



**Universidad Autónoma de San Luis
Potosí**



Posgrado en Ciencias de la Vida

Facultad de Ciencias

**Polinización de plantas del complejo *Dioon edule* por
pequeños vertebrados**

Tesis para obtener el título de:

Maestro en Ciencias de la Vida

Presenta:

Abraham Isaías Galavíz Hernández

Directora de tesis:

Dra. Laura Yáñez Espinosa

Co-director de tesis

Dr. Joel David Flores Rivas

San Luis Potosí, S.L.P. junio de 2025



Dedicatoria

A quienes formaron en mí los valores que me han hecho amar la vida, mis padres y hermano, mi absoluto respeto y total admiración.

A la memoria de mi abuelo Magdaleno Hernández y Noralba Orocio Castro QEPD

Agradecimientos

Muestro mi respeto y agradecimiento a mi directora de tesis, la Dra. Laura Yáñez Espinosa por recibirme en su laboratorio y brindarme la oportunidad de desempeñar esta importante investigación, por compartirme su conocimiento, experiencia y guía durante la realización de este proyecto.

Agradezco a los biólogos Leslie Lugo, Ulises Casarubia, Uriel Martínez, Luis Porras, Sebastián Salazar, Alondra Alvarado y David Balderas por su apoyo en el trabajo técnico en campo, a Emanuel Ortiz y Cecilia Wong por su ayuda en el trabajo técnico de laboratorio, al Dr. Romeo Tinajero por el asesoramiento en la identificación de aves, a los señores Jesús Briones, José Ángel Briones y Rafael por permitir el acceso a los sitios de estudio en la Sierra Madre Oriental. A mi co-director de tesis Dr. Joel Flores Rivas y a los miembros del comité de evaluación Dra. Mónica Miguel, Dr. Alberto Prado, Dr. Roberto Salgado y Dr. Aldo Mejía por sus correcciones, comentarios y sugerencias.

Financiamiento

Agradezco a la Secretaria de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el financiamiento a través del proyecto titulado: “Patrones de diversidad del complejo *Dioon edule* y sus polinizadores; herramientas para la conservación de interacciones ecológicas en peligro de extinción” (CBF2023-2024-2780) y a través de la beca No: 1281420.

Resumen.....	1
Introducción	2
Antecedentes	7
Justificación	9
Hipótesis.....	10
Objetivo general.....	10
Objetivos específicos.....	11
Metodología	12
Área de estudio	12
Caracterización de sitios.....	12
Evaluación de la perturbación.....	14
Muestreo con cámaras trampa	15
Identificación y captura de ejemplares.....	16
Análisis de datos.....	17
<u>Análisis de componentes principales</u>	17
<u>Análisis de agrupamiento aglomerativo jerárquico</u>	17
<u>Análisis comparativo de diversidad y completitud de muestras entre las localidades</u>	18
Clasificación de los tipos de interacción	19
Análisis de correlación entre la perturbación y la frecuencia de visitas	20
<u>Evaluación y tratamiento de datos</u>	20
Análisis de dispersión y adherencia de polen	21
<u>Túnel de dispersión</u>	21
<u>Ejemplares modelo</u>	22
<u>Procedimiento de experimentación</u>	22
Análisis de elección y preferencia de recurso	24
<u>Túnel de decisión</u>	24
<u>Procedimiento de experimentación</u>	25
<u>Exploración y tratamiento de datos</u>	27
Resultados	29

Listado de especies y clasificación	29
Interacciones con los estróbilos	32
Evaluación de la perturbación.....	34
Análisis comparativo de diversidad y completitud de muestras	35
<u>Valores resultantes de los números de Hill</u>	41
Análisis de componentes principales (PCA)	42
Agrupamiento aglomerativo jerárquico.....	44
Análisis de correlación entre la perturbación y la frecuencia de visitas	45
<u>Prueba de normalidad</u>	45
<u>Análisis de correlación de Spearman</u>	45
Análisis de dispersión de polen.....	45
<u>Prueba de normalidad</u>	45
<u>Análisis de Kruskal-Wallis</u>	45
<u>Prueba post hoc de Dunn</u>	46
Análisis de preferencia de recurso	49
<u>Prueba de normalidad</u>	49
Discusión	51
Visitantes al complejo <i>Dioon edule</i> y su polinización	51
Vectores de polinización, adaptación ecológica y diversidad	52
Perturbación e implicaciones.....	54
Valor nutricional del cono masculino.....	55
Efectividad de los visitantes como vectores	56
Alcances y limitaciones	57
Conclusiones	58
Se registró una alta diversidad de vertebrados, incluyendo mamíferos, aves y reptiles, que interactúan con los conos femeninos y masculinos de <i>D. edule</i> y <i>D. agustifolium</i> durante su fase de polinización. El cono masculino, al ser una fuente de alimento, atrae un mayor número de interacciones en comparación con el femenino.	58
Referencias bibliográficas	59
Anexos.....	75

Índice de tablas

Tabla 1.	Clasificación y definición de cada uno de los tipos de interacción de vertebrados con el complejo <i>Dioon edule</i>	20
Tabla 2.	Frecuencia de las especies visitantes al complejo <i>D. edule</i>	30
Tabla 3.	Presencia de especies por localidad e índices de diversidad.	36
Tabla 4.	Valores resultantes de los números de Hill ($q=0,1,2$) para las localidades de estudio.	41
Tabla 5.	Resultado de la prueba Kruskal-Wallis de las variables “Polen dispersado”, “Distancia” y “Polen portado”	46
Tabla 6.	Comparación múltiple entre vertebrados respecto al polen dispersado, mediante la prueba de Dunn, ajustada por Holm.....	47
Tabla 7.	Comparación múltiple entre vertebrados de la distancia de arrastre de polen mediante la prueba de Dunn, ajustada por Holm.....	47
Tabla 8.	Comparación múltiple entre vertebrados respecto al polen portado mediante la prueba de Dunn ajustada por Holm.....	47
Tabla 9.	Resultados de la prueba binomial de las variables “Polen” e “Insectos” para los grupos Aves, Mamíferos y Reptiles.	49

Índice de figuras

Figura 1. a) <i>Dioon angustifolium</i> con un estróbilo femenino. b) <i>D. edule</i>	3
Figura 2. Mapa de la república mexicana, distribución potencial de <i>Dioon angustifolium</i> y <i>Dioon edule</i> . La cobertura base fue tomada de Rojas et al. 2014.	4
Figura 3. Fotomicrografías de granos de polen de cíadas asociados con <i>Cretoparacucujus cycadophilus</i> . (a) Vista general de <i>C. cycadophilus</i> y agregaciones de granos de polen por el escarabajo. (a') Agrandamiento de una agregación de tres granos de polen. (a'') Agrandamiento de un solo grano. (b) cercamiento de tres agregaciones más grandes de granos de polen. (c) Ampliación de (b), que muestra 14 granos de polen agregados. (d) Ampliación de (b), que muestra seis granos de polen agregados. Ilustración tomada y modificada de Cai et al. 2018.	6
Figura 4. Mapa de la República mexicana, Sierra Madre Oriental. Ubicación de las localidades de estudio. Al norte Linares, N.L. y al Sur Pisaflres, Hgo. La cobertura base fue tomada de Rojas et al. 2014.....	13
Figura 5. Sitio de estudio cinco en la localidad de Pisaflres, Hgo. Las flechas rojas indican la ubicación de las cámaras trampa.....	15

