.- Listado de especies, su frecuencia y duración de los eventos de consumo.....	28
4.2.2.- Índices de consumo de los frugívoros.....	31
4.2.3.- Rasgos etológicos de los lagartos.....	32
4.2'.- Frugívoros asociados: Invertebrados.....	37
4.3.- Experimentos de germinación.....	41

AGRADECIMIENTOS

A Pascual J. Soriano por asesorarme en la realización de cada etapa de éste trabajo y por las revisiones del manuscrito. A Luís D. Otero y Samuel Segnini, jurados de la tesis, que revisaron este manuscrito, y por permitirme revisar la colección de hormigas de Mucumí en la Colección Laboratorio de Ecología de Insectos ULA (CLEI-ULA). A Guillermo Bianchi por su ayuda en la comparación estadística de las curvas de germinación. A Mariana L. Muñoz R., por las sugerencias y revisiones del manuscrito. A Paolo Ramoni-Perazzi por su colaboración en parte del tratamiento estadístico. A Ingrid Correa por la asesoría en el etiquetado de las hormigas. A Antonio Pérez por ayudarme con el programa “Estimates”, y por la verificar la identificación de hormigas. A Carla Aranguren por enseñarme el programa PVR-Plus de tarjetas de captura de video/Tv, además de varios datos claves en los experimentos de germinación. A Jonh Harold Castaño por su colaboración en el manejo del programa “Estimates” y en la realización de figuras y fotos del manuscrito. A Andrés O. Vergel por asesoría en figuras del manuscrito. A Rafael Pacheco, por su colaboración en la identificación y montaje de hormigas. A Jhonni Murillo por su ayuda en la preparación y puesta a punto del equipo de filmación. A Antonio Dasençao por la identificación de algunos insectos. Al Sr. Gonzalo Peña y familia, por permitirme trabajar y pernoctar en la localidad de estudio, Mucumí. A mi Familia por su incondicional apoyo en cada etapa de este proyecto. Al poderosísimo VW escarabajo año 91. A la coordinación del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, ULA, por permitirnos utilizar una cámara de germinación. Este Trabajo Especial de Maestría se llevó a cabo en el Laboratorio de Ecología Animal Grupo “A” del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias, bajo la dirección del Dr. Pascual J. Soriano. Por último este trabajo contó parcialmente con la subvención de Fundayacucho.

ÍNDICE DE TABLAS

	PÁGINA
Tabla 1.- Lista de los frugívoros vertebrados, en 398 horas de esfuerzo, con sus frecuencia y porcentajes de eventos de consumo de frutos de <i>M. schatzlii</i> , en Mucumí.....	29
Tabla 2.- Lista y actividad de consumo de los invertebrados, en 398 horas de esfuerzo, consumiendo frutos de <i>M. schatzlii</i> en Mucumí, Edo. Mérida.....	39
Tabla 3.- Tiempos de germinación de semillas de <i>M. schatzlii</i> bajo cuatro tratamientos.....	43
Tabla 4.- Comparación entre pares de tratamientos de germinación por medio del test de KAPLAN MEIER.....	46

ÍNDICE DE FIGURAS

	PÁGINA
Figura 1.- Ubicación del área de estudio, Mucumí, en la zona semiárida de Lagunillas, Edo. Mérida, Venezuela.....	6
Figura 2.- Climadiagrama de San Juan de Lagunillas, estación más cercana al área de estudio	8
Figura 3.- Habito de <i>Melocactus schatzlii</i>	10
Figura 4.- Marcado de flores para conocer el tiempo de desarrollo de los frutos de <i>M. schatzlii</i>	13
Figura 5.- Marcado de frutos y seguimiento para conocer el tiempo empleado en ser expulsado.....	15
Figura 6.- Componentes y colocación del equipo de filmación.....	18
Figura 7.- Pruebas de germinación.....	22
Figura 8.- Tasa diaria de producción para cada mes del número de frutos de <i>M. schatzlii</i> ($n=102$) en el período 2006 - 2007 en Mucumí.....	26
Figura 9.- Tasa diaria de producción de frutos maduros de <i>M. schatzlii</i> y el régimen de precipitaciones.....	27
Figura 10.- Curvas de acumulación y de rarefacción de especies Veretebradas asociadas a <i>M. schatzlii</i> en Mucumí, Edo. Mérida.....	30
Figura 11.- Evento de consumo de fruto en FI por <i>C. lemniscatus</i>	33
Figura 12.- Evento de consumo de fruto en FIV por <i>C. lemniscatus</i> macho sobre el cefalio.....	34
Figura 13.- Evento de consumo de fruto en FIV por <i>A. provitae</i> sobre el cefalio.....	35
Figura 14.- Eventos de consumo por <i>A. provitae</i> de fruto en el suelo.....	36
Figura 15.- Frecuencia diaria de consumo de frutos de <i>M. schatzlii</i> por <i>A. provitae</i> y <i>C. lemniscatus</i>	38
Figura 16.- Invertebrados consumiendo frutos de <i>M. schatzlii</i> en la noche.	40
Figura 17.- Porcentaje de germinación diaria acumulada de semillas de <i>M. schatzlii</i> bajo cuatro tratamientos.....	44

RESUMEN

En este trabajo estudiamos los aspectos de la biología reproductiva del cactus globoso *Melocactus schatzlii* relacionados con la frugivoría y dispersión de sus semillas, en el enclave semiárido de Lagunillas. Durante el período julio2006-junio2007, determinamos la composición y estructura del gremio de frugívoros asociado *M. schatzlii*, así como el papel funcional de cada especie frente a la germinación y dispersión de las semillas; además obtuvimos los índices de consumo de los frugívoros mediante cámaras de video; finalmente, con experimentos de germinación, evaluamos el papel ecológico de cada uno de sus dispersores potenciales. *M. schatzlii* fructificó durante todo el año. Los consumidores vertebrados fueron los lagartos *Ameiva provitae* y *Cnemidophorus lemniscatus* y las aves *Tiaris bicolor* (depredadora de semillas) y *Mimus gilvus* (dispersora). Ambos lagartos fueron responsables del 90% de los eventos de consumo y sus índices de consumos específicos (IC_e) corresponden a 11,80 y 2,85 semillas/hora/fruto, respectivamente, totalizando un índice de consumo gremial (IC_g) de 14,65 semillas/hora/fruto. Las aves, aportaron el 10% de los eventos de consumo. Adicionalmente, registramos 12 especies de invertebrados consumidores de los frutos, siendo la hormiga *Ectatomma ruidum* quien invirtió el mayor tiempo en los eventos de consumo entre los invertebrados. En los experimentos de germinación, el 50% (T_{50}) de las semillas lavadas, control 1, germinó en los primeros ocho días, mientras que el T_{50} de las semillas con pulpa, control 2, se alcanzó a los 11 días; por otra parte, el T_{50} de las semillas defecadas por *C. lemniscatus* y por *A. provitae* ocurrió a los 11 y 13 días, respectivamente. En los tratamientos controles de semillas lavadas y con pulpa germinó el 96% y 92% respectivamente, mientras que en los de ingeridas por *C. lemniscatus* y *A. provitae*, lo hizo el 93% y 83%, respectivamente, confirmando su papel funcional como dispersores de las semillas de *M. schatzlii*. Todos los tratamientos de germinación mostraron diferencias estadísticamente significativas al compararlos por pares, menos el par: semillas tratadas por *C. lemniscatus* y semillas no lavadas. Un posible inhibidor de la germinación sólo parece actuar en retardar el tiempo de imbibición.

1.- INTRODUCCIÓN

El género *Melocactus* cuenta con unas 40 especies distribuidas desde México, a través de Centro América, hasta Perú y Brasil, incluyendo las Antillas, Cuba, Trinidad, Tobago y las Guyanas (Rondón 2001, Nassar *et al.* 2007). Estos son cactus de hábito globular, con epidermis lisa y verde, cuentan con 9 a 20 costillas frecuentemente rectas. Cuando esta planta es madura sexualmente, exhibe en su parte apical, una estructura cilíndrica especializada en funciones reproductivas denominada cefalio, en donde se desarrollan flores y frutos (Rondón 2001, Nassar *et al.* 2007). Sus flores son pequeñas, tubulares, apicales y terminales con variaciones de color rosado a rojo, presentan antesis diurna, exhiben el síndrome de ornitofilia y se encuentran inmersas en el cefalio, del cual sólo emerge la parte superior de la corola durante la antesis. Igualmente, sus frutos pequeños, de forma cónica, de color rojo, violeta o rosado pálido, son bayas que se desarrollan en el interior del cefalio y emergen de éste una vez que alcanzan la madurez. Un fruto maduro presenta semillas negras, pequeñas, nunca excediendo 2 mm de largo (Rondón 2001, Nassar *et al.* 2007). Según información disponible hasta ahora, sólo un lagarto (*Tropidurus torquatus*) consume los frutos de *Melocactus violaceus*, lo cual lo señala como único dispersor conocido de semillas para las especies del género (Figueira *et al.* 1994, Vasconcellos-Neto *et al.* 2000).

La dispersión de semillas es el proceso por el cual éstas logran la movilidad desde las cercanías de la planta parental, hasta otras zonas distantes que posean condiciones ambientalmente apropiadas, donde posteriormente se instalan y reproducen (Howe y Estabrook 1977, Fleming y Estrada 1993, Herrera 2002).

Algunas plantas desarrollan características especiales para que sus frutos sean identificados, atraigan la atención de determinados grupos animales y consuman sus frutos, llevando las semillas a otras áreas. Estas relaciones planta-animal han sido descritas como síndromes (Van Der Pijl 1972). Entre los principales síndromes de dispersión de frutos y semillas (Howe y Smallwood 1982), está el síndrome de saurocoria, típico de los frutos de cactus globosos como las especies de *Melocactus*. Las características externas de estos frutos apuntan hacia la mediación de un vertebrado con visión a color como posible dispersor de sus semillas. En particular, los colores llamativos y la posición cerca del sustrato de los frutos de *Melocactus*, se ajustan al síndrome de saurocoria (Van Der Pijl 1972), pese a que no desprenden el olor fétido típico de frutos con este síndrome.

Los vertebrados consumidores de frutos generalmente tienen un efecto sobre las semillas (Howe y Smallwood 1982, Fleming y Estrada 1993, Traveset 1995, Traveset 1998, Herrera 2002). Por ejemplo, la germinación de semillas puede incrementarse al pasar por el tracto digestivo de reptiles, como en la planta *Ziziphus rignoni* cuyas semillas son consumidas por los lagartos del género *Cyclura* (Hartley et. al. 2000). Por otro lado, un incremento en la germinación de semillas ha sido observado en frutos de *Whitania aristata* consumidas por el lagarto *Gallotia galloti* (Valido y Nogales 1994), y en frutos de *Lycopersicon cheesmanii* después de ser consumidas por la tortuga de las Islas Galápagos, *Testudo elephantopus porteri* (Rick y Bowman 1960). En otros casos, la germinación de semillas que han pasado por el tracto digestivo del lagarto *Gallotia galloti* se ve retardada, como sucede con las semillas de *Rubia fruticosa* o

Neochamaelea pulverulenta, aunque en algunos sucesos (semillas de *Lycium intricatum* y *Opuntia dillenii*) no parece incrementarse su germinación (Valido y Nogales 1994). El incremento en la germinación puede alcanzar niveles extremos, como en el caso de las semillas de *M. violaceus* consumidas y defecadas por el lagarto *Tropidurus torquatus*, que germinaron a los seis días y alcanzaron el 36% de germinación, mientras que las que provenían directamente del fruto, nunca germinaron (Figueira *et al.* 1994).

En los enclaves semiáridos de los Andes venezolanos, *M. schatzlii* y *M. andinus* representan las únicas especies reconocidas del género *Melocactus*, siendo la primera la que exhibe la distribución más amplia dentro de estos enclaves (Ponce 1989). El fenómeno de polinización de *M. schatzlii*, la biometría de sus flores ornitófilas, sus polinizadores potenciales y los sistemas de entrecruzamiento, fueron estudiados por Nassar *et al.* (2007) en el enclave de Lagunillas. Sin embargo, aspectos relativos a la frugivoría y dispersión de semillas, no han sido estudiados en *M. schatzlii*, e incluso para el género *Melocactus* la única información existente comprende los trabajos de Figueira *et al.* (1994) y Vasconcellos-Neto *et al.* (2000). Estos autores estudiaron aspectos relativos a la frugivoría y dispersión de semillas de *M. violaceus*, así como la ecofisiología y morfología de sus frutos en la región del Nativo en Brasil. La ausencia de información sobre consumo y dispersión de semillas de *M. schatzlii* amerita su estudio inmediato, más aún cuando observaciones personales realizadas en el enclave de Lagunillas, indican que los lagartos *Cnemidophorus lemniscatus* y *Ameiva provitae* consumen frutos de esta especie, lo cual los colocaría en la lista

de consumidores y dispersores potenciales, cuyos efectos en la germinación aún son desconocidos.

En este proyecto estudiamos los consumidores de frutos de *M. schatzlii*, pues las características particulares de los últimos, como su tamaño pequeño, textura carnosa, alto contenido de agua y color rojo, indicarían que posiblemente existan vertebrados consumidores involucrados en las estrategias reproductivas de *M. schatzlii*. En particular estudiamos, el papel de los consumidores y su efecto en los fenómenos de dispersión y germinación de las semillas. Por lo tanto, en este estudio pondremos a prueba las siguientes hipótesis:

1. Dada las características de los frutos de *M. schatzlii*, antes mencionadas, esperamos que sean consumidos principalmente por animales diurnos con visión a color, tales como aves y/o reptiles.
2. Los periodos de actividad de los eventuales animales que consumen el fruto de *M. schatzlii*, deben estar repartidos en el tiempo.
3. Si existen lagartos que consumen el fruto de *M. schatzlii*, esperamos que el paso de las semillas por el tracto digestivo de estos reptiles afecte su germinación.

Para poner a prueba las hipótesis nos propusimos los siguiente:

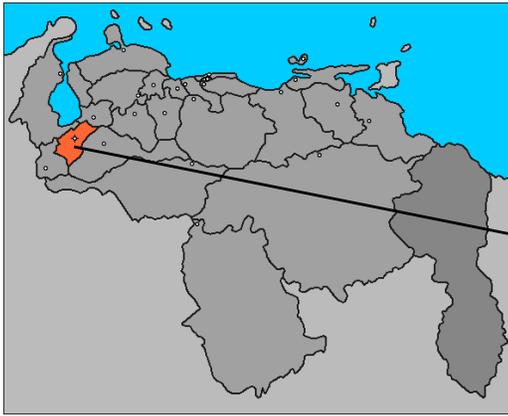
1. Precisamos algunos atributos morfométricos de *M. schatzlii* y de sus frutos, así como el tiempo de formación y expulsión de los últimos.