Figura 6. Esquema del túnel de dispersión en un plano cenital. a: Cámara inicial de liberación del vertebrado, b: Región cubierta de polen, c: suelo con alfombra de foamy, d: Forro de caucho antiestática y e: Cámara final de recaptura del vertebrado. Figura no a escala.....	21
Figura 7. a) <i>Aspidoscelis inornata</i> en el túnel de dispersión, la flecha indica la presencia de polen. b) Huellas de polen plasmadas en la alfombra de foamy posterior a una de las pruebas, la flecha indica el último rastro de polen visible. c) <i>Mus musculus</i> con polen en el pelaje y d) Acercamiento a una pluma de ave con sacos polínicos. Barra de escala a, b y c: 20 mm. d: 2 mm.	23
Figura 8. Esquema del túnel de decisión en un plano cenital. Donde a = Cámara de liberación, b = Cámara de decisión, c y d = cámaras con presencia de recurso y control, e = ventiladores. Las flechas indican el flujo del aroma en cada cámara y los círculos negros representan cajas Petri con cada recurso o control. Imagen no a escala.....	25
Figura 9. a) Caja Petri con <i>Zophobas morio</i> y <i>Tenebrio molitor</i> , b) Caja Petri con escamas y sacos polínicos de <i>D. edule</i> , c y d) <i>Mus musculus</i> dentro del túnel de decisión.....	26
Figura 10. Las especies a) <i>Sciurus aureogaster</i> ; b) <i>Icterus gularis</i> ; c) <i>Peromyscus furvus</i> ; d) <i>Thryothorus maculipectus</i> ; e) <i>Piaya cayana</i> ; f) <i>Cyanocorax yncas</i> ; g) <i>Icterus graduacauda</i> ; h) <i>Odocoileus virginianus</i> ; i) <i>Wilsonia pusilla</i> ; j) <i>Nasua narica</i> ; k) <i>Melanotis caerulescens</i> ; l) <i>Amazilia yucatanensis</i> interactuando con los estróbilos del Complejo <i>Dioon edule</i>	31
Figura 11. Las especies a) <i>Basileuterus rufalbus</i> ; b) <i>Dicotyles angulatus</i> ; c) <i>Peromyscus leucopus</i> ; d) <i>Piranga ludoviciana</i> ; e) <i>Sceloporus variabilis</i> ; f) <i>Agriocharis gallopavo</i> ; g) <i>Basileuterus lachrymosus</i> , h) <i>Baelophus atricistratus</i> e i) Larvas de <i>Eumaeus childrenae</i> interactuando con los estróbilos del Complejo <i>Dioon edule</i>	32
Figura 12. Diagrama radial del tipo de interacciones registradas con los estróbilos. (1: Neutro, 2: Trepador, 3: Vuelo alrededor, 4: Recorrido, 5: Salto sobre el ápice, 6: Percha en el ápice, 7: Picoteo y 8: Depredación). Los nombres repetidos indican distintos tipos de interacción por la misma especie.	33
Figura 13. Gráfico de frecuencia respecto al tipo de interacción.	34
Figura 14. Gráfico de comparación de los valores del índice de perturbación obtenidos en cada uno de los sitios de estudio (Linares: N, Pisaflores: H).....	35
Figura 15. Perfil de completitud de la muestra. Relación entre el orden q y la completitud de las muestras en las comunidades de Linares y Pisaflores.	38
Figura 16. Rarificación/extrapolación que indica la diversidad taxonómica en base al tamaño muestral para los órdenes de diversidad (q=0,1,2) en la localidad de Pisaflores.....	38
Figura 17. Rarificación/extrapolación que indica la diversidad taxonómica en base al tamaño muestral para los órdenes de diversidad (q=0,1,2) en la localidad de Linares.....	39
Figura 18. Perfiles de diversidad empírica y asintótica. Comparación de la diversidad observada y asintótica para diferentes órdenes de diversidad (q) en las localidades de estudio.....	39
Figura 19. Rarificación/extrapolación en base a la cobertura de la muestra. Diversidad taxonómica en función de la cobertura de la muestra para los órdenes de diversidad (q=0,1,2) en la localidad de Pisaflores.	40

Figura 20. Rarificación/extrapolación en base a la cobertura de la muestra. Diversidad taxonómica en función de la cobertura de la muestra para los órdenes de diversidad ($q=0,1,2$) en la localidad de Linares.	40
Figura 21. Perfiles de equidad. Gráfico de relación entre el orden q y la equidad de las localidades de Linares y Pisaflares.	41
Figura 22. Biplot del análisis de componentes principales (PCA). Correlaciones entre los componentes y las variables iniciales. (Localidad H: Pisaflares N: Linares, número de sitio y tipo de estróbilo, M: masculino, F: Femenino).	43
Figura 23. Biplot del Análisis de componentes principales (PCA). Gráfico de las observaciones (Localidad, número de sitio y tipo de estróbilo).	43
Figura 24. Dendrograma del Análisis de agrupamiento aglomerativo jerárquico de la similitud de los sitios con estróbilo masculino (M) o femenino (F) en localidades de estudio (H, Pisaflares y NL, Linares) respecto a las especies visitantes La línea horizontal punteada representa el nivel de similitud. C1, C2 y C3 indican los grupos resultantes del análisis.	44
Figura 25. Gráficos de caja y bigotes de la comparación en las variables a) Distancia, b) Polen dispersado y c) Polen potado, respecto a los grupos de estudio Aves, Mamíferos y Reptiles (el asterisco indica diferencias significativas).	48
Figura 26. Gráficos de caja y bigotes de la preferencia a los recursos "Polen" e "Insectos" en los grupos de estudio a) Reptiles, b) Mamíferos y c) Aves (el asterisco indica diferencias significativas).	50

Glosario

Complejo: Grupo de especies morfológica y genéticamente muy próximas, que presentan límites morfológicos y reproductivos muy difusos. Mallet (1995).

[Polinización de plantas del complejo *Dioon edule* por pequeños vertebrados](#) © 2005 por [Abraham Isaías Galavíz Hernández](#) está [licenciada bajo Creative Commons Atribución-](#)

[No Comercial-NoDerivativos 4.0 International](#)

Resumen

Las interacciones de vertebrados con estróbilos de gimnospermas dioicas como las cícadas pueden ser eventos casuales o seguir un patrón característico. Las visitas de fauna a estas plantas no solo están limitadas a la dispersión de semillas del estróbilo femenino. Al ser Zamiáceas presentan toxinas en dichas estructuras, lo que apunta a que las interacciones con vertebrados serían escasas; sin embargo, existen reportes de pequeños y grandes vertebrados que depredan y dispersan sus semillas, pero hasta ahora no se había considerado el estróbilo masculino para el análisis de sus interacciones, mismo que aparentemente no parecía ofrecer ningún recurso para la fauna como otras gimnospermas. Las especies *Dioon edule* Lindl. y *D. angustifolium* Miq. representan un complejo de cícadas endémicas de México, con un alto riesgo de extinción, por lo que es esencial explorar sus relaciones y procesos ecológicos como la polinización, ya que sus visitantes podrían tener la capacidad de acercar el polen de un estróbilo a otro. Se monitorearon cinco estróbilos masculinos y cinco femeninos con cámaras trampa para cada una de las especies del complejo, en Pisaflores, Hidalgo para *D. edule* y Linares, Nuevo León para *D. angustifolium*, representando dos localidades de la Sierra Madre Oriental (SMO). Así mismo se realizaron experimentos aislados de arrastre y preferencia al polen y escarabajos que el estróbilo masculino ofrece, con el objetivo de indagar sobre la relevancia del posible rol de sus visitantes como vectores de polinización. Se registró una variedad de especies de fauna nativa casi totalmente distinta para cada especie del complejo, que incluye; aves, mamíferos y reptiles, mismos que interactúan con los estróbilos de distintas formas, siendo el ratón *Peromyscus leucopus* el visitante más frecuente. Identificamos a las aves como el grupo de vertebrados con mayor capacidad de arrastre de polen. Concluimos que los visitantes de los estróbilos masculino y femenino estróbilos con mayor capacidad de arrastre y adherencia de polen, como el ave *Thryothorus maculipectus*, representan agentes benéficos para la polinización de las cícadas. Sin embargo, los visitantes más frecuentes, pero que únicamente visitan el estróbilo masculino, representan agentes perjudiciales al causar el posible robo de polen.