2. Estudiamos la magnitud de la oferta de frutos de *M. schatzlii* y su variación anual (fenología de fructificación).
3. Determinamos la composición y estructura del gremio de frugívoros asociado a los frutos de *M. schatzlii*, así como el periodo de actividad e intensidad de consumo de cada uno.
4. Evaluamos para cada uno de estos frugívoros su papel funcional frente a las semillas de *M. schatzlii*, para lo cual distinguiremos entre especies depredadoras y dispersoras.
5. Detectamos la presencia de inhibidores o retardantes de la germinación.
6. Evaluamos el efecto del tracto digestivo de *C. lemniscatus* y *A. provitae* sobre la germinación de las semillas.

2.- ÁREA DE ESTUDIO

La localidad de estudio es conocida como Mucumí, situada en la cuenca media del Río Chama en su margen derecha, a 2 Km SW del pueblo de San Juan de Lagunillas (8°30'10" N y 71°21'53" W), y a una elevación de 1000 m. (Figura 1). Esta localidad forma parte del enclave semiárido intramontano de Lagunillas de unos 350 km² (Ataroff y Sarmiento 2004) Mérida, Venezuela.

La geología y geomorfología del 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



Venezuela

Mucumí

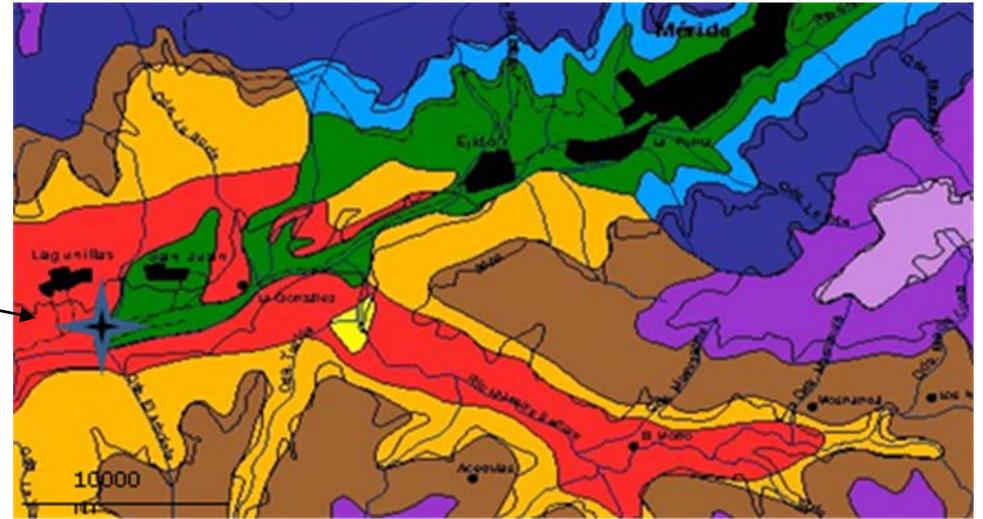


Figura 1.- Ubicación del área de estudio en la zona semiárida de Lagunillas, Edo. Mérida, Venezuela (Tomado y modificado de Ataroff y Sarmiento 2003).



Foto Pascual Soriano

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 citados por Rondón 2001).

El clima de Mucumí está caracterizado por una precipitación media anual de 538 mm, distribuidos en un patrón tetraestacional o bimodal (Figura 2), con máximos entre abril-mayo y septiembre-octubre, y un déficit hídrico a lo largo de casi todo el año; un patrón de temperatura isotérmico, valor promedio de 23°C; y humedad relativa promedio del aire de 76% (Andressen y Ponte 1973, Rico *et al.* 1996, Rondón 2001).

Su vegetación 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 a 4 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 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). Específicamente, la vegetación de Mucumí 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 Ruíz 2003).

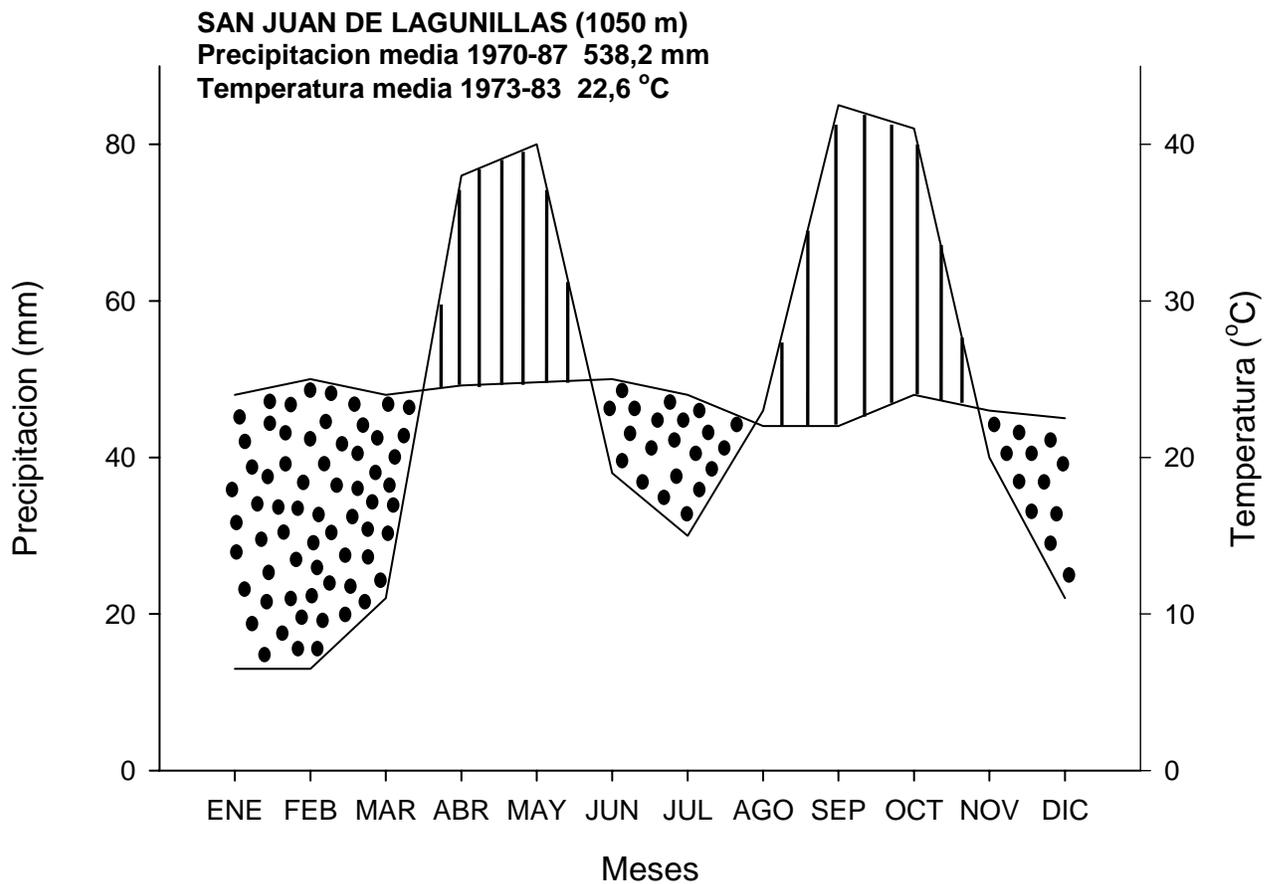


Figura 2.- Climadiagrama de San Juan de Lagunillas, estación más cercana al área de estudio (tomado y modificado de Soriano *et al.* 1991)

Por otro lado, la creciente ocupación humana de la zona ha sometido a este enclave semiárido a una fuerte y prolongada intervención por distintas actividades antrópicas, como vías de penetración, complejos habitacionales y de recreación, cría de caprinos y bovinos, deforestación para la agricultura y obtención de leña, así como vertederos de basura (Rondón 2001, obs. per.). Esto ha ocasionado el deterioro ambiental de zonas en las que necesitamos conocer cómo se integran las especies en distintos gremios y cómo interactúan en estos ecosistemas semiáridos. En Mucumí la población de *M. schatzlii* está bien representada por la presencia de numerosos individuos, razón por la cual hemos elegido esta localidad para realizar nuestro estudio.

3.- MATERIALES Y MÉTODOS

***Melocactus schatzlii*:**

M. schatzlii Till & Gruber 1982, pertenece a la familia Cactaceae, subfamilia Cactoideae, Tribu Cereae; su hábito se caracteriza por exhibir una forma esférica-piramidal, con dimensiones máximas de hasta 25 cm de diámetro y alto de 11 a 25 cm, de 10 a 15 costillas, poco onduladas y de flancos algo cóncavos, epidermis lisa verde oscura, aréolas redondas de 3 a 4 mm de diámetro y con 5 a 7 espinas marginales, principalmente rectas y entre 6 a 12 mm de largo. Cuando la planta es sexualmente madura (Figura 3), presenta una estructura especializada en funciones reproductivas denominada cefalio, la cual es de forma cónica-cilíndrica y está compuesta por una matriz compacta de fibras blanquecinas semejantes al algodón en la cual se encuentran dispersas espinas muy delgadas



Figura 3.- *Melocactus schatzlii*. Destacan fruto y dos flores en cefalio de individuo sexualmente maduro. A la derecha dos individuos sexualmente inmaduros.

de color rojo, que sobresalen ligeramente de la matriz, en cuyo interior se desarrollan flores y frutos (Rondon 2001, Nassar *et al.* 2007).

Sus flores, hermafroditas, de color rosado pálido hasta rosado intenso o magenta, sin olor distintivo, exhiben el síndrome de ornitofilia y se encuentran inmersas en el cefalio, del cual sólo emerge la parte superior de la corola durante la antesis (Rondón 2001, Nassar *et al.* 2007). La planta puede producir diariamente de una a cinco flores, que son autocompatibles y presentan una tasa de fertilización de óvulos en condiciones naturales, cercana al 60%, que genera semillas viables (Nassar *et al.* 2007). Los colibríes *Amazilia saucerrottei*, *A. tzacatl*, *Chlorostilbon stenura* y *Chrysolampis mosquitus* son los principales visitantes y polinizadores de las flores de *M. schatzlii*, siendo *A. saucerrottei* el responsable del 69% de las visitas (Nassar *et al.* 2007). Los visitantes invertebrados más comunes de las flores son hormigas de ocho morfoespecies de las subfamilias Polichodrinae, Formicinae, Ponerinae y Myrmicinae (Nassar *et al.* 2007).

Al madurar, los frutos de *M. schatzlii* exhiben las siguientes características: tamaño pequeño (2,5 - 4,0 mm de longitud) y forma cónica, entre 6 y 10 mm de diámetro mayor, carnosos y con alto contenido de agua, su coloración rojo intensa, contrasta con la matriz blanca-grisácea del cefalio, y contienen semillas pequeñas, negras y rugosas (Rondón 2001). Una vez completada la maduración, estos frutos con desarrollo criptocárpico, emergen del cefalio. Aunque este proceso se produce en cualquier momento del día, ocurre con más rapidez en las horas más cálidas en *M. violaceus* (Figueira *et al.* 1994).

3.1.- Observaciones sobre *Melocactus schatzlii*:

3.1.1.- Morfometría de *M. schatzlii*. En individuos sexualmente maduros de *M. schatzlii* ($n = 30$) medimos la altura máxima desde su base hasta lo más alto del cefalio y el diámetro máximo del tallo.

3.1.2.- Tiempo de desarrollo de los frutos. Para ello seleccionamos 50 cactus y marcamos una flor por planta, atando en la parte más baja posible del perianto de flores que completaron la antesis sin haber sufrido ningún tipo de depredación, dos hilos entrelazados, blanco y negro (Figura 4). Semanalmente, realizamos chequeos del avance del desarrollo de los frutos, hasta que resultó inminente su pronta expulsión, en ese momento, aumentamos la frecuencia de las observaciones hasta la emergencia del fruto (Figura 4).

3.1.3.- Tiempo desde la emergencia hasta la expulsión del fruto. Marcamos 30 frutos situados a ras de las fibras blanquecinas del cefalio y determinamos el tiempo que emplearon en desprenderse de éste, para lo cual medimos cuánto sobresalía el fruto del cefalio, mediante una escala graduada apoyada en el cefálio, en intervalos de 30 minutos, hasta que los frutos cayeran del cefalio. Evitamos el consumo de los frutos marcados, con un excluidor elaborado con tela de tul, que colocamos en el cefalio impidiendo el acceso de los consumidores. También, evidenciamos en qué fase del día fue más rápida la expulsión de los frutos, y graficamos la medida de longitud del fruto y la hora de registro. Distinguímos cuatro fases en el proceso de expulsión: FI) fruto a ras de las espinas del cefalio (0 a 1 mm), FII) de 2 a 6 mm fuera del cefalio, FIII)



Figura 4.- Marcado de flores para conocer el tiempo de desarrollo de los frutos de *M. schatzlii*. A) Amarrado del hilo en base de flor. B) Flor marcada. C) Fruto emergiendo con los hilos en restos de perianto de flor marcada.

de 7 a 12 mm fuera del cefalio, y FIV) de 13 – 20 mm fuera del cefalio (Figura 5). Empleamos un procedimiento de marcado semejante al descrito en la sección anterior, pero sólo amarramos un hilo de color blanco en el vestigio del perianto.

3.1.4.- Frecuencia de producción de frutos. Determinamos la frecuencia de aparición de frutos en 102 individuos de *M. schatzlii* distribuidos a lo largo de un sendero con abundancia de cactus, a los que observamos durante cinco días consecutivos y a mediados de cada uno de los 12 meses del año en el lapso junio 2006 – mayo 2007. Enumeramos los cactus en su base utilizando un marcador indeleble y anotamos las siguientes observaciones: número de frutos en el cefalio y condición en alguna de las cuatro categorías: FI, FII, FIII y FIV; concavidades visibles debidas a la extracción por los consumidores o a la expulsión natural del fruto; consumidores de frutos, y finalmente día, hora de inicio y fin de las observaciones (Figura 5). Finalmente, empleamos el valor promedio de los cinco días registrados de cada mes, durante el período 2006-2007, y así obtuvimos para cada mes un promedio diario de producción de frutos que nos permitió representarlo gráficamente.

3.1.5.- Características del fruto. Determinamos cantidad de agua en 30 frutos procedentes de plantas diferentes, transportándolos hasta el laboratorio en envases plásticos herméticamente cerrados para evitar su deshidratación. Primero, con un calibrador marca Mitutoyo® (0,01mm apreciación), tomamos las medidas de largo y diámetro mayor.