Summary

Vertebrate interactions with the strobili of dioecious gymnosperms such as cycads can be random events or follow a characteristic pattern. Fauna visits to these plants are not limited to seed dispersal by the female strobila. Being Zamiaceae, they contain toxins in these structures, suggesting that interactions with vertebrates are rare. However, there are reports of small and large vertebrates preying on and dispersing their seeds, but until now, the male strobila had not been considered for the analysis of their interactions, as it apparently did not offer any resources for fauna like other gymnosperms. The species *Dioon edule* Lindl. and *angustifolium* Miq. represent a complex of cycads endemic to Mexico, with a high risk of extinction. Therefore, it is essential to explore their relationships and ecological processes such as pollination, since their visitors could be able to transfer pollen from one strobila to another. Five male and five female cones were monitored with camera traps for each of the

species in the complex, in Pisaflores Hidalgo for *D. edule* and Linares Nuevo León for *D. angustifolium*, representing two locations in the Sierra Madre Oriental (SMO). Isolated experiments were also conducted on pollen drag and preference for beetles and pollen offered by the male strobila, with the aim of investigating the relevance of the possible role of its visitors as pollination vectors. A variety of native fauna species almost entirely different from each species in the complex were recorded, including birds, mammals, and reptiles. These species interact with the strobila in different ways, with the mouse *Peromyscus leucopus* being the most frequent visitor. We identified birds as the vertebrate group with the greatest pollen drag capacity. We concluded that visitors to both strobila and with greater pollen drag and adhesion capacity, such as the bird *Thryothorus maculipectus*, represent beneficial agents for cycad pollination, while high-frequency visitors, but only to the male strobila, are harmful agents by potentially causing pollen theft.

Introducción

Las interacciones ecológicas son factores clave para el funcionamiento de los ecosistemas, así como para la generación de la biodiversidad en el planeta (Bascompte 2009), el transporte de polen y la dispersión de semillas representan interacciones positivas que las plantas utilizan mediante una variedad de animales alados como insectos, pájaros, murciélagos (Herrera y Pellmyr 2002) y posiblemente por megafauna en el pasado (Hall y Walter 2013; Crowley et al. 2011). En las últimas cuatro décadas, la investigación sobre la interacción planta-polinizador han señalado que los visitantes a las especies vegetales son escasos y están relacionados filogenéticamente como resultado de un proceso de selección; es decir, dicho sistema ha evolucionado hacia una alta especialización (Herrera 1987; Campbell 1989).

Las Zamiáceas son un grupo de gimnospermas que incluye a los géneros *Encephalartos* Lehmann (65 especies), *Macrozamia* Miquel (41 especies), *Lepidozamia* Regel (dos especies), *Microcycas* (Miq.) A. DC. (una especie), *Ceratozamia* Brongniart (31 especies), *Zamia* Lindley (16 especies) y *Dioon* (13 especies) (Stevenson 1992; Nicolalde - Morejón et al. 2014). Este último género incluye a las especies *Dioon edule* y *D.*

angustifolium (Figura 1), ambas endémicas de México. Presentan un tamaño mediano, con tronco erecto y copa rígida de hojas largas de color verde claro. La estructura básica de sus estróbilos es similar en ambos sexos, con un eje central y esporófilas o escamas (Vovides 2003). Sin embargo, los estróbilos masculinos son más largos y altos, mientras que los femeninos son globulares y de mayor tamaño, ya que contienen los óvulos que posteriormente serán fecundados por el polen.



Figura 1. a) *Dioon angustifolium* con un estróbilo femenino. b) *D. edule*.

Las especies *D. edule* y *D. angustifolium* son consideradas por Dorsey et al. (2008) como parte de un complejo, ya que presentan morfología muy similar sin límites morfológicos definidos. Esta falta de delimitación sugiere una posible continuidad entre ambas especies (Rubio-Méndez et al. 2020) además de la ausencia de una separación genética clara (González – Astroga et al. 2008; Dorsey et al. 2008).

En el mundo, la familia Zamiaceae está restringida al hemisferio sur y zonas tropicales y subtropicales del hemisferio norte, aunque sus centros de diversidad clave se encuentran en México, América central, África y Australia (Nicolalde-Morejón et al. 2014). El género *Dioon* se distribuye principalmente a lo largo de la Sierra Madre Oriental de México y en algunas regiones de centro América (Lázaro-Zermeño et al. 2012) (Figura 2). Por su parte *D. angustifolium* se encuentra principalmente en el extremo norte de la Sierra Madre Oriental en los estados de Nuevo León y Tamaulipas (Rubio et al. 2020), mientras que *D. edule* en Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Querétaro y Veracruz (Withelock 2004; Yáñez-Espinosa 2006).

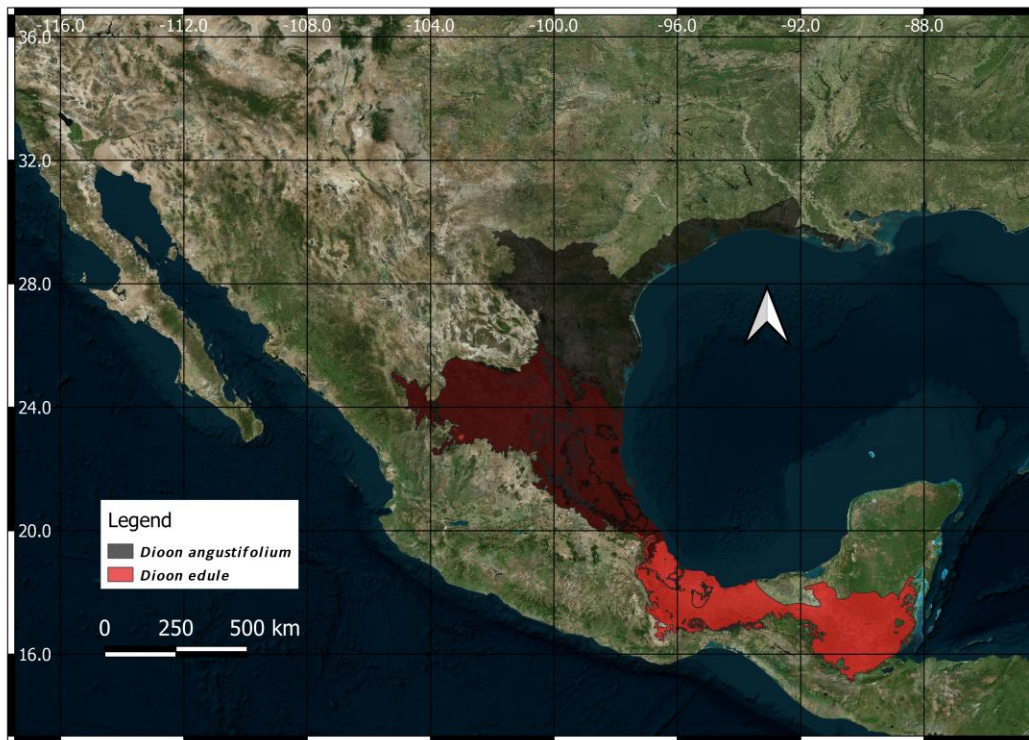


Figura 2. Mapa de la república mexicana, distribución potencial de *Dioon angustifolium* y *Dioon edule*. La cobertura base fue tomada de Rojas et al. 2014.

La degradación y perturbación del hábitat de *D. angustifolium* y *edule*, principalmente los cambios en el uso de suelo y la extracción ilegal de plantas, amenazan su viabilidad biológica. A consecuencia de ello, ambas especies se encuentran catalogadas como “En peligro de extinción” según la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT).

Se ha argumentado que las cícadas eran dependientes y se adaptaron a interacciones con grandes vertebrados ahora extintos (megafauna), (Janzen y Martin 1982; Hall y Walter 2013). Sin embargo, estas siguen prevaleciendo gracias a estrategias como lo es la formación de arboledas que les brindan beneficios ecológicos al tener grupos de alta densidad, consecuentemente al ser organismos dioicos, dicha densidad podría favorecer la cercanía entre estróbilos masculinos y femeninos (Hall y Walter 2013).

Anteriormente y hasta principios del siglo XXI, se consideraba que la polinización en cícadas era meramente anemófila (polinización por viento), (Chamberlain 1919). Sin embargo, durante las últimas décadas se ha demostrado la contribución de insectos en la polinización, que parece haber existido desde el Mesozoico (Cai et al. 2018) (Figura 3), de los cuales las cícadas también parecen depender en la actualidad (Hall y Walter 2013), principalmente de escarabajos, como los gorgojos de la familia Curculionidae, incluidos los géneros *Notorhopalotria*, *Parallocorynus*, *Protocorynus* y *Rhopalotria*, así como los escarabajos de la familia Erotylidae, incluido el género *Pharaxonotha*, ya que estos habitan sus estróbilos y poseen adaptaciones diseñadas para la polinivoría (Tang et al 2018). Sin embargo, los reportes actuales de vertebrados visitantes a estróbilos de gimnospermas (Fuster y Traveset 2019) y especialmente de cícadas (Yáñez-Espinosa et al. 2021), hacen considerar su posible participación en el proceso de polinización.