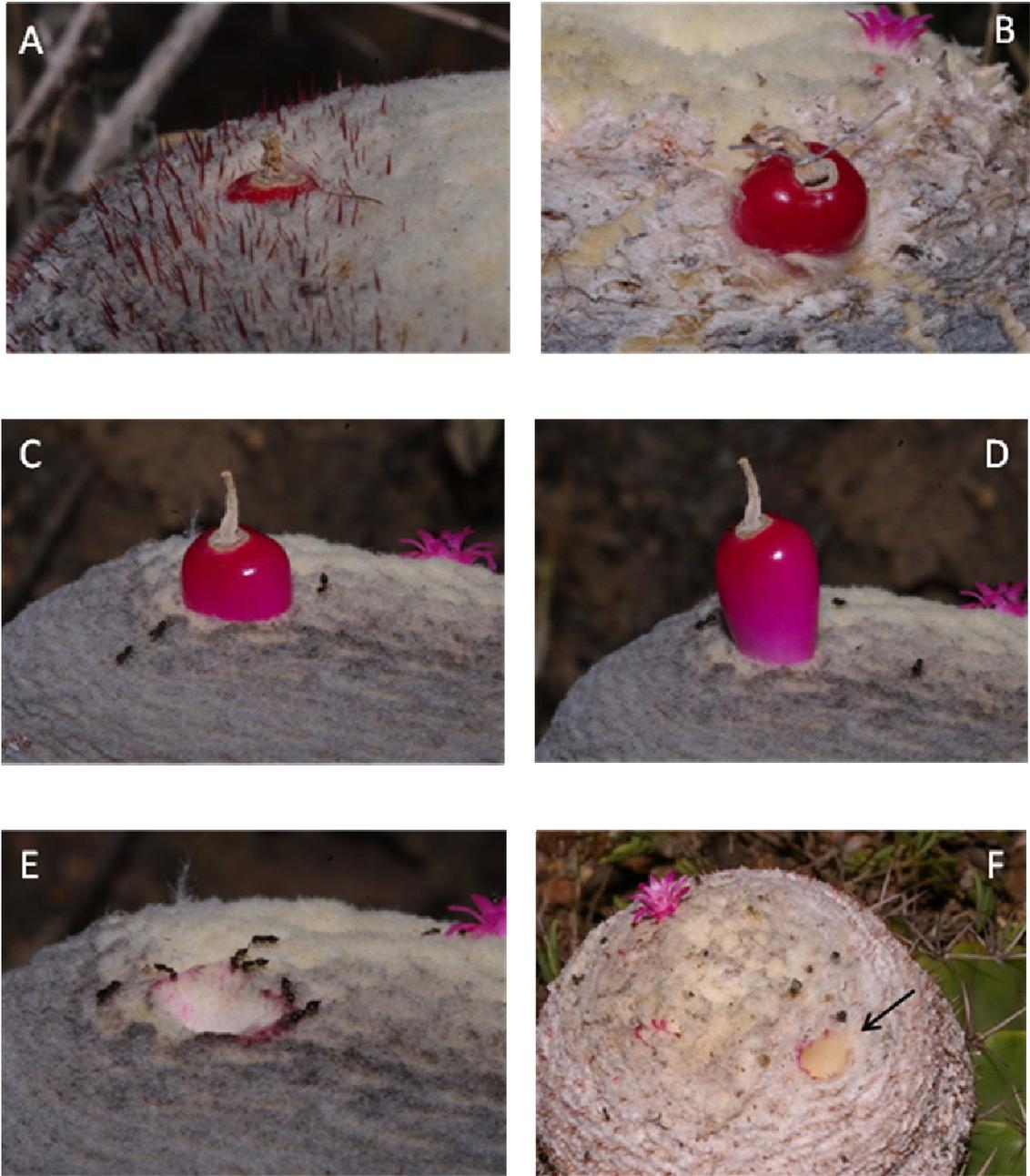


Figura 5.- Marcado de frutos y seguimiento para conocer el tiempo empleado en ser expulsado, desde que emerge a la superficie del cefalio, A) FI, B) FII, C) FIII, D) FIV, hasta que se desprende del cefalio, E) y F) concavidades. Detalles en el texto.

Después registramos sus pesos frescos con una balanza digital, para luego mantenerlos en una estufa hasta obtener un peso constante, y determinar la cantidad de agua expresada en peso. Seguidamente, cuantificamos las semillas en cada fruto, cuyo promedio nos dio el número de semillas por fruto.

Finalmente, distinguimos entre semillas viables, de color negro, y semillas abortadas, de color rojo claro o apariencia translúcida. Con los datos de los frutos, calculamos: los promedios, desviaciones y error estándar, para cada uno de los grupos de medidas definidas (Apéndice 2).

3.2.- Frugívoros asociados.

Los animales del gremio de los frugívoros asociados a *M. schatzlii* que consideramos en este trabajo, fueron aquellos que consumieron o removieron los frutos parcial o totalmente en el cefalio, el suelo o cualquier superficie en la que se encontraran, después de su emergencia y posterior caída.

3.2.1.- Listado de especies, su frecuencia y duración de los eventos de consumo. Para obtener el inventario de los frugívoros diurnos y nocturnos, realizamos filmaciones de 24 horas entre los meses de octubre de 2007 y febrero de 2008, por medio de dos unidades de filmación. Cada una de ellas constaba 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.

Cada cámara estaba sostenida por un soporte de madera y alambre, y colocada a unos 25-35 cm de un cactus con frutos (Figura 6B). Todo el equipo fue alimentado por una batería de carro 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 cada unidad de filmación en una caja plástica con tapa para resguardarlos de polvo, humedad y lluvia (Figura 6A). Además, colocamos las cámaras de manera que captaran la porción de suelo donde podía caer el fruto cuando fuera expulsado del cefalio, y así identificamos a los consumidores de frutos en el suelo.

El lugar donde establecimos el campamento y centro de video-grabado dependió de: i) la presencia de *M. schatzlii* con frutos y ii) de la extensión de los cables transmisores de imagen cámara/tv. Estos cables con una extensión de 19 m. c/u., nos permitieron alejarnos de las cámaras lo suficiente para no interferir o alterar el comportamiento de cualquiera de los frugívoros. Con los registros fílmicos: i) obtuvimos la lista y frecuencia de los frugívoros asociados a *M. schatzlii* y, una vez identificados, realizamos colectas de los más frecuentes, desde el punto de vista de visitas efectivas (V_e), siendo V_e todas aquellas donde hubo consumo de los frutos en el lugar o hubo remoción total del fruto y éste fue llevado fuera del campo visual de la cámara, casos en los que supusimos que hubo consumo total del fruto; ii) registramos la fecha, hora y duración de los eventos de consumo, por medio de una etiqueta especificando el día, mes y año, así como un reloj analógico que siempre fue visible en las filmaciones (Figura 6.B);



Figura 6.- Componentes y colocación de las unidades de filmación, detalles en el texto.

y iii) caracterizamos a los frugívoros según el comportamiento desplegado al momento del consumo, según Figueira *et al.* (1984).

3.2.2.- Índices de consumo de los frugívoros.

Con la información de las filmaciones, cuantificamos el consumo de los frugívoros, empleando el índice de consumo específico (ICe) (Soriano *et al.* 1999) que pondera la intensidad de uso que cada especie frugívora, asociada a los frutos de *M. schatzlii*, ejerce sobre un fruto en una hora.

Se define como:

$$ICe = (NSiTi)/E$$

Donde: NSi = número de semillas ingeridas por la especie i en un minuto;

Ti = tiempo de consumo empleado por la especie i ;

E = esfuerzo total de observación expresado en horas-fruto.

Dado que en este caso, los frugívoros consumieron los frutos completos, realizamos la siguiente modificación del ICe :

$$ICe = (SiVe)/E$$

Donde: Si = número promedio de semillas por fruto ingeridas por la especie i , valor que obtuvimos al promediar la sumatoria de semillas viables y abortadas de 30 frutos provenientes de 30 cactus (Apéndice 2).

V_e = número de visitas efectivas por la especie i .

E = esfuerzo total de observación expresado en horas-fruto.

También calculamos el índice de consumo gremial (IC_g) (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 IC_e de los frugívoros.

3.2.3.- Rasgos etológicos y caracterización de los frugívoros.

Mediante los registros fílmicos, caracterizamos el modo de consumo de cada frugívoro, describiendo la manera cómo logra obtener y consumir el fruto, así como las horas en que realizó la actividad de consumo. También ubicamos a cada especie de frugívoro dentro de una de las dos categorías potenciales siguientes: i) dispersores, es decir, que no provocan destrucción química o mecánica del embrión de la semilla, o ii) depredadores de semillas, que son aquellos que destruyen los embriones por efecto del recorrido por su sistema digestivo. En aquellos casos en que existían dudas sobre el rol de una especie en particular, realizamos pruebas de germinación y revisión bibliográfica conducentes a su ubicación definitiva en una de estas categorías.

3.3.- Pruebas de germinación

Las pruebas de germinación, las realizamos con semillas provenientes de 20 frutos de diferentes individuos de *M. schatzlii*, cuyas pulpas mezclamos y removimos hasta obtener una mezcla homogénea, con la finalidad de eliminar las variaciones individuales (Naranjo *et al.* 2003). Utilizamos esta mezcla en dos de

los tres tratamientos siguientes: i) Semillas lavadas (control 1) que consistió en lavar las semillas con agua corriente de una parte de la mezcla de pulpa, de tal manera que con movimientos y presión de los dedos, les quitamos todo el mucílago a su alrededor; con este tratamiento eliminamos los posibles inhibidores de germinación de las semillas. ii) Semillas con pulpa (control 2); en este caso empleamos la pulpa con semillas directamente de la mezcla; este tratamiento consideró la germinación de las semillas en presencia de posibles inhibidores; y, iii) semillas ingeridas por los frugívoros; empleamos semillas defecadas por las especies frugívoras seleccionadas, previamente alimentadas con frutos de *M. schatzlii*, ya que no aceptaron consumir de la mezcla de pulpa que utilizamos en los controles.

En cada uno de los tratamientos, de los cuales realizamos 10 réplicas, empleamos cápsulas de Petri tapadas, contentivas de dos hojas de papel absorbente sobre las cuales colocamos 50 semillas (Figura 7). Todos los días revisamos las semillas de cada tratamiento y rociamos con agua. Seguidamente, cuantificamos y retiramos las semillas que habían iniciado la germinación, considerando como germinadas, a todas aquellas en las que había emergido la radícula (Salisbury and Ross 1992). Para evitar ataque de hongos, aplicamos al segundo día a cada cápsula de Petri, unas gotas de solución comercial al 1% de hipoclorito de Na.

Para obtener las semillas tratadas por los frugívoros, colocamos cada lagarto en un terrario contentivo de dos recipientes: uno con agua, y otro con larvas de coleóptero *Tenebrio molitor* como fuente de proteínas; además, colocamos de dos



Figura 7. Pruebas de germinación con semillas de *M. schatzlii* en cápsulas de Petri mantenidas bajo cuatro tratamientos en la cámara de germinación. Abajo, germinación de una semilla.

a cuatro frutos en el piso del terrario, para su consumo; finalmente, cada día calentábamos en la estufa, de tres a cinco rocas de mediano tamaño, que colocamos en el terrario para que los lagartos pudieran termorregular y estar activos. Diariamente, revisamos el contenido de los terrarios, recogimos y guardamos las defecaciones de las que separamos las semillas intactas que empleamos en el tratamiento iii de las pruebas de germinación.

3.4.- Procesamiento de los datos

Para relacionar la producción de frutos y la precipitación empleamos el coeficiente de correlación de Spearman.

Con el propósito de estimar el número de especies frugívoras que se alimentan de *M. schatzlii* construimos una curva de acumulación de especies en función del tiempo de filmaciones, que comparamos con la curva estimada por la función de Mao Tau con 95% de confianza, y 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).

Con los datos obtenidos en 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, prueba no paramétrica que estima la función de supervivencia de datos de tiempo de vida (Scott *et al.* 1984) para probar si hubo diferencias estadísticamente significativas entre ellas.

4.- RESULTADOS

4.1.- Medidas y observaciones fenológicas de *Melocactus schatzlii*.

4.1.1.- Los promedios de altura del tallo y cefalio, así como del diámetro mayor de individuos sexualmente maduros ($n = 30$) de *M. schatzlii*, fueron de $170,8 \pm 34,3$ mm y $143,2 \pm 17,1$ mm, respectivamente. Estos valores morfométricos están dentro de las dimensiones reportadas en la bibliografía para esta especie.

4.1.2.- El tiempo promedio empleado desde la polinización ($n = 50$ flores) hasta la formación de los frutos, fue de 60 ± 12 días. Los datos brutos están resumidos en el Apéndice 1.

4.1.3.- En cuanto a la expulsión de los frutos ($n = 30$) del cefalio, que duró entre cuatro a nueve horas, observamos que ocurrieron en cualquier momento del día, mostrando una velocidad muy lenta en la FI, la cual se incrementó entre las FII y FIII, para volver a disminuir en la FIV y finalizar con su caída del cefalio (Apéndice 2a y 2b). Aunque también observamos frutos en el proceso de expulsión durante la noche, no realizamos registros de su velocidad. Por otra parte, cuando los frutos eran finalmente expulsados del cefalio, dejaban una cavidad, que a los pocos minutos terminaba por cerrarse (Figura 5E y 5F). Sin embargo, cuando un fruto era arrancado del cefalio estando aún más de la mitad de su longitud en su interior (FI y FII), la concavidad resultante era claramente visible aún después de tres horas.

4.1.4.- De los 102 individuos de *M. schatzlii* estudiados, 79 produjeron frutos (77,5%) durante alguna de las 60 observaciones efectuadas en el año de registros, donde observamos que los cactus produjeron frutos a lo largo de todo el año; sin embargo, pudimos distinguir dos períodos de máxima fructificación, uno en el lapso mayo-junio, mientras que el otro ocurrió en octubre-diciembre (Figura 8).

El ritmo de producción de frutos de *M. schatzlii* y el régimen de precipitaciones de la zona de estudio (Figura 9) mostraron una baja correlación cuando empleamos el coeficiente de correlación de Spearman ($r = 0,30$ ($P < 0,01$)). Sin embargo, cuando correlacionamos los datos de fenología de fructificación con los de precipitación del mes anterior (Figura 9), la relación entre estas dos variables aumentó significativamente ($r = 0,86$ ($P < 0,01$)).

4.1.5.- Los frutos estudiados ($n = 30$) mostraron un tamaño promedio de $19,8 \pm 4,4$ mm y un ancho máximo promedio de $8,1 \pm 3,3$ mm. El número promedio de semillas por fruto fue de 150, del cual, el 8 % correspondió a semillas abortadas. El peso fresco promedio de los frutos fue $0,82 \pm 0,29$ g; cuyo porcentaje de agua promedio fue de $85 \pm 2,8\%$. Los datos en detalle en el Apéndice 3.

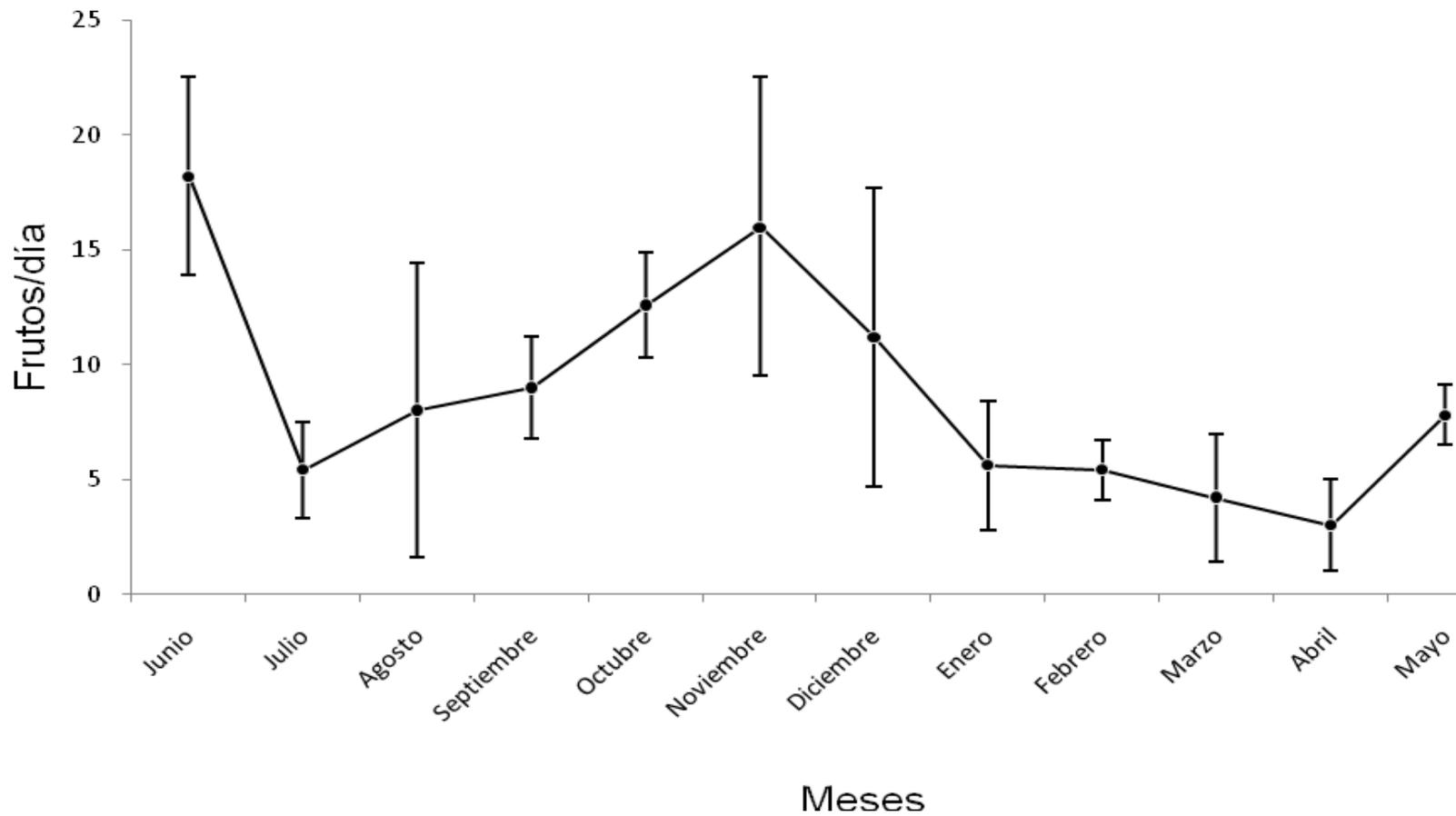


Figura 8. Tasa diaria de producción para cada mes del número de frutos maduros de *Melocactus schatzlii* ($n = 102$) en el período 2006 – 2007 en la localidad de Mucumí, Edo. Mérida. Las barras representan la desviación estándar.

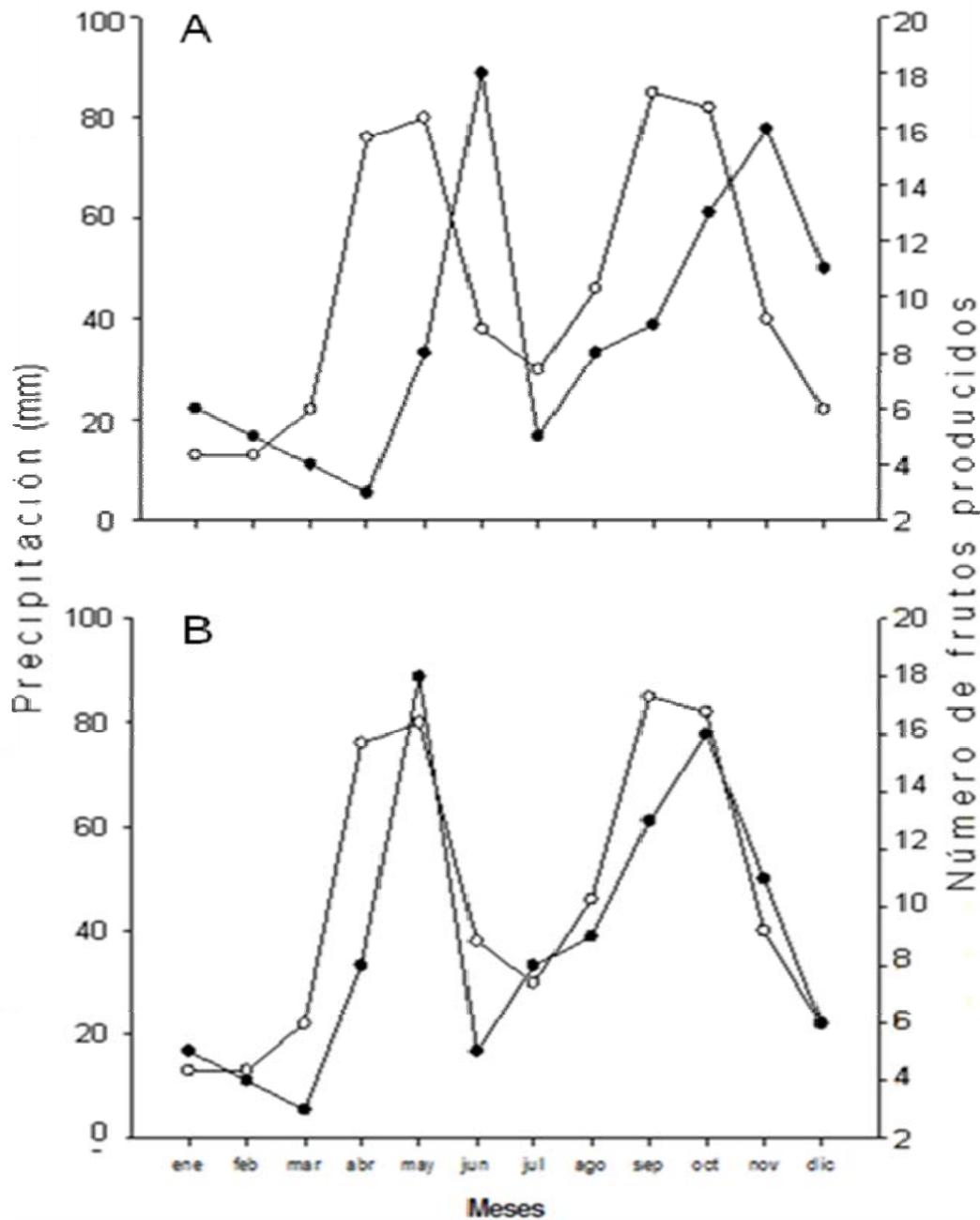


Figura 9. Tasa diaria de producción de frutos maduros de *M. schatzlii*, circulo negro, y el régimen de precipitaciones, circulo vacio, en Mucumí, Edo. Mérida. A, fructificación no desplazada, coeficiente de correlación de Spearman $r = 0,30$ ($P = 0,01$). B, fructificación retrasada un mes con respecto al régimen de precipitaciones en Mucumí, coeficiente de correlación de Spearman $r = 0,86$ ($P = 0,01$).

4.2.- Frugívoros asociados: vertebrados.

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

La frecuencia absoluta y relativa de consumo de frutos obtenidas con un esfuerzo 398 horas de filmación (250 h. diurnas y 148 h. nocturnas) para dos especies de lagartos *Ameiva provitae* y *Cnemidophorus lemniscatus*, y dos especies de aves *Tiaris bicolor* y *Mimus gilvus*, las mostramos en la Tabla 1.

Las curvas de saturación de las especies frugívoras vertebradas (curvas de rarefacción y de datos observados) alcanzaron una reducción considerable de sus pendientes y se igualaron en las cuatro especies de vertebrados, además de ubicarse dentro de los límites de confianza del 95% (Figura 10) lo cual sugiere que alcanzamos los valores predichos por el modelo. De igual manera, los valores estimados de los índices Chao 2 y Jack Knife (Colwell 2005) son de 4 y 4,9 especies, respectivamente, lo cual refuerza lo antes señalado.

Entre los frugívoros vertebrados destacan los lagartos con el 90% de los eventos de consumo y es liderado por *A. provitae*, especie endémica del bolsón semiárido de Lagunillas. El 10% restante de los eventos de consumo corresponde a dos especies de aves (Tabla 1). Todas las especies de frugívoros vertebrados que detectamos son diurnas. Cabe destacar que en ocho de los 29 eventos de consumo realizados por *A. provitae*, este lagarto tomó los frutos del suelo (27,6%)

Tabla 1. Lista de los frugívoros vertebrados, en 398 horas de esfuerzo, con sus frecuencias y porcentajes de eventos de consumo de frutos de *M. schatzlii*, en Mucumí, Edo. Mérida.

Clase	Orden (suborden)	Familia	Especies	Eventos de consumo	% de consumo	% de eventos
Reptilia	Squamata (Lacertilia)	Teiidae	<i>Ameiva provitae</i>	29	72,5	90
			<i>Cnemidophorus lemniscatus</i>	7	17,5	
Aves	Piciformes	Emberizidae	<i>Tiaris bicolor</i>	3	7,5	10
		Mimidae	<i>Mimus gilvus</i>	1	2,5	
Total			4	40	100	100

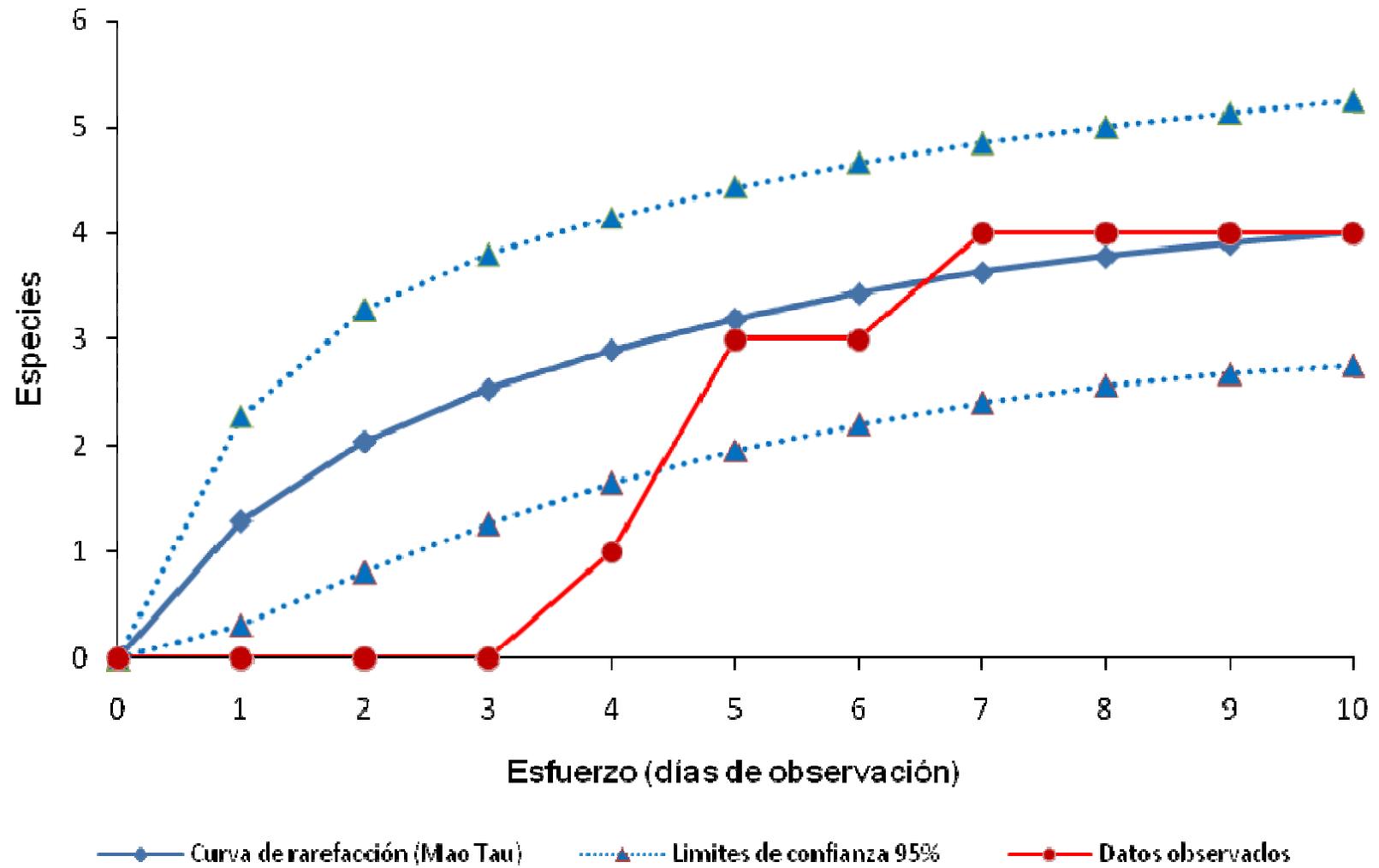


Figura 10. Curvas de acumulación y de rarefacción de especies vertebradas asociadas a *M. schatzlii* en Mucumí, Edo. Mérida.

y en tres ocasiones (42,9%) lo hizo *C. lemniscatus*. En 28 de los casos (70%) el evento de consumo ocurrió antes del mediodía, siendo *A. provitae* el responsable del 75% de tales eventos.