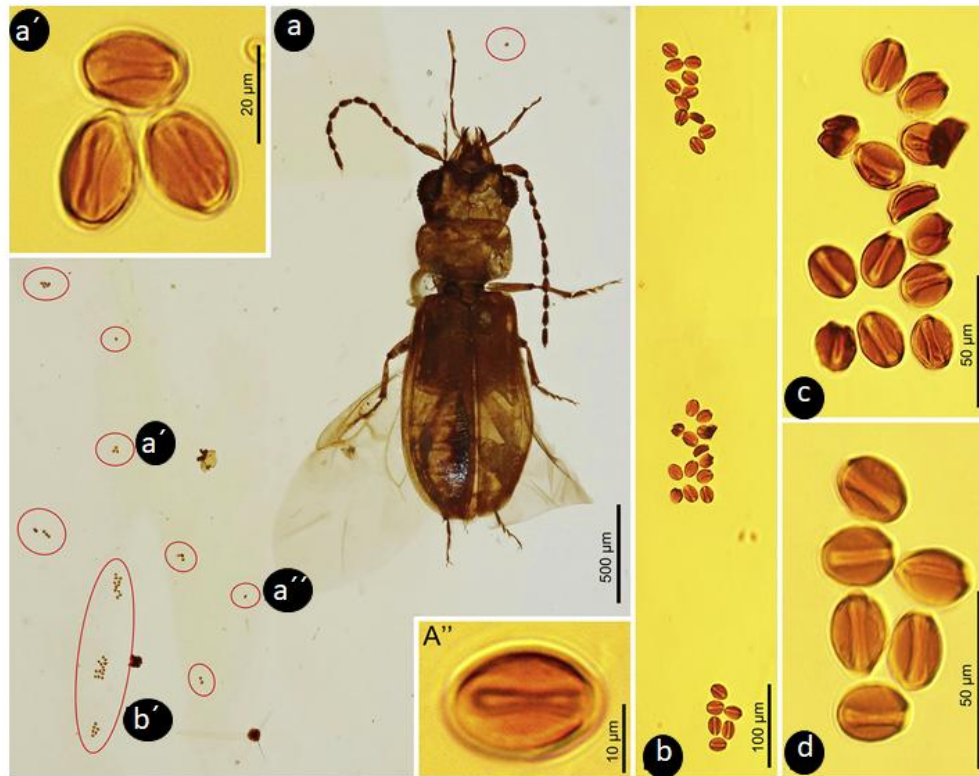


Figura 3. Fotomicrografías de granos de polen de cícadras asociados con *Cretoparacucujus cycadophilus*. (a) Vista general de *C. cycadophilus* y agregaciones de granos de polen por el escarabajo. (a') Agrandamiento de una agregación de tres granos de polen. (a'') Agrandamiento de un solo grano. (b) cercamiento de tres agregaciones más grandes de granos de polen. (c) Ampliación de (b), que muestra 14 granos de polen agregados. (d) Ampliación de (b), que muestra seis granos de polen agregados. Ilustración tomada y modificada de Cai et al. 2018.

Para conocer la identidad de los visitantes a estas plantas, la instalación de cámaras automáticas ha sido una técnica de gran utilidad que ha generado resultados destacables (Symes et al. 2018; Yáñez-Espinosa et al. 2021). Para evaluar la variedad de los visitantes y estimar su diversidad en un ecosistema, los números de Hill y las curvas de acumulación y completitud de muestras resultan de gran utilidad, ya que ofrecen distintas perspectivas sobre la diversidad biológica en los ecosistemas (Hill 1973). Así mismo es especialmente importante considerar el impacto humano en las frecuencias de visitas, ya que se ha visto que afecta negativamente a las poblaciones de cícadras (Islas 2016).

Se monitorearon los estróbilos femeninos y masculinos durante la temporada de polinización (agosto-noviembre de 2023) y se realizaron pruebas aisladas para evaluar la adherencia y el arrastre de polen en el cuerpo de los vertebrados, así como su preferencia por los recursos que pudieran ofrecer los estróbilos masculinos. La constante disminución de fauna, así como la reducción y perturbación del hábitat podrían comprometer dichas interacciones (Elmqvist et al. 2016), afectando no solo a las especies del complejo *D. edule*, sino también a todo su ecosistema. Este fenómeno no se limita solo a las plantas del complejo *D. edule*, sino que también podría ser relevante en otras gimnospermas.

Antecedentes

Las gimnospermas desempeñan un papel clave en los ecosistemas, especialmente en los bosques templados y de montaña, donde forman comunidades forestales dominantes (Bernal et al. 2019). Su reproducción se caracteriza por la producción de semillas desnudas, generalmente ubicadas sobre escamas o estróbilos, y pueden encontrarse en individuos separados (dioicas) o en la misma planta (monoicas); las coníferas, el grupo de gimnospermas más común, presentan polinización anemófila, es decir, por viento (Owens et al. 1998). Esta característica llevó a los investigadores a suponer que otras gimnospermas, como las cícadas, seguirían el mismo patrón, debido a la gran cantidad de polen que producen (Knuth 1908; Chamberlain 1937). Actualmente solo existe evidencia sólida sobre la participación de escarabajos en el proceso de polinización de gimnospermas, especialmente de las cícadas, gracias a sus relaciones mutualistas, donde el escarabajo obtiene alimento a cambio del transporte de los granos de polen (Norstog y Nichollis 1997; Blake 2018).

En los últimos años, alrededor del mundo se ha reportado interacciones ecológicas entre estructuras reproductivas de plantas y una diversidad de vertebrados como reptiles (Fuster y Traveset 2019; Nyhagen et al. 2001; Varela y Bucher 2002), mamíferos (Cárdenas et al. 2007; Wester y Stanway 2009; Yáñez-Espinosa et al. 2021) y aves (David JP et al. 2015; Viana et al. 2016), donde se les sugiere como potenciales polinizadores o dispersores de la planta a la cual visitan, ya que al buscar en sus estructuras reproductivas un recurso, estos trepan para lamerlas, picotearlas o morderlas, provocando la adherencia de polen accidental a sus cuerpos y distribuyéndolo entre plantas masculinas y femeninas. En las interacciones ecológicas, la alta variedad de rasgos funcionales, podría sugerir que no se trata solo de fauna especialista.

Se sabe que las Zamiáceas presentan compuestos activos neurotóxicos y hepatotóxicos como metilazoximetanol, β -metilamino-L-alanina, β -oxalilamino-L-alanina y cicasina (Rivadeneyra y Rodriguez 2014). Sin embargo, se han observado interacciones con las aves *Dromaius novaehollandiae*, *Casuaris casuaris* e incluso con elefantes como *Loxodonta africana* (Jones et al. 2002). En México se ha reportado su interacción con mamíferos como *Peromyscus mexicanus* (González-Christen 1990; Vovides 1990) y *Pecari tajacu* (Pérez-Farrera et al. 2000; Pérez-Farrera y Vovides. 2004; Pérez-Farrera et al. 2006), *Peromyscus leucopus*, *Chaetodipus* sp., *Cuniculus paca* y *Sciurus aureogaster* (Yáñez-Espinosa et al. 2021), *Nasua narica* y *Ursus americanus* (Balderas 2021), ya que los vertebrados consumen principalmente la capa más externa de las semillas (sarcotesta) de las semillas (Yáñez Espinosa et al. 2021) donde al parecer existe una menor concentración de toxinas.

El análisis planta-vertebrado en cícadras se han centrado esencialmente en la dispersión y depredación de semillas, monitoreando solo el estróbilo femenino, este hecho podría deberse

a que el estróbilo masculino, independientemente de los insectos consumidores de polen que son atraídos por sus compuestos volátiles (Suinyuy et al. 2012), no parece representar un recurso directo para los vertebrados como ocurre en otras gimnospermas de la familia Ephedraceae Dumort. (Celedón et al. 2016) o Ginkgoaceae Engl. (Gin et al. 2012). Así mismo, el tiempo en el que está disponible el polen suele ser corto (de dos a tres semanas), lo que lo vuelve difícil de monitorear. Sin embargo, indirectamente el estróbilo masculino podría ser una fuente importante de otros recursos como los insectos que forman parte de la dieta de los vertebrados (Pianka 1970; Lovette y Fitzpatrick 2016), principalmente los escarabajos que obtienen del estróbilo masculino un refugio (Tang et al 2018) y una fuente de alimento (Aguilar et al. 2017).