Detectamos tres condiciones que incidieron sobre la duración de los eventos de consumo: i) fase de expulsión del fruto en el cefalio; cuando los frutos en el cefalio se encontraron en FI o FII, los lagartos emplearon hasta 15 segundos para vencer la resistencia y poder extraerlos; pero cuando los frutos se encontraban en FIII o FIV, los lagartos no tuvieron ninguna resistencia para extraerlos, los que les tomó entre uno y tres segundos. ii) Tipo de frugívoro; las obvias diferencias entre aves y lagartos, determinaron distintas maneras de manipular e ingerir los frutos; así, las aves los extrajeron con sus picos y se retiraron volando; mientras que los lagartos, en la mitad de los casos, lo consumieron sobre el cefalio o en el piso junto al cactus; en el resto de los eventos, los transportaron, al menos fuera del campo visual de la cámara. iii) Tamaño del frugívoro; la duración de los eventos de consumo fue inversamente proporcional al tamaño del frugívoro.

4.2.2- Índices de consumo de los frugívoros. En el caso de los lagartos, quienes fueron los frugívoros que totalizaron el 90% de eventos de consumo, tenemos que para *A. provitae*, el $IC_e = 11,80$ semillas/hora/fruto; mientras que para *C. lemniscatus*, el $IC_e = 2,85$ semillas/hora/fruto. Por lo tanto, *A. provitae* figura como el vertebrado con mayor capacidad de consumir y movilizar las semillas de *M. schatzlii*. Por su parte, el índice de consumo gremial (IC_g) de estos lagartos fue de 14,65 semillas/hora/fruto de *M. schatzlii*.

4.2.3- Rasgos etológicos de los lagartos. De acuerdo con la fase de expulsión del fruto en el cefalio, los lagartos tuvieron que enfrentar distintos grados de resistencia para obtenerlo; así, cuando los frutos se encontraban en la FI o FII, observamos que lo rasguñaron y alternaron mordiscos e insistentes jalones, en un tiempo de hasta 15 segundos, para lograr sacarlo (Figura 11), mientras que en las FIII y FIV, los lagartos mordían el fruto y movían su cabeza y rápidamente, dos a cuatro segundos, lograban arrancarlo del cefalio (Figura 12 y 13).

También, ambas especies de lagartos consumieron frutos en el suelo luego que fueron expulsados del cefalio (Figura 14), incluso si presentaban secciones consumidas por invertebrados, o estando presentes estos últimos. En dos ocasiones individuos de *A. provitae*, consumieron restos de frutos dejados en el suelo.

Observamos a un *C. lemniscatus* que se trepó y posó por casi un minuto sobre un cefalio con un fruto en FIV, y pese a que era evidente su detección, el lagarto no lo consumió. *A. provitae* y *C. lemniscatus* luego de obtener el fruto lo masticaron repetidas veces hasta tragarlo, en otras ocasiones lo masticaban y lo dejaban caer, lo volvían a tomar, repitiendo esta acción varias veces hasta tragarlo.

La frecuencia diaria de los eventos de consumo de *A. provitae*, *C. lemniscatus*, *T. bicolor* y *M. gilvus* fue del 70% en horas de la mañana, y fue encabezado por *A. provitae* quien manifestó una actividad unimodal desde las 0700 hasta las 1500 horas, seguido por *C. lemniscatus* también con actividad

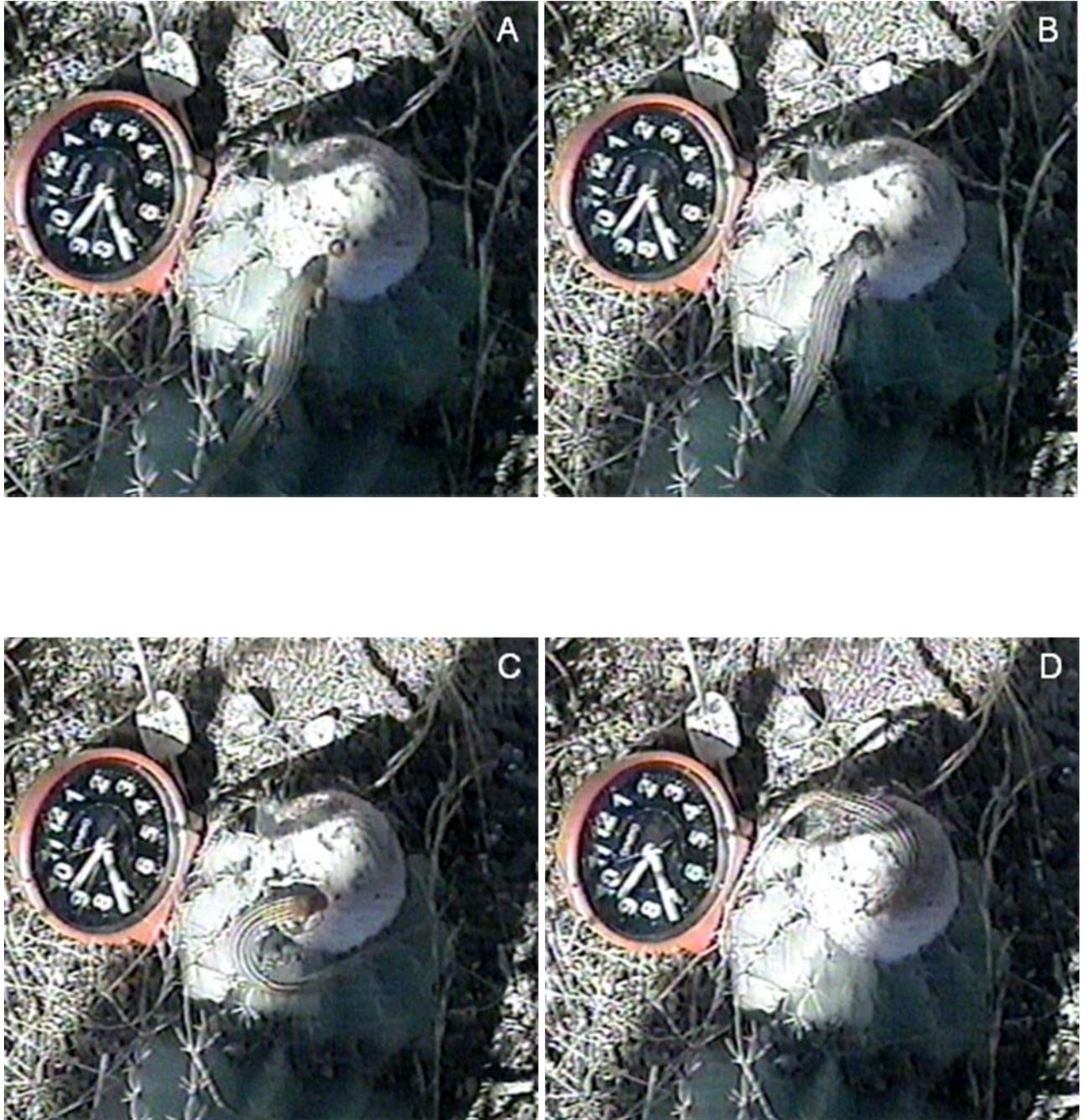


Figura 11. Evento de consumo de fruto en FI por *C. lemniscatus*, en C y D el lagarto araña y hace fuerza con la mordida y con todo su cuerpo hasta lograr obtener el fruto.

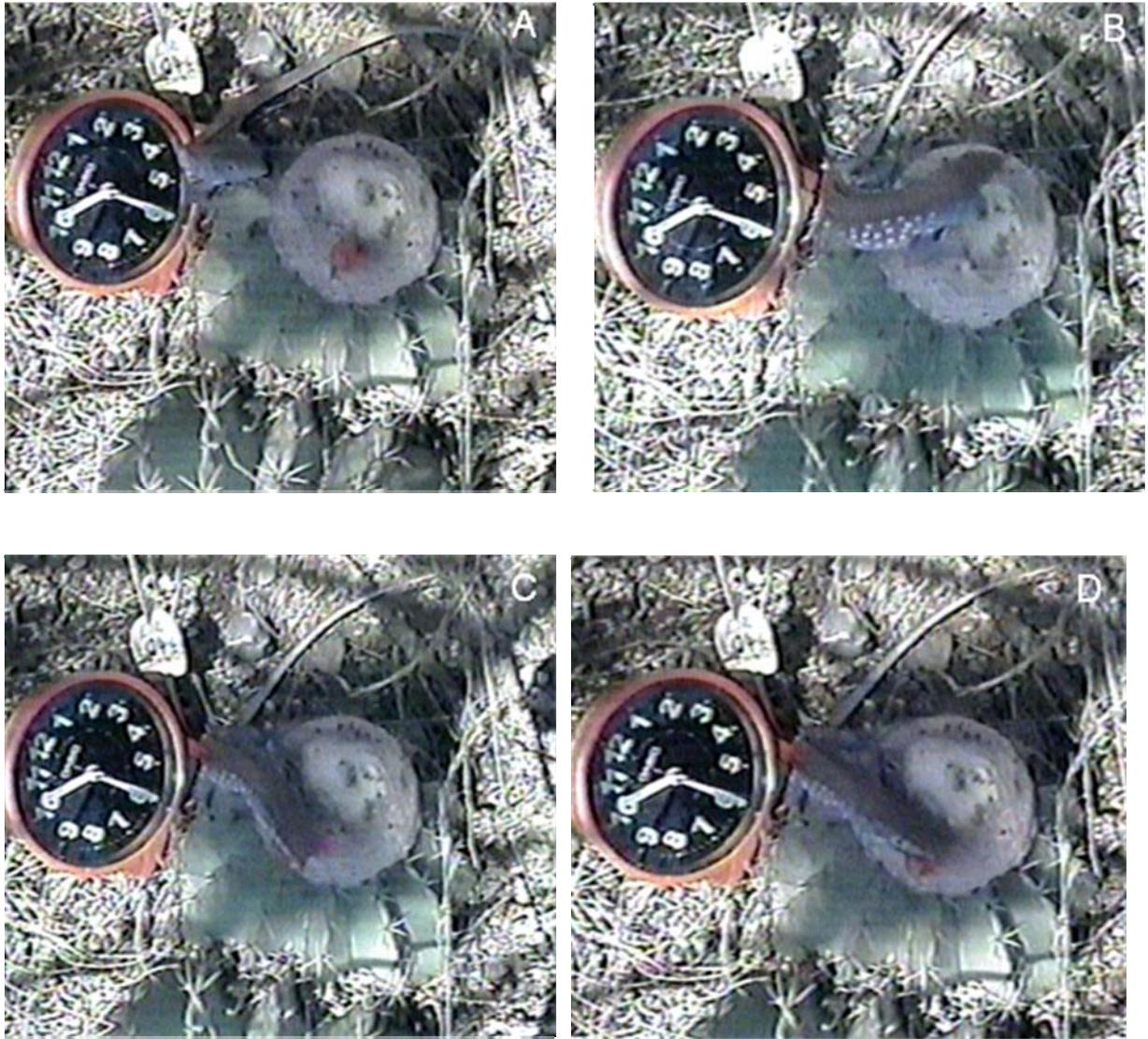


Figura 12. Evento de consumo de fruto en FIV por *C. lemniscatus* macho sobre el cefalo.



Figura 13. Eventos de consumo por *A. provitae* de frutos en FIV sobre el cefalio.



Figura 14. Eventos de consumo por *A. provitae* de frutos en el suelo. Las flechas indican a los frutos que son mordidos por los lagartos.

unimodal comprendida entre las 0900 hasta las 1300 horas (Figura 15). Parece no existir repartición del tiempo de consumo de frutos de *M. schatzlii* entre estas dos especies de lagartos.

4.2'.- Frugívoros asociados: Invertebrados.

Los frugívoros invertebrados relacionados con *M. schatzlii* y registrados en las 398 horas filmaciones (250 horas diurnas y 148 horas nocturnas), fueron insectos, principalmente representados por hormigas (nueve especies), una cucaracha (Blattidae), un Tettigoniidae y dos mariposas (Tabla 2). Aunque los invertebrados ocuparon un tiempo apreciable consumiendo frutos en las filmaciones (Tabla 2) su importancia en el transporte de frutos y semillas es cuestionable, en virtud de la baja masa efectiva que fueron capaces de consumir y de transportar. Estos invertebrados no removieron los frutos completos del cefalio, sólo consumieron segmentos del mismo, como pulpa sola o pulpa con pocas semillas, en períodos de tiempo que duraron hasta seis horas. Los frutos caídos al suelo y detectados por cualquiera de las nueve especies de Formicidae, fueron transportados completos o en fragmentos de mayor tamaño que los consumidos sobre los cefalios. Todos los invertebrados realizaron actividades de consumo diurno y nocturno, totalizando más de 114 horas en total (Tabla 2). Ocho de las nueve especies de Formicidae consumieron los frutos principalmente durante el día, y sólo *Ectatomma ruidum* (Figura 16A), mostró la mayor duración total de eventos de consumo entre los invertebrados, manteniendo su actividad durante el día y la noche.

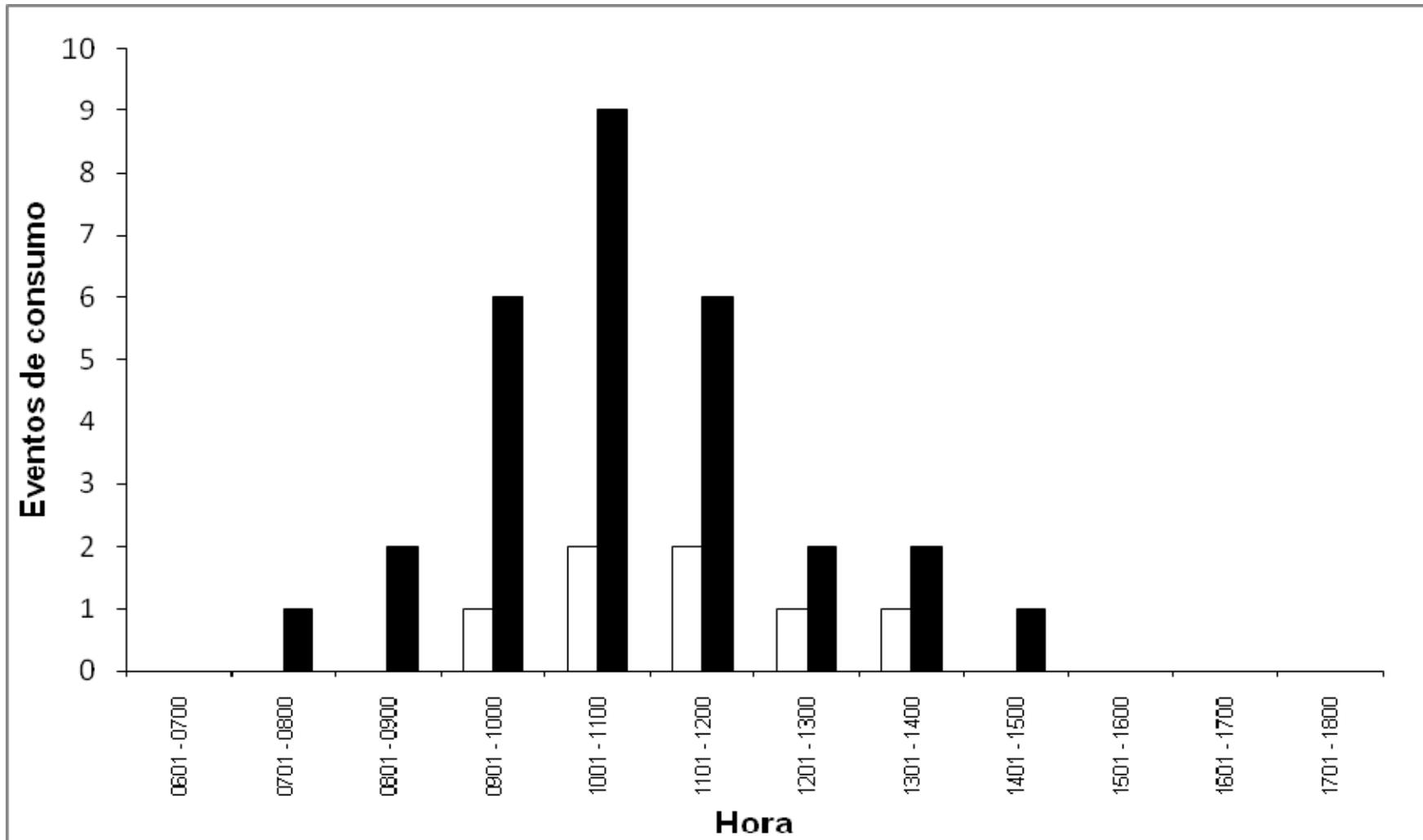


Figura 15. Frecuencia diaria de consumo de frutos de *M. schatzlii* por *A. provitae* (barras negras) y *C. lemniscatus* (barras claras).

Tabla 2. Lista y actividad de consumo de los invertebrados, en 398 horas de esfuerzo de filmación, consumiendo frutos de *M. schatzlii* en Mucumí, Edo. Mérida. Los valores correspondientes a la duración de los eventos de consumo para los Formicidae diferentes de *E. ruidum*, representan el acumulado para todas las especies.

Familia	Subfamilia	Especie	Duración de los eventos de consumo diurnos (hh:min:seg)	Duración de los eventos de consumo nocturnos (hh:min)	Duración total de los eventos de consumo (hh:min)
Formicidae	Ponerinae	<i>Ectatomma ruidum</i>	22:59	27:23	50:22
“ ”	Myrmicinae	<i>Acromyrmex cf. rugosus</i>	35:41	02:53	38:34
“ ”	“ ”	<i>Acromyrmex</i> sp. 2			
“ ”	“ ”	<i>Crematogaster rochai</i>			
“ ”	“ ”	<i>Pheidole fallax</i>			
“ ”	“ ”	<i>Pheidole</i> sp. 2			
“ ”	Formicinae	<i>Camponotus</i> sp. 2			
“ ”	Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex brunneus</i>			
“ ”	Ponerinae	<i>Odontomachus bauri</i>			
Blattidae	----	Sp. 1	06:05	19:44	25:55
Tettigoniidae	----	Sp. 3	----	00:19	00:19
Lepidoptera			00:00:10	00:02	00:03
Total			64:45	50:11	114:55

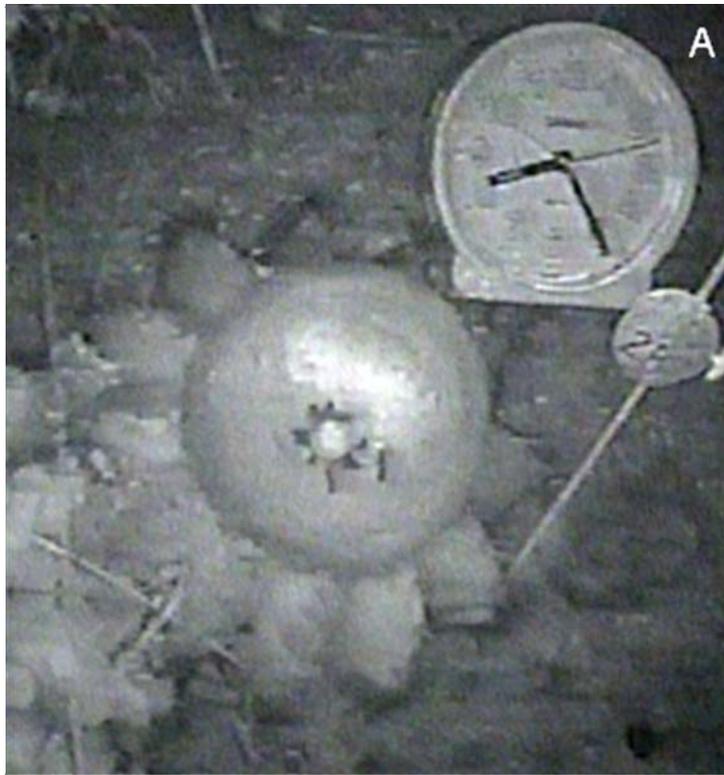


Figura 16. Invertebrados consumiendo frutos de *M. schatzlii* en la noche. **A** *E. ruidum* en grupo. **B** Ninfa de Blattidae.

Las dos ocasiones en que registramos la hormiga Ponerinae *Odontomachus bauri* lo hicimos en horas diurnas y apreciamos unos pocos individuos aislados.

Los individuos observados de ninfas de cucarachas (Blattidae) (Figura 16B) consumieron solamente zonas puntuales del epicarpio y parte superficial del mesocarpio de los frutos de *M. schatzlii*; esta actividad fue más intensa en horas nocturnas (75%) que durante el día (25%) que correspondió a las últimas horas de la tarde (1740-1800h) y las primeras horas del amanecer (0600-0630 h). Evidenciamos que estos Blattidae permanecieron tranquilamente en sus actividades de consumo, pese a que individuos de *E. ruidum* vinieron a consumir en el mismo fruto. El Tettigoniidae Sp.3 (Tabla 2) lo observamos en una sola ocasión cuando un individuo realizó todo el consumo registrado, que resultó similar al descrito para los Blattidae. En cuanto al consumo registrado para los Lepidópteros, las mariposas posaron su espiritrompa en aquellas zonas del fruto, donde otros invertebrados habían retirado partes del pericarpio, quedando expuesto el mesocarpio.

No incluimos a los invertebrados en los cálculos de *ICe*, tanto por la complejidad metodológica implicada, como por la manera en que éstos consumieron a los frutos.

4.3.- Experimentos de germinación.

Con un esfuerzo de 141 horas/trampa colectamos cinco lagartos, tres *A. provitae* y dos *C. lemniscatus*, que mantuvimos en cautiverio durante 23 y 26 días, respectivamente. Los *C. lemniscatus* consumieron espontáneamente los frutos

dejados en el terrario; en el caso de *A. provitae*, tuvimos que forzarlos a ingerir los frutos. Al finalizar esta prueba, para los experimentos de germinación, liberamos a los lagartos donde fueron capturados. *A. provitae* y *C. lemniscatus* no causaron daño físico a las semillas (5%) al consumir los frutos, además las semillas ingeridas germinaron en un alto porcentaje, 83% y 93%, respectivamente (Tabla 3).

Tanto las semillas consumidas por los lagartos *C. lemniscatus* y *A. provitae* como las lavadas, comenzaron a germinar al tercer día de iniciado el experimento; mientras que las no lavadas, lo hicieron al séptimo día (Figura 17, Tabla 3). El mayor rendimiento de germinación lo mostró el tratamiento control de semillas lavadas (92%) el cual alcanzó a los 26 días; en segundo lugar de rendimiento figuraron los tratamientos de semillas sin lavar y las ingeridas por *C. lemniscatus* (90 y 89%, respectivamente) a los 33 días en ambos casos; mientras que las ingeridas por *A. provitae* lo hicieron en último lugar (81%) a los 48 días (Tabla 3; Figura 17). En el Apéndice 4 mostramos las medias y medianas dentro de los intervalos de confianza del 95%, de cada tratamiento de germinación. Las semillas lavadas superaron el 50% de germinación (T_{50}) a los ocho días de iniciado el experimento, las ingeridas por los lagartos *C. lemniscatus* y *A. provitae* lo alcanzaron a los días 11 y 13, respectivamente, mientras que las semillas no lavadas lo lograron el día 12 (Tabla 3, Figura 17). Los porcentajes de germinación total (G_T) de las semillas de *M. schatzlii* alcanzados en cada uno de los cuatro tratamientos al cabo de 63 días, los presentamos en la Tabla 3.

Tabla 3. Tiempos de germinación de semillas de *M. schatzlii* bajo cuatro tratamientos.

Tratamientos	Inicio de la germinación I_g (día)	50% de la germinación T_{50} (día)	Porcentaje total de semillas germinadas G_T
<i>C. lemniscatus</i>	3	11	92,8
<i>A. provitae</i>	3	13	83,2
No lavadas	7	12	92,4
Lavadas	3	8	95,6

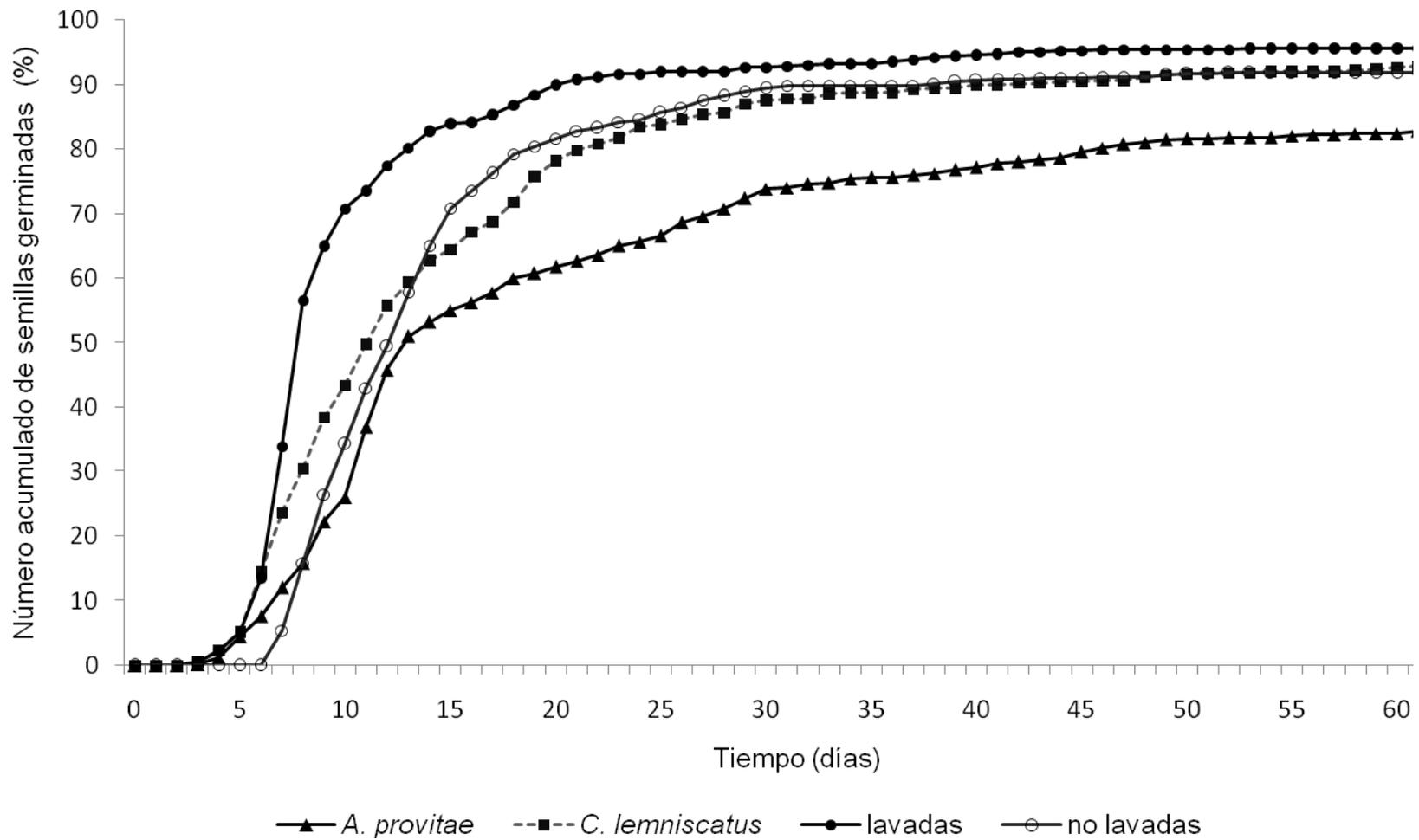


Figura 17. Porcentaje de germinación diaria acumulada de semillas de *M. schatzlii* bajo cuatro tratamientos.

No consideramos las especies de aves en las pruebas de germinación, puesto que *T. bicolor* ha sido previamente referida como especie depredadora de semillas de las cactáceas columnares *Stenocereus griseus*, *Cereus repandus* y *Pilosocereus tillianus* (Soriano *et al.* 1999, Aranguren 2007). De la misma manera, no incluimos a *M. gilvus*, por su baja participación en los eventos de consumo de frutos de *M. schatzlii* (Tabla 1), pese haber sido referida como dispersora de semillas de las cactáceas antes mencionadas (Soriano *et al.* 1999, Aranguren 2007).

Al comparar por pares los resultados del número de semillas germinadas en cada tratamiento de germinación, mediante la prueba de Kaplan Meier (Scott *et al.* 1984) (Tabla 4), determinamos que, salvo el par de curvas de semillas consumidas por el lagarto *C. lemniscatus* y las no lavadas, todos los demás pares mostraron diferencias significativas ($p=0.005$).

Tabla 4. Comparación entre pares de tratamientos de germinación, número de semillas germinadas, por medio del test de Kaplan-Meier.

Par	Ji-Cuadrada	Grados de libertad	Significación
<i>A. provitae</i> – <i>C. lemniscatus</i>	38,652	1	0,000 *
<i>A. provitae</i> – semillas lavadas	155,671	1	0,000 *
<i>A. provitae</i> – semillas no lavadas	27,860	1	0,000 *
<i>C. lemniscatus</i> – semillas lavadas	42,160	1	0,000 *
<i>C. lemniscatus</i> – semillas no lavadas	0,875	1	0,350
Semillas lavadas – semillas no lavadas	81,042	1	0,000 *

* Difieren significativamente.