El estudio de la diversidad de fauna visitante a las gimnospermas ha resultado fundamental, ya que permite evaluar su composición y distribución a nivel de comunidad, especialmente al considerar aspectos espaciales y ecológicos (Valdez 2017). Las medidas de diversidad generadas por los números de Hill y la diversidad beta han significado una importante herramienta en investigaciones donde se consideran interacciones planta-animal en distintos puntos espaciales (Ruiz et al. 2010; Rebollar y Moo 2020).

Justificación

Dado que en gimnospermas el estróbilo masculino contiene los granos de polen necesarios para su reproducción, el estudio y monitoreo durante la etapa de polinización es fundamental, ya que en este periodo el polen es liberado con la apertura de sus escamas y transportado hasta los óvulos que se encuentran en los estróbilos femeninos. Si bien los insectos polinizadores interactúan con los estróbilos masculinos y femeninos, los vertebrados también

podrían desempeñar un papel relevante como vectores de polen, favoreciendo este proceso. Por ello, es crucial explorar su función y la diversidad de interacciones a través de las cuales contribuyen a la polinización, con el fin de desarrollar estrategias que promuevan la conservación de las *Zamiaceae*, especialmente considerando su alto riesgo de extinción. Las perturbaciones en los ecosistemas; como la introducción de especies, los incendios o el cambio en el uso de suelo alteran las interacciones entre plantas y polinizadores. Estos disturbios afectan la estabilidad de las redes ecológicas (Tylianakis et al. 2008), y, en consecuencia, su regeneración natural, como ha ocurrido con las *Zamiáceas* *Zamia inermis* (Aguilar et al. 2017) y *Microcycas calcoma*, mismas cuya disminución poblacional se ha relacionado a la pérdida de sus polinizadores (Vovides et al. 1997).

Hipótesis

La polinización de las plantas del complejo *Dioon edule* Lindl *Zamiaceae* es favorecida por los vertebrados que las visitan, cuya frecuencia de interacción con las plantas se ve afectada negativamente por la perturbación del hábitat. Además, la capacidad de los distintos grupos de vertebrados para actuar como vectores de polinización varía significativamente dados sus rasgos funcionales, y su visita está motivada por el polen como recurso alimenticio.

Objetivo general

Determinar las interacciones entre vertebrados y los estróbilos masculinos y femeninos de las plantas del complejo *Dioon edule* Lindl. *Zamiaceae* (*D. edule* y *D. angustifolium*), así como sus causas, durante su proceso de reproducción en dos localidades de la Sierra Madre Oriental.

Objetivos específicos

1. Identificar a los vertebrados visitantes de las plantas del complejo *D. edule* durante su temporada de polinización y caracterizar sus interacciones.
2. Evaluar y comparar la riqueza y diversidad de especies animales; aves, mamíferos y reptiles, en las localidades de estudio.
3. Determinar el índice de perturbación en cada sitio de estudio y analizar su relación con la frecuencia de visitas de los vertebrados.
4. Evaluar la capacidad de dispersión, arrastre y transporte de polen por aves, mamíferos y reptiles.
5. Determinar la preferencia de los vertebrados por los recursos ofrecidos por el estróbilo masculino.

Metodología

Área de estudio

Para *D. edule* se seleccionó el municipio de Pisaflores, Hidalgo, el cual está situado en latitud Norte de 20° 11' 36'' y al Oeste con longitud de 99° 00' 18''. Cuenta con una altitud de entre 600 y 2600 metros sobre el nivel del mar (m s.n.m.) Pisaflores presenta un clima predominantemente tropical lluvioso, con una temperatura media anual de 26°C. La vegetación que ahí se presenta, está compuesta principalmente por bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino, selva baja caducifolia y matorral xerófilo (Luna-Vega 1997).

Para *D. angustifolium* se seleccionó el municipio de Linares, Nuevo León, situado entre los paralelos 24° 33' y 25° 10' de latitud Norte; los meridianos 99° 09' y 99° 58' de longitud Oeste. Linares presenta una altitud entre 100 y 2 500 m s.n.m. y su clima es principalmente semicálido subhúmedo con lluvias en verano. Cuenta con una temperatura media anual de 22.4°C. Su vegetación está compuesta principalmente por matorral espinoso tamaulipeco, bosque de encino, selva baja caducifolia y pastizal (INEGI. Marco Geo estadístico 2010, Versión 4.3).

Caracterización de sitios

En los municipios antes mencionados se realizaron recorridos durante la etapa de polinización de las plantas del complejo *Dioon edule* en las áreas donde está reportada la presencia de la planta. Para este estudio, un sitio se definió como aquel punto que contara con la presencia de un par de plantas con estróbilo desarrollado en su periodo de polinización.

De esta forma se definieron y seleccionaron cinco sitios por municipio, para un total de diez bajo los siguientes criterios:

1. Al menos 500 metros separados del asentamiento humano más cercano.
2. Cada sitio en presencia de dos plantas (masculino y femenino) adultas con estróbilo desarrollado y a punto de entrar en periodo de apertura y receptividad.
3. La distancia entre las plantas de cada sitio deberá ser la mínima posible.
4. Cada sitio deberá mantener una distancia de al menos 10 metros entre sí.

Las coordenadas de las localidades de estudio fueron representadas en un mapa de la Sierra Madre Oriental, el cual fue elaborado empleando el software QGIS 3.32.3 (QGIS Development Team, 2023) (Figura 4).

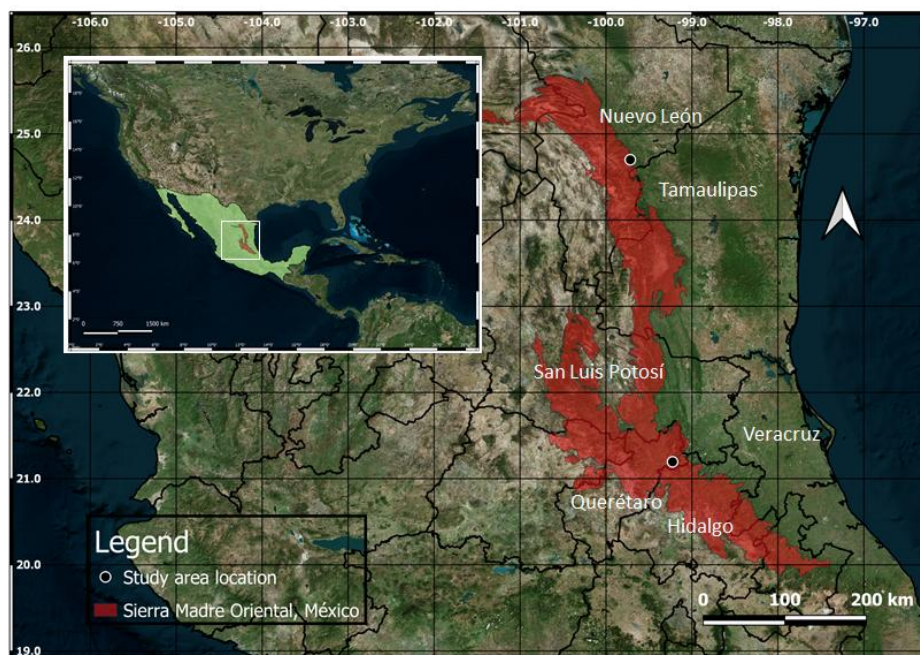


Figura 4. Mapa de la República mexicana, Sierra Madre Oriental. Ubicación de las localidades de estudio. Al norte Linares, N.L. y al Sur Pisaflores, Hgo. La cobertura base fue tomada de Rojas et al. 2014.

Evaluación de la perturbación

Para conocer y comparar el grado de disturbio en cada uno de los sitios establecidos, se recorrieron cinco transectos lineales de diez metros de longitud por un metro de ancho hacia cada uno de los puntos cardinales (Norte, Sur, Este y Oeste), tomando las plantas como centro y origen de los transectos, para un total de 20 transectos por sitio (200 metros totales) y así cubrir de una manera más efectiva el entorno del sitio.

En cada uno de estos transectos se midió la presencia de las variables del método empleado por Martorell y Peters (2001, 2005). Se cuantificó el impacto que generan las perturbaciones como incendios o pastoreo en la estructura y composición de comunidades vegetales, comprendiendo de una mejor manera la resiliencia y vulnerabilidad de los ecosistemas y las localidades frente a cambios ambientales. Este índice se centra en la identificación y cuantificación de tres variables principales, que engloban 15 parámetros: 1) Ganadería (Densidad de excretas de cabra, Densidad de excretas de ganado, Fracción de plantas ramoneadas, Caminos ganaderos y Compactación del suelo por ganado). 2) Actividades humanas (Fracción de plantas macheteadas, Número de caminos humanos, Cobertura de caminos, Cercanía a poblaciones, Adyacencia de núcleos (proporción del borde de un sitio de muestreo que está en contacto directo con hábitats perturbados), Cambio de uso de suelo y Evidencia de incendio) y 3) Degradación del hábitat (Erosión, Islas y Superficie totalmente modificada). Para su interpretación se emplea una escala de entre cero y cien, donde los valores cercanos a cero son áreas más conservadas, en contraparte a los valores alejados de cero, que son áreas más perturbadas. Cabe señalar que en ocasiones los valores pueden salir de esta escala, lo cual significa la pérdida de la capacidad de reflejar bien los cambios en la perturbación por la saturación del índice (Martorell y Peters 2005).

Muestreo con cámaras trampa

Una vez definidos y seleccionados los sitios, para la observación de visitantes, se colocó una cámara trampa UOVision, modelo UV557 (Figura 5). Este dispositivo cuenta con un sensor infrarrojo pasivo y un flash infrarrojo, mismo que se activa cada vez que un organismo cruce o se acerque al sitio de estudio, comenzando la filmación (Díaz et al. 2014). Al ser dispositivos automáticos, los sesgos en la observación por presencia humana fueron mínimos. Cada cámara estuvo enfocando y cubriendo la totalidad del estróbilo hacia cada una de las plantas (dos por sitio, diez por localidad, para un total de 20). El muestreo se realizó durante el período comprendido entre septiembre y noviembre de 2023 para *D. angustifolium* y entre agosto y octubre de 2023 para *D. edule*. Las cámaras fueron configuradas con modo video en formato VGA, resolución alta (ocho megapíxeles), sensibilidad normal y tiempo de filmación de un minuto.



Figura 5. Sitio de estudio cinco en la localidad de Pisaflores, Hgo. Las flechas rojas indican la ubicación de las cámaras trampa.

Identificación y captura de ejemplares

Una vez obtenidos y analizados los videos, que representan casi tres horas de filmación en archivos de un minuto de duración, se realizó la identificación manual de éstos, utilizando los parámetros estándar y caracteres específicos (longitud total, longitud de la cola, longitud de la pata trasera y ancho de la oreja) descritos en las claves de identificación para campo y laboratorio de Álvarez-Castañeda (2017), Balderas y González-Hernández (2011) y Perlo (2006).

Para determinar a nivel de especie los ejemplares de roedores observados, fue necesario capturarlos y con base en los protocolos establecidos en Mills et al. (1998) y la guía técnica de Álvarez-Castañeda (2017), se colocó un transecto horizontal de 60 trampas Sherman plegables, no letales (HB Sherman traps, Tallahassee, FL, EE. UU.) con dimensiones de 23 x 8 x 9 cm, 60 en cada localidad, para un total de 120. Las trampas fueron cebadas con avena integral y esencia de vainilla, orientadas hacia la zona que, de acuerdo a lo observado en los videos, corresponde a la zona con mayor actividad de roedores, cubriendo los sitios de estudio y con una separación de 5 m entre ellas. Las trampas fueron colocadas por la noche y revisadas a la mañana siguiente, durante tres días. Para su posterior identificación, cada uno de los ejemplares fue medido, fotografiado y liberado en el mismo punto de colecta.

Del mismo modo, para la identificación efectiva de reptiles se realizaron recorridos diurnos en los sitios de estudio por transectos lineales de 200 metros, empleando el manual de identificación de herpetofauna de Balderas y González-Hernández (2021). Los ejemplares fueron capturados, identificados y posteriormente liberados en el mismo punto de colecta.

Se realizó la colecta de estróbilos de *D. edule* y *D. angustifolium* bajo los permisos de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) bajo la Dirección General de Vida Silvestre en la Guía de Política Ambiental y Recursos Naturales, con los siguientes números de oficio: SPARN/DGVS/02485/24 y SPARN/DGVS/00062/23.

Análisis de datos

Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales (PCA) es una técnica estadística de reducción de dimensionalidad, la cual permite identificar patrones en los datos al transformar variables que están correlacionadas en un conjunto de variables que no lo están (Jolliffe 2002). Para ello se construyó una matriz de datos de las observaciones de las especies registradas en cada uno de los sitios de estudio. La matriz fue sometida a un análisis en el software Xlstat 2020.3.1.1005, con la finalidad de reducir el número de variables mediante la transformación de las variables originales en nuevas variables que son combinaciones lineales de las originales. Se tomaron como etiquetas de las variables los nombres de las especies y los sitios de estudio. Al ser variables discretas se seleccionó una matriz de covarianza, para finalmente obtener los gráficos biplot de covarianza.

Análisis de agrupamiento aglomerativo jerárquico

El agrupamiento aglomerativo jerárquico es una técnica de análisis de datos que agrupa elementos similares de una manera jerárquica, considerando inicialmente cada objeto como un cluster individual hasta alcanzar un único cluster que agrupa todos los elementos (Lance y Williams 1967). Para comparar la similitud de las comunidades de estudio respecto a sus

especies visitantes y utilizando como criterio el coeficiente de Jaccard (Jaccard 1901), se analizó la similitud de las comunidades respecto a las especies visitantes en cada uno de sus sitios, a través de un análisis de agrupamiento aglomerativo jerárquico (CAJ) en el software Xlstat (Addinsoft, 3.1.1005, 2020). Se seleccionaron como etiquetas de las variables a los sitios de estudio y las abundancias de cada especie registrada bajo un método de aglomeración de vinculación completa, generando así un dendrograma para la observación gráfica.

Análisis comparativo de diversidad y completitud de muestras entre las localidades

Para evaluar y comparar la biodiversidad y completitud de muestras de las localidades y los sitios de estudio se emplearon los números de Hill. Siendo un grupo de índices que permiten medir la diversidad biológica en comunidades ecológicas de una manera más equilibrada, brindando una manera unificada de calcular diferentes aspectos de la diversidad. Los números de Hill ajustan la sensibilidad del cálculo de las abundancias relativas de las especies (Ecuación 1), incorporando tanto la riqueza de especies como su equitatividad.

Las abundancias en las localidades fueron analizadas bajo el software iNext (Hsieh, Ma y Chao, 2016) utilizando el procedimiento de cuatro pasos: 1. Cálculo de los perfiles de completitud de la muestra, 2. Rarificación/extrapolación basada en el tamaño de muestra, 3. Aplicación de rarificación/extrapolación basada en cobertura y 4. Generación de perfiles de equidad.

$$D_q = (\sum (p_i^q))^{-1/(1-q)}$$

Ecuación 1. Dónde: S = riqueza de especies. p_i = proporción de individuos de la especie i en la comunidad. Q = es el parámetro que controla la sensibilidad a las abundancias relativas.

Si $q = 0$: mide la riqueza de especies, lo cual representa el número total de especies presentes, sin considerar su abundancia relativa.

Si $q = 1$: representa la diversidad de Shannon, que pondera la contribución de cada especie según su abundancia, considerando especialmente a las especies comunes.

Si $q = 2$: refleja la diversidad de Simpson, que da un mayor peso a las especies más abundantes, siendo menos sensible a las especies raras.

Así mismo para comparar la similitud de especies visitantes entre las localidades de estudio se utilizó el índice de diversidad beta de Sorensen (Sorensen 1948), mismo que representa la variación en la composición de especies entre diferentes lugares geográficos, cuantificando la heterogeneidad en la distribución de especies entre sitios (Whittaker 1972). Este fue calculado mediante el software Past versión 4.03 (Hammer, Harper y Ryan, 2001) bajo la ecuación que se define a continuación.

$$ISS = [c / 1/2(A+B)] 100$$

Ecuación 2. Dónde: c = Número de especies comunes en ambas comunidades, A = Número total de especies presentes en la comunidad A, y B = Número total de especies presentes en la comunidad (Badii et al. 2008).

Clasificación de los tipos de interacción

Se realizó mediante la observación de las conductas de cada uno de los visitantes a ambos estróbilos, modificando y aumentando las categorías de Acevedo-Quintero et al. (2016) obteniendo las siguientes clasificaciones (Tabla 1).

Tabla 1. Clasificación y definición de cada uno de los tipos de interacción de vertebrados con *D. angustifolium* y *D. edule*.

Interacción	Definición
Neutro	Visitar cualquier parte de la planta, pero no el estróbilo
Trepar	Subir al ápice del estróbilo
Vuelo	Volar alrededor del estróbilo
Recorrido	Recorrer o pasar por la base del estróbilo
Salto	Saltar sobre el ápice del estróbilo
Percha	Posarse sobre el ápice del estróbilo
Picoteo	Picotear entre las escamas de los estróbilos
Depredación	Morder el estróbilo parcial o totalmente

Análisis de correlación entre la perturbación y la frecuencia de visitas

Evaluación y tratamiento de datos

Se realizó la evaluación y exploración de los datos previamente obtenidos como parte del fototrampeo y el índice de perturbación, definiendo como variables numéricas “Perturbación” y “Frecuencia de visitas”. Se calcularon los datos exploratorios generales de las variables valor máximo, valor mínimo, media y promedio. Posteriormente se evaluó la normalidad de los datos para definir el uso de pruebas paramétricas o no paramétricas, al ser muestras pequeñas de 10 observaciones se utilizó la prueba analítica de normalidad Shapiro-Wilk, utilizando un nivel de significancia de 0.05 y un intervalo de confianza del 95% (Shapiro y Wilk 1965). La prueba se realizó bajo las siguientes hipótesis: H0: la muestra proviene de una población con distribución normal, Ha: la muestra no proviene de una población con distribución normal. Una vez evaluada y comprobada la no normalidad de los datos, se realizó un análisis de correlación de Spearman, el cual es una técnica estadística no paramétrica empleada para evaluar la correlación entre dos variables ordinales (Spearman 1961). El objetivo fue conocer si las frecuencias de visita por parte de los vertebrados a los

sitios de estudio están correlacionadas con los niveles de perturbación de los mismos. Este método no emplea los valores brutos, sino los rangos de los datos, lo que lo hace ideal para muestras no normales (Zar 2010).

Análisis de dispersión y adherencia de polen

Túnel de dispersión

Con la finalidad de evaluar la distancia de arrastre y la cantidad de granos de polen que aves, mamíferos y reptiles pueden lograr, se diseñó y utilizó un túnel de vidrio con base de madera (260 x 20 x 11 cm) que cada individuo recorrió (Figura 6). El túnel contó con una región inicial del suelo (20 x 10 cm) cubierta de polen (región B) de *D. edule* obtenido del estróbilo de un ejemplar presente en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas (IIZD) de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí (UASLP) dos días antes del inicio de las pruebas. La base interna contuvo una alfombra de papel foamy negro y graduado cada 5 cm (región C), la cual permitió cuantificar la distancia máxima a la que llegaba el polen dispersado. Las paredes laterales del túnel fueron cubiertas en su totalidad con alfombra de caucho (región E) de dos milímetros de espesor para disminuir la estática (Figura 6).

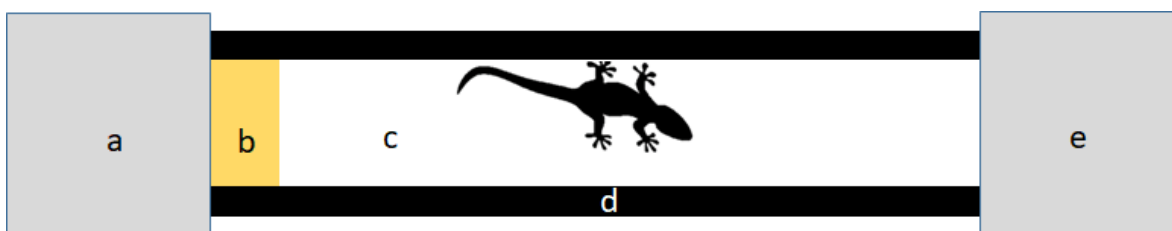


Figura 6. Esquema del túnel de dispersión en un plano cenital. a: Cámara inicial de liberación del vertebrado, b: Región cubierta de polen, c: suelo con alfombra de foamy, d: Forro de caucho antiestática y e: Cámara final de recaptura del vertebrado. Figura no a escala.

Ejemplares modelo

Para los análisis se buscó una especie que representara a cada grupo de visitantes registrados previamente, considerando que éstos fueran de fácil manejo y evaluación, de este modo se utilizaron individuos de especies domésticas e incluso comerciales. Las aves *Agapornis personatus* (adquiridos legalmente de la tienda PETCO) $n = 4$, los ratones *Mus musculus* de la cepa C57BL/6 (proporcionados por el Bioterio de la Facultad de Agronomía, UASLP) $n = 4$ y para el caso de los reptiles se utilizaron ejemplares de *Aspidoscelis inornata* (capturados en los alrededores de la Facultad de Ciencias, UASLP y posteriormente liberados) $n = 3$. Las especies se encuentran fuera de cualquier categoría de riesgo (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales [SEMARNAT], 2010; IUCN red list. 2025) y sabiendo que este experimento no representa un daño a su salud, ya que incluso las semillas de *Dioon edule* forman parte de su dieta (Yáñez et al. 2021), los ejemplares se encontraban en condiciones óptimas de salud y sin alguna afección.

Procedimiento de experimentación

Con una balanza analítica de la marca “OHAUS” modelo AR1140, en cada caso se registró el peso inicial de la alfombra de foamy de la región “c” y la cantidad de polen presente en la región “b”, posteriormente fue liberado el individuo en la cámara “a”, una vez que recorrió la región “b” y “c” y llegó a la región “d” este fue recapturado. Posteriormente fue registrada la distancia a la cual llegó la última huella de polen plasmada en la alfombra de foamy (Figura 7-b), dicha medición fue catalogada como la variable “Distancia”. Así mismo el polen presente en la región b fue pesado una segunda vez, la cantidad inicial del polen fue restada a la cantidad final, esta medición representó la variable “Polen dispersado”.

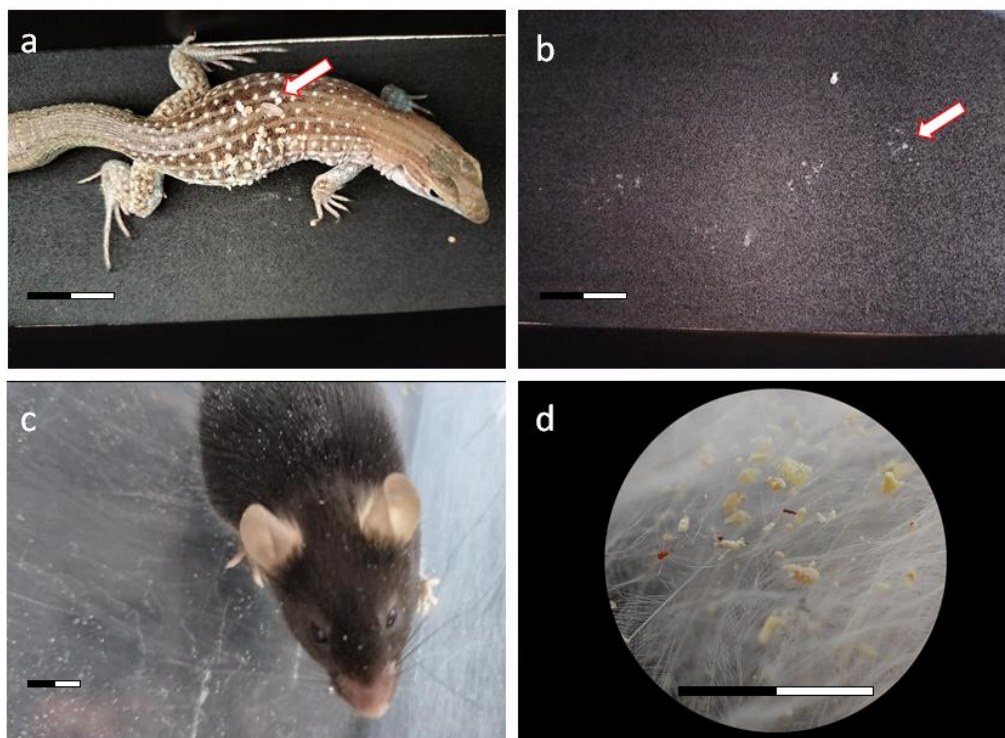


Figura 7. a) *Aspidoscelis inornata* en el túnel de dispersión, la flecha indica la presencia de polen. b) Huellas de polen plasmadas en la alfombra de foamy posterior a una de las pruebas, la flecha indica el último rastro de polen visible. c) *Mus musculus* con polen en el pelaje y d) Acercamiento a una pluma de ave con sacos polínicos. Barra de escala a, b y c: 20 mm. d: 2 mm.