5.- DISCUSIÓN

Observaciones sobre *Melocactus schatzlii*

El tiempo de desarrollo del fruto de *M. schatzlii*, desde que la flor fue fecundada hasta su expulsión del cefalio, abarcó dos meses aproximadamente. La expulsión es un proceso que dura entre cuatro y nueve horas, comenzando cuando el fruto que emerge se hace progresivamente visible en el cefalio, hasta que es completamente liberado y cae al suelo. Estos hechos, contrastan con aquellos observados para *M. violaceus* por Figueira *et al.* (1994) quienes refieren sólo 30 minutos en la duración del proceso de expulsión del fruto. Esta diferencia, puede ser debido a: i) el bajo número de frutos de *M. violaceus* ($n = 3$), y ii) las menores dimensiones de *M. violaceus* con relación a *M. schatzlii*, en un 42% menos de altura promedio de individuos maduros sexualmente y 35% menos en la longitud de los frutos.

Nuestras observaciones sobre el proceso de expulsión de frutos en *M. schatzlii*, concuerdan bastante bien con la descripción de Figueira *et al.* (1994) para *M. violaceus*; no obstante, en nuestro caso, la velocidad de salida del fruto no es mayor en las horas más cálidas del día, sino que ocurrió un aumento de la velocidad durante las fases FII y FIV, para disminuir en la FIV.

La floración diaria a partir de las 1500 h es una importante fuente de alimento, tanto para varias especies de colibríes, en forma de néctar, como para el ensamble de hormigas, en forma de estructuras florales y de polen. En este sentido, Nassar *et al.* (2007) refirieron cuatro especies de colibríes como

polinizadores de *M. schatzlii* en este enclave: *Amazilia saucerrottei*, *A. tzacatl*, *Chlorostilbon stenura* y *Chrysolampis mosquitus*, además de, ocho morfoespecies de hormigas de las subfamilias Polichoderinae, Formicinae, Ponerinae y Myrmicinae como visitantes de las flores.

M. schatzlii florece y fructifica durante todo el año, al igual que *M. curvispinus* (Nassar y Ramírez 2004), por lo que sus flores y frutos siempre ofrecen alimentos para los vertebrados e invertebrados (obs. per.)

Nuestros resultados mostraron una alta correlación entre los ritmos de precipitación y fructificación, cuando consideramos un desfase de aproximadamente un mes entre ambos (Figura 9); sin embargo, nuestros datos muestran que el tiempo de paso entre la antesis hasta la expulsión del fruto es de dos meses (Apéndice 1), por lo tanto, queda de manifiesto una posible relación de la fructificación de *M. schatzlii* con el régimen de precipitaciones, a pesar de existir unos 15-20 días de transición, que pueden deberse a que el desfase entre fructificación y precipitación correspondería a un poco más de un mes y medio, para así obtener el tiempo de dos meses de formación de los frutos. Los frutos poseen un alto contenido de agua, que corresponde al 85% de su peso (Apéndice 3).

Relaciones planta-animal

Consideramos que existen tres aspectos que tienen una significación especial en este sistema planta-animal: i) los frutos de *M. schatzlii* exhiben características de color rojo y ubicación (170 mm del suelo) que, salvo por la ausencia de olores

fétidos, exhiben el síndrome de saurocoria (Van Der Pijl 1972); además, ii) en Mucumí, la producción de frutos, aunque con altibajos, fue continua durante todo el año; y finalmente, iii) la gran cantidad de agua contenida en ellos (85%), hace que estos frutos representen un recurso de singular importancia, tanto por su ubicación (acceso), disponibilidad en el tiempo y como fuente de agua en un ambiente, donde este recurso es limitado. Por las razones antes señaladas, nos atrevemos a sugerir que más que una fuente de alimento, estos frutos garantizan el aporte de agua para los frugívoros no voladores que los consumen, tal como ha sido referido por Christian *et al.* (1984) y Figueira *et al.* (1994) con otras especies de reptiles. Por otra parte, pese a que Snow (1971) señala que “gracias a las estrategias adaptativas de producción, presentación y recompensas nutricionales, los frutos pueden atraer la mayor cantidad y variedad de dispersores posibles”, consideramos que nuestros datos de eventos de consumo indican que el vínculo mutualista parece restringirse a las dos especies de lagartos *A. provitae* y *C. lemniscatus*, quienes al igual que las aves, poseen visión a color como es bien sabido, lo cual apoya nuestra primera hipótesis.

Ameiva provitae y *C. lemniscatus* consumieron frutos que estaban inmersos en el cefalio, donde apenas se observaba su color rojo y no alcanzaban la FI; a diferencia del lagarto *T. torquatus* que sólo consumió frutos que estaban en avanzado estado de expulsión del cefalio Figueira *et al.* (1994). También, consumieron frutos que se encontraban en el suelo luego que habían caído del cefalio. Los géneros de lagartos *Ameiva* y *Cnemidophorus* presentan una dieta generalista, que incluye gran variedad de artrópodos (Scudday and Dixon 1973,

Vitt y Caldwell 1994, Vitt y de Carvalho 1995, obs. pers.), incluso, como algunos reptiles pueden consumir secciones vegetales como hojas, flores, inflorescencias y frutos, actuando así como dispersores de semillas de diferentes especies de plantas en diversos ambientes, como son las tortugas Galápagos y varias especies de lagartos teidos de hábitos alimentarios generalistas (Rick y Bowman 1960, Szarski 1962, Cobo y Andreu 1988, Schall y Ressel 1991, Figueira *et al.* 1994, Hartley *et al.* 2000).

Además, al comparar estos valores de ICe con los de 19 especies de aves dispersoras y/o depredadoras de semillas de las cactáceas columnares *S. griseus* y *C. repandus*, en este mismo ecosistema, observamos que *A. provitae* sólo es superado por el pájaro carpintero *Melanerpes rubricapillus*, como dispersor de estas dos cactáceas columnares (Soriano *et al.* 1999). Los lagartos están presentes en la categoría funcional de especies dispersores de *M. schatzlii* (Tabla 4, Figura 18), si bien *A. provitae* tiene la capacidad de movilizar el mayor número de semillas, $ICe = 11,80$ semillas/hora/fruto, es el que muestra la menor capacidad de germinación total de semillas con el 83%; mientras que *C. lemniscatus*, con apenas un $ICe = 2,85$ semillas/hora/fruto, consigue la germinación de un 93% del total de semillas (Tabla 3).

Este flujo de materiales en este ecosistema es debido al patrón de fructificación a largo del año de *M. schatzlii*, además que el 85% del peso de los frutos es agua, y junto al elevado número de las semillas en cada fruto, permite que esta interacción planta-animal siga garantizando recursos, principalmente hídricos para cualquiera de los dispersores detectados, en su mayoría no especializados. Desde esta

óptica entonces, siempre las cuatro especies vertebradas e invertebradas frugívoras, que registramos, tendrán acceso al recurso.

En relación con las aves, Soriano *et al.* (1999) reportan que *M. gilvus* prefiere consumir frutos rojos de la cactácea columnar *S. griseus* actuando como dispersor. Igualmente, Aranguren (2007) destaca a *M. gilvus* como dispersor eficiente de la cactácea columnar *Pilosocereus tillianus*. Siguiendo con *T. bicolor*, tanto Soriano *et al.* (1999) como Aranguren (2007) para las cactáceas columnares *S. griseus*, *C. repandus* y *P. tillianus*, lo catalogan como depredador de sus semillas. Entonces, podríamos extrapolar a este trabajo el papel funcional como dispersor de semillas de *M. schatzlii* a *M. gilvus* y como depredador a *T. bicolor*, sin embargo, quedaría por confirmar este hecho realizando pruebas de germinación. Sin embargo, a pesar de encontrarse en Mucumí gran parte de las 19 especies de aves y las tres cactáceas columnares registradas por Soriano *et al.* (1999), no hallamos registrado otra ave en el ensamble de frugívoros asociado a *M. schatzlii*. Quizás, por ser un ambiente xérico las aves no se arriesguen a quedar expuestas al buscar frutos que se encuentren casi a ras con el suelo. También es posible que la perdiz encrestada (*Colinus cristatus horvathi*) consuma frutos de *M. schatzlii*, por lo que quizás sea necesario aumentar el esfuerzo de filmaciones para precisar la interacción de más aves.

Finalmente el ensamble de frugívoros vertebrados asociados a *M. schatzlii* es integrado por los lagartos *A. provitae* y *C. lemniscatus*, y las aves *M. gilvus* y *T. bicolor*.

Entre los invertebrados, fueron los Formicidae los principales consumidores de frutos de *M. schatzlii*, e individuos de la especie *Ectatomma ruidum* los que tuvieron el mayor tiempo en eventos de consumo diurnos y nocturnos de frutos del cactus. Otros invertebrados, que no fueron registrados durante las 398 horas de filmaciones pero que si los observamos consumiendo frutos de *M. schatzlii* durante recorridos en el trabajo de campo, fueron coleópteros de las familias Tenebrionidae, con cuatro individuos observados en tres eventos de consumo, y Curculionidae, con dos individuos de *Cactophagus* sp. en dos eventos.

Durante todo el año observamos una importante cantidad diaria de frutos disponibles, que no fueron consumidos, por lo que estos frutos no representaron un recurso limitado para los frugívoros vertebrados e invertebrados. Al no haber competencia entre los frugívoros por el recurso fruto, puede promoverse un ensamble diverso de frugívoros del cactus *M. schatzlii*. Es por ello que no aceptamos la hipótesis que sugiere que el reparto de los periodos de actividad de los frugívoros en el tiempo, permite disminuir la competencia interespecífica por el consumo frutos de *M. schatzlii*. Sin embargo, entre las dos especies de lagartos no parece existir repartición del tiempo de consumo de frutos de *M. schatzlii*

Ameiva provitae y *C. lemniscatus* consumen los frutos de *M. schatzlii* quizás por su alto contenido de agua, ya que los nutrientes necesarios para su metabolismo lo encuentran en una dieta generalista que incluye insectos, arácnidos, moluscos entre otros.

Germinación y dispersión

Las semillas no dependieron del tratamiento que recibieron al pasar por los tractos digestivos de los lagartos, de hecho estos tratamientos, retardaron el porcentaje de germinación en relación con los tratamientos de semillas lavadas y de semillas con pulpa, es por ello que rechazamos la tercera hipótesis. Ciertamente podemos hablar de un inhibidor o retardante de la germinación de semillas de *M. schatzlii*, el cual no es tan efectivo como el posible inhibidor presente en *M. violaceus* (Figueira *et al.* 1994), cuyas semillas luego de 36 días no germinaron, a pesar que estos autores no dan explicación del suceso. Este inhibidor o retardante se encuentra en la pulpa, ya que al lavarlas con agua, efectivamente los eliminamos.

Estos lagartos dispersores, alejan a las semillas de sus parentales al defecar en áreas favorables para la germinación de las semillas y establecimiento de sus plántulas, tal como lo indica Herrera (2002), como son las áreas bajo la influencia de las plantas nodrizas *Prosopis juliflora* y *Acacia farnesiana*, quienes modifican las propiedades químicas del suelo bajo sus copas y propician la germinación de semillas de las cactáceas columnares *S. griseus* y *C. repandus* (Larrea-Alcázar 2007). También observamos a *M. schatzlii* junto a plantas de los géneros *Croton*, *Cordia*, *Jatropha* y *Opuntia* pudieran estar ejerciendo un efecto parecido al de las plantas nodrizas, por ser estos espacios moderadamente sombreados y frecuentados por estos lagartos. Además, el paso de las semillas por el tracto digestivo de los lagartos disminuye el tiempo de imbibición de estas en dos días (Tabla 3, Figura 17).

Pese a que *C. lemniscatus* incrementó la tasa de germinación de las semillas por él consumidas, no existen diferencias significativas con la tasa de germinación de las semillas no lavadas (Tabla 4, Figura 17). En contraste, semillas de *M. violaceus* consumidas por el lagarto *T. torquatus* germinaron a los seis días y alcanzaron un éxito de 36% a los 26 días, mientras que las semillas provenientes directamente del fruto no germinaron (Figueira *et al.* 1994). *C. lemniscatus* y *A. provitae* lograron que las semillas ingeridas por ellos germinaran en 93 y 83% en 33 y 48 días, respectivamente.

Entonces, ambas especies de lagartos son determinantes en la dispersión de las semillas de *M. schatzlii* en el grado de distanciamiento desde el cactus parental hasta lugares en donde las condiciones microambientales favorecen la germinación de las semillas, más no así en el aporte de aumentar el número de semillas que germinan. En la caracterización funcional de los frugívoros, ambas especies de lagartos son dispersoras de semillas de *M. schatzlii*.

Al ser los lagartos *A. provitae* y *C. lemniscatus* responsables del 90% de los eventos de consumo de frutos y actuar como dispersores de semillas de *M. schatzlii*, estamos en presencia del ensamble de lagartos diurnos, de hábitos alimenticios generalistas, frugívoros, y dispersores de semillas que pasan intactas por sus tractos digestivos y son viables. Son estos lagartos miembros del ensamble de dispersores vertebrados más importantes de *M. schatzlii*, en el bolsón semiárido de Lagunillas, y por ende podríamos aceptar la hipótesis de dispersión dirigida planteada por Howe and Smallwood (1982), quienes asumen que las adaptaciones permiten a las diásporas alcanzar lugares apropiados para

establecerse y que sus dispersores frecuentan lugares no escogidos al azar, donde las semillas logran establecerse y prosperar plántulas. Quizás así, podamos dar en parte respuesta al hecho de que Mucumí, permita la existencia de una numerosa población de *M. schatzlii*, por la interacción con los lagartos. Además, también podría favorecer a esta población de *M. schatzlii* que Mucumí esté situado en un valle.

Las plantas que son dispersadas por animales tienden a tener una baja probabilidad de diferenciación local o regional, incluida la evolución de adaptaciones hacia los dispersores locales, con lo que les permite entonces, un flujo genético suave pero persistente por salida de semillas y polen (Herrera 2002). Es ahí donde puede ser importante la participación de las aves, específicamente de *M. gilvus* como posible partícipe de un flujo genético entre poblaciones de *M. schatzlii*, es por ello que es necesario profundizar el esfuerzo en más observaciones para registrar si otras aves consumen los frutos de *M. schatzlii*, y además realizar pruebas de germinación con semillas consumidas por *M. gilvus* y *T. bicolor* para probar sus papeles funcionales como posibles dispersor y depredador de sus semillas, respectivamente.

Ya que existen diferencias estadísticamente significativas de la tasa de germinación entre las semillas lavadas y las semillas no lavadas, es evidente que existe un tipo de compuesto que está actuando como retardante de la germinación.

NUEVAS PREGUNTAS.

Aumentar el esfuerzo de observaciones para tratar de registrar a la perdiz encrestada (*Colinus cristatus horvathi*) como posible consumidora de los frutos.

Estudiar el papel de *Ectatomma ruidum* en la dispersión de *M. schatzlii*, por haber sido el invertebrado con más eventos de consumo.

Investigar el papel de *A. provitae* y *C. lemniscatus* como consumidores de frutos de la cactácea globosa *Mammillaria mamilaris*.