Posterior a la prueba, la alfombra de foamy fue nuevamente pesada, la resta del peso final menos el inicial representó la variable “Polen en alfombra”. Finalmente, a la variable “Polen dispersado” se restó la variable “Polen en alfombra” para obtener la variable “Polen portado”. Adicionalmente, los individuos fueron revisados una vez finalizado el experimento para comprobar la presencia de polen. Se realizaron ocho repeticiones para los grupos de aves y mamíferos y nueve para los reptiles, esto dada la menor disponibilidad de reptiles y con el fin de minimizar el sesgo por tamaño de muestra. Después de cada una de las pruebas con los vertebrados y sus respectivas mediciones, la alfombra de foamy fue remplazada por una nueva, el túnel fue desarmado y limpiado en su totalidad para el siguiente experimento. En un día, no se realizó más de una prueba por individuo, para evitar el estrés de los mismos.

Análisis de elección y preferencia de recurso

Túnel de decisión

Con la finalidad de comprender cuál podría ser la causa de la atracción de vertebrados (aves, mamíferos y reptiles) hacia el estróbilo masculino, se diseñó y utilizó un túnel de decisión a base de tubos de cloruro de polivinilo (PvC) de 11 cm de diámetro, modificando la versión utilizada por Sabelis y Van de Baan (1983), misma que ya ha sido empleada en estudios parecidos (Lorenzo et al. 2021). El túnel consta de una cámara inicial de liberación para el vertebrado de 20 x 16 x 12 centímetros (Figura 8-a) que lo conduce a la zona de decisión de 20 cm de largo (Figura 8-b) de la cual se derivan dos brazos a elección, cada uno de 45 cm de largo (Figura 8 c y d) las cuales contenían cajas Petri, mismas que por un lado contenían escamas y sacos polínicos de *D. edule* y/o escarabajos y una caja Petri vacía por el otro (control). Los aromas de ambos recursos fueron impulsados por ventiladores de la marca “Bok”, modelo BDM12025S a una velocidad de 12 RPM (revoluciones por minuto) y nueve V (Volts) para facilitar la decisión (Figura 8-e).

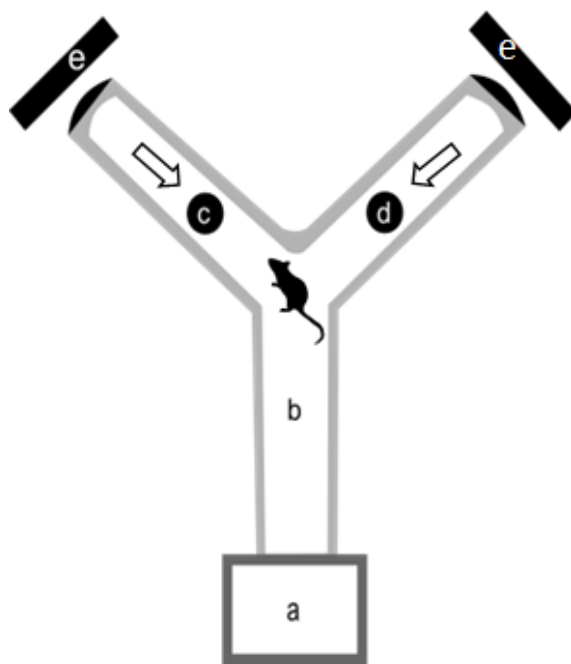


Figura 8. Esquema del túnel de decisión en un plano cenital. Dónde a = Cámara de liberación, b = Cámara de decisión, c y d = cámaras con presencia de recurso y control, e = ventiladores. Las flechas indican el flujo del aroma en cada cámara y los círculos negros representan cajas Petri con cada recurso o control. Imagen no a escala.

Procedimiento de experimentación

Se colocó en uno de los brazos la caja Petri con escamas y polen, en el otro se colocó únicamente la caja (control). Posteriormente se encendieron los ventiladores para comenzar el flujo de aromas, después se conectó la cámara de liberación con el individuo dentro. Al individuo se le permitió explorar el túnel libremente por cinco minutos (Figura 9 c y d), registrando el tiempo que éste pasaba interactuando con las cajas Petri. Una vez finalizada la evaluación con el polen se colocó la caja con insectos (Figura 9-a) y se repitió el procedimiento. Las mediciones obtenidas fueron nombradas como “Tiempo en polen”, “Tiempo en control” y “Tiempo en insectos”. Una vez transcurridos los cinco minutos, el túnel se desensambló para la recuperación del individuo. Se realizaron ocho repeticiones para

los mamíferos y reptiles y nueve para las aves de cada uno de los grupos animales, para un total de 25 muestras.

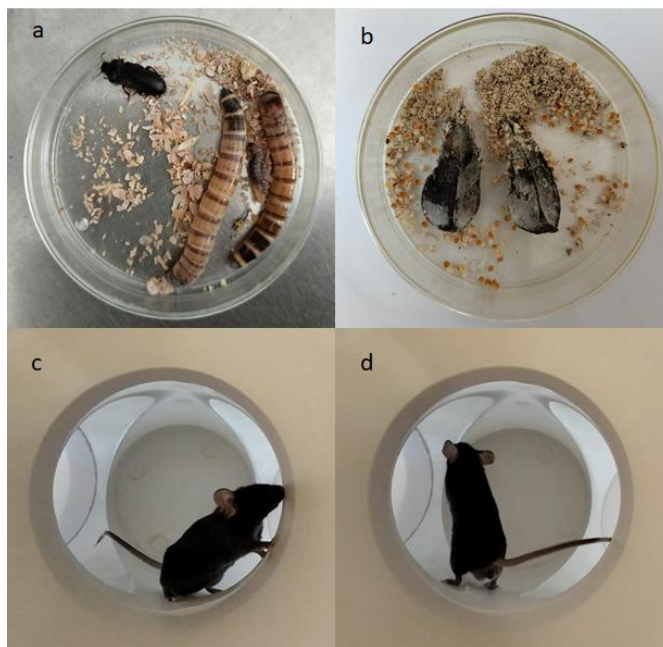


Figura 9. a) Caja Petri con *Zophobas morio* y *Tenebrio molitor*, b) Caja Petri con escamas y sacos polínicos de *D. edule*, c y d) *Mus musculus* dentro del túnel de decisión.

Posterior a cada prueba se desensambló y limpió el túnel en su totalidad con etanol al 90 %, posteriormente se ensambló y dejó fluir aire limpio por todas las cámaras para evitar la permanencia de los aromas. Así mismo, los recursos fueron alternados respecto a su posición en cada prueba. No se realizaron más de cuatro pruebas por día para evitar sesgos y estrés de los vertebrados.

Exploración y tratamiento de datos

Para la evaluación de los datos obtenidos en la prueba de dispersión de polen, se tomó la variable categórica e independiente “Grupo”, que representa el grupo (aves, mamíferos o reptiles), así como las variables numéricas dependientes “Polen dispersado”, “Distancia” y “Polen portado”. Se definieron los estadísticos descriptivos generales de las variables numéricas dependientes como valor máximo, valor mínimo y media, con el fin de identificar valores atípicos o errores de registro que pudieran influir en los análisis, así como la correcta selección del estadístico a aplicar. Posteriormente se evaluó la normalidad de los datos para definir el uso de pruebas paramétricas o no paramétricas; al ser una muestra