7.- REFERENCIAS

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 pp. + mapas.

Aranguren C.I. 2007. Frugivoría y dispersores primarios de *Pilosocereus tillianus* (Gruber & Schatzl) en el enclave semiárido de lagunillas. Tesis de Licenciatura ULA. Mérida, Venezuela.

Ataroff M. y L. Sarmiento. 2003. Diversidad de los Andes de Venezuela. I Mapa de unidades Ecológicas del Estado Mérida. CD-ROM, Ediciones Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Ataroff M. y L. Sarmiento. 2004. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. Pp. 9-26. *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 pp.

Christian, K.A, C.R. Tracy, and W.P. Porter. 1984. Diet, digestion, and food preferences of Galápagos land iguanas. *Herpetologica* 40:205-212.

- 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. 29 pp.
- Figueira C.J.E., J. Vasconcellos-Neto, M.A. García, y A.L. Teixeira de Souza. 1994. Saurocory in *Melocactus violaceus* (Cactaceae). *Biotropica* 26(3):295-301.
- Fleming T.H. y A. Estrada. 1993. Frugivory and seed dispersal: ecology and evolutionary aspects. *Vegetatio* 107/108, Kluwer Academic Publishers. Belgium.
- Howe H.F. and J.F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *The American Naturalist* 111(981):817-832.
- Howe H.F. and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228.
- Herrera C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. Pp. 185 – 208. *In: Plant – Animal Interactions, an evolutionary approach.* Herrera C. y Pellmyr O. (eds.). Blackwell publishing.
- 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.
- Naranjo M.E., C. Rengifo y P. Soriano. 2003. Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology* 19:19-25.
- Nassar J.M. y N. Ramírez. 2004. Reproductive biology of the melon cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution* 248:31-44.
- Nassar J.M., N. Ramírez, M. Lampo, J.A. González, R. Casado and F. Nava. 2007. Reproductive biology and mating system estimates of two andean

- melocacti, *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (cactaceae). *Annals of Botany* 99(1):29-38.
- Ponce M. 1989. Distribución de cactáceas en Venezuela y su ámbito mundial. Trabajo de ascenso. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Agronomía. 215 pp.
- 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.
- Rondón R.J. A. 2001. Cactaceae 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. 161 pp.
- Salisbury F.B. and C.W. Ross. 1992. *Plant Physiology*. Fourth edition. Wadsworth Publishing Company, Belmont. 682 pp.
- Scott S.J., R.A. Jones and W.A. Williams. 1984. Review of data analysis methods for seed germination. *Crop Science* 24:1192-1199.
- Scudday J.F. and J.R. Dixon. 1973. Diet and feeding behavior of teiid lizards from Trans-Pecos, Texas. *Southwest. Natur.* 18:279-289.
- Snow D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194-202.
- Soriano P.J., M. Sosa y O. Rusell. 1991. Hábitos alimentarios de *Glossophaga longirostris* Miller (Chiroptera:Phyllostomidae) en una zona árida de los Andes Venezolanos. *Revista de Biología Tropical* 39:263-268.
- 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. *Ecotropicos* 12(2):91-100.

- Soriano P.J. y A. Ruíz. 2003. Arbustales Xerofíticos. Pp. 696-715. *In*: Aguilera M., A. Azocar y E. González-Giménez (eds.). Biodiversidad en Venezuela. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONACIT). Caracas.
- Till H. y R. Gruber. 1982. Ein wunderschöner neufund aus Venezuela: *Melocactus schatzlii* Till et Gruber. *Kak. Und Sukk* 33(4):68-70.
- Traveset A. 1995. Seed dispersal of *Cneorum tricoccon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic islands. *Acta OEcologica* 16(2):171-178.
- Traveset A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1, 151–190.
- Van Der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 162 pp.
- Vasconcellos-Neto J., A.L.T. de Souza, M. M. Guimaraes y D. M. de Faria. 2000. Effects of color, shape and location on detection of cactus fruits by a lizard. *Journal of Herpetology* 34(2):306-309.
- Vitt L.J. y J.P.Caldwell. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology, London* 234:463-476.
- Vitt L.J. y C.M. de Carvalho. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the Lavrado area of northern Brazil. *Copeia* 1995:305-329.

8.- APÉNDICES

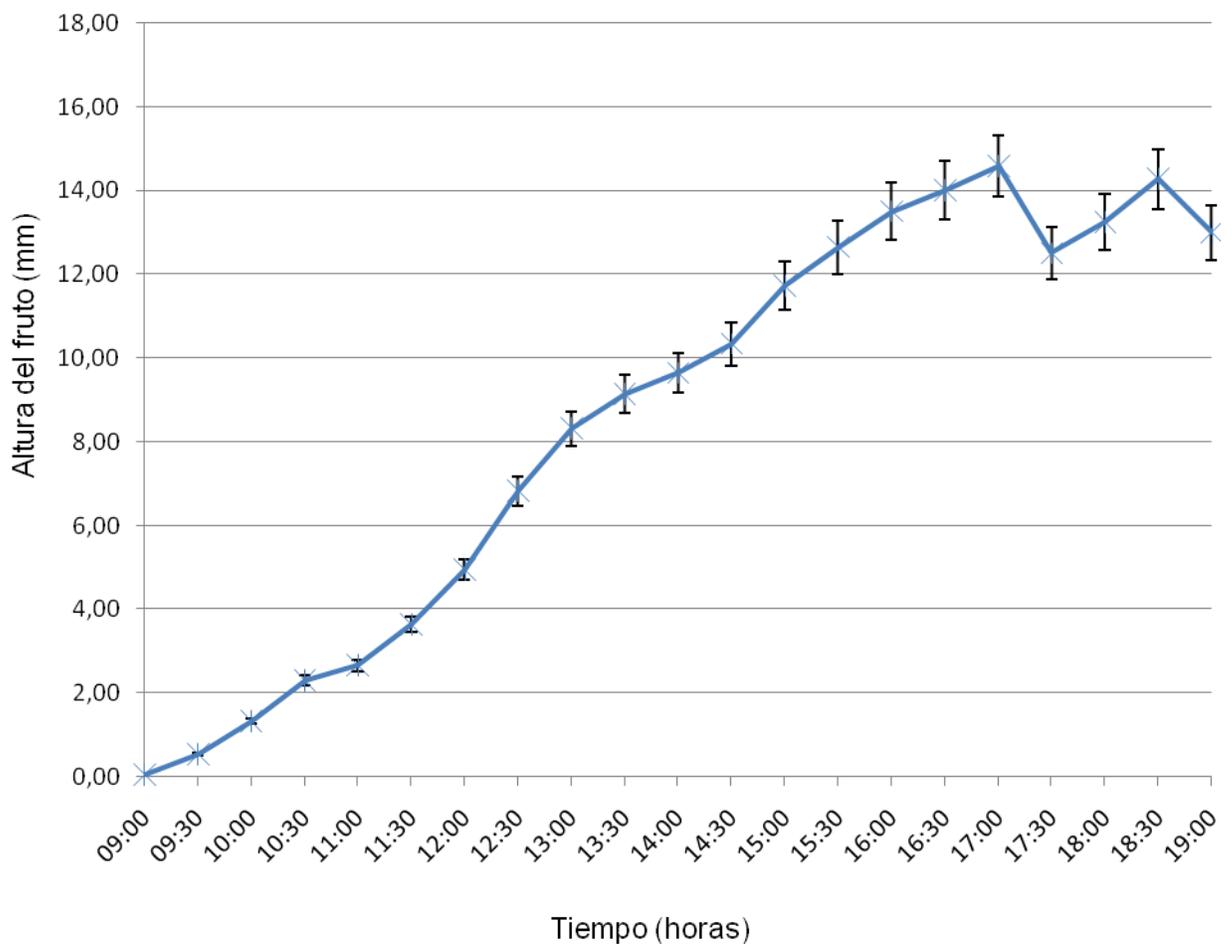
Apéndice 1.- Duración de la formación del fruto desde la polinización de la flor.

Flor/fruto	Duración (días)	Flor/fruto	Duración (días)
1	69	26	76
2	78	27	46
3	78	28	46
4	78	29	46
5	39	30	46
6	39	31	48
7	45	32	48
8	45	33	48
9	45	34	52
10	48	35	52
11	55	36	52
12	60	37	69
13	60	38	69
14	60	39	41
15	62	40	69
16	62	41	69
17	66	42	56
18	72	43	56
19	72	44	56
20	72	45	59
21	72	46	59
22	76	47	59
23	76	48	59
24	76	49	67
25	76	50	67
Promedio = 59,92 días Desviación estándar = 11,89 días			

Apéndice 2a.- Longitud (mm) de expulsión de 30 frutos medida cada 30 minutos.

Frutos	Hora																				
	09:00	09:30	10:00	10:30	11:00	11:30	12:00	12:30	13:00	13:30	14:00	14:30	15:00	15:30	16:00	16:30	17:00	17:30	18:00	18:30	19:00
1	0	0	1	2	3	4	5	5	6	6	6	6	6	7	7	8	8	9	10	12	13
2	0	0	1	3	3	4	4	5	5	6	6	7	15	20	18	19	20	14	15	16	
3	0	0	1	2	2	3	3	3	4	5	5	8	15	17	17	12	12	13	14	14	
4	0	1	1	2	3	3	3	4	4	5	5	5	6	9	11	11	13	14	14	15	
5	0	0	1	1	2	3	4	5	13	14	15	15	16	9	10	11	12				
6	0	0	0	1	1	2	3	3	12	14	15	15	8	8	9	14	15				
7	0	0	1	1	2	3	3	4	6	11	17	8	18	7	14	14	14				
8	0	0	1	2	2	3	3	11	13	14	14	17	6	13	14	15	15				
9	0	1	2	3	3	4	8	14	14	15	15	5	6	13	15	16	17				
10	1	2	3	4	4	5	6	6	7	7	7	6	15	14	16	18	18				
11	0	1	2	3	3	4	5	9	14	15	17	12	11	15	17	14	14				
12	0	0	1	2	2	3	3	4	4	5	5	8	6	17	13	16	17				
13	0	0	0	1	2	3	3	4	4	5	5	5	14	13	11						
14	0	0	1	2	3	3	4	4	5	5	6	12	13	11	14						
15	0	1	2	2	3	3	3	4	4	4	5	11	16	14	14						
16	0	0	1	2	2	2	2	3	3	3	4	16	11	13	16						
17	0	1	1	3	3	3	5	7	8	8	8	14	11	15							
18	0	1	2	3	3	4	5	6	7	8	8	9	14								
19	0	1	2	3	3	4	5	5	13	14	15	10	16								
20	0	1	2	3	3	6	15	15	16	17	11	13	6								
21	0	1	1	2	3	3	4	4	5	6	14	15	13								
22	0	1	1	2	2	3	5	17	18	14	8	5	16								
23	0	0	1	2	3	8	11	12	13	7	8	11									
24	0	0	1	2	3	4	5	6	6	8	9	15									
25	0	1	3	4	5	6	7	7	7	8	15										
26	0	0	1	3	3	5	6	7	8	15	4										
27	0	1	2	3	3	4	8	14	14	3	8										
28	0	0	1	2	2	2	2	3	3	8	15										
29	0	1	2	3	3	4	5	6	7	15											
30	0	1	2	3	3	4	8	14	14												

Apéndice 2b.- Duración promedio de la expulsión de los frutos ($n = 30$), medidas en milímetros, desde FI hasta que caen del cefalio. (Barra de error 5%).



Apéndice 3.- Características de frutos ($n = 30$) de *M. schatzlii* en Mucumí, Edo. Mérida.

Fruto	# semillas	# semillas abortadas	Largo (mm)	Ancho (mm)	Peso fresco (g)	Peso agua (g)	% agua
1	205	13	22,86	4,03	0,77	0,64	83,70
2	118	17	13,82	5,81	0,81	0,71	86,93
3	191	8	18,97	6,56	1,09	0,94	86,06
4	75	11	17,08	4,07	0,66	0,58	88,70
5	42	51	18,82	3,00	0,49	0,43	86,38
6	232	13	17,76	6,63	1,16	0,97	83,81
7	107	18	16,92	4,06	0,67	0,57	85,14
8	247	6	9,87	6,08	0,58	0,46	78,58
9	73	9	15,08	5,02	0,82	0,74	90,12
10	177	13	16,67	3,64	0,62	0,52	84,44
11	111	7	13,98	3,91	0,70	0,61	86,55
12	98	22	17,90	4,35	0,79	0,68	86,77
13	104	16	15,26	4,96	0,80	0,69	86,56
14	169	15	23,58	10,42	0,75	0,65	86,34
15	151	3	19,21	7,73	0,40	0,31	77,92
16	114	7	21,20	11,32	1,04	0,91	87,75
17	312	4	24,80	12,83	1,50	1,24	83,04
18	44	3	19,62	8,28	0,38	0,34	88,22
19	153	5	23,14	12,48	1,03	0,88	85,67
20	166	5	21,70	10,45	0,80	0,69	85,41
21	196	3	20,95	11,77	1,08	0,93	86,11
22	263	12	24,81	12,12	1,53	1,26	82,18
23	206	7	26,11	10,55	0,64	0,53	81,90
24	203	11	24,43	11,34	0,97	0,83	84,99
25	63	4	18,82	10,85	0,71	0,62	88,14
26	134	1	24,47	12,38	1,20	1,06	88,87
27	123	30	30,28	9,82	0,71	0,63	87,90
28	82	6	15,80	8,56	0,47	0,39	83,23
29	128	16	18,57	8,27	0,50	0,42	84,29
30	218	21	20,15	11,46	1,03	0,87	84,01
Promedio	150,167	11,900	19,754	8,092	0,823	0,703	85,324
Error estándar	12,342	1,824	0,795	0,596	0,053	0,045	0,511
Desviación estándar	67,599	9,991	4,354	3,266	0,290	0,246	2,799

Apéndice 4. Medias y medianas, con límites de confianza del 95%, para el tiempo de germinación de las semillas cada tratamiento.

Tratamiento	Media(a)				Mediana			
	Valor	Error Std.	Intervalo de confianza 95%		Valor	Error Std.	Intervalo de confianza 95%	
			Límite inferior	Límite superior			Límite inferior	Límite superior
Consumidas por <i>A. provitae</i>	24,704	0,926	22,889	26,519	13,000	0,491	12,037	13,963
Consumidas por <i>C. lemniscatus</i>	17,536	0,714	16,137	18,935	12,000	0,358	11,298	12,702
Semillas lavadas	12,704	0,573	11,582	13,826	8,000	0,097	7,809	8,191
Semillas no lavadas	17,762	0,683	16,422	19,102	13,000	0,298	12,415	13,585
Total	18,177	0,380	17,432	18,921	11,000	0,166	10,675	11,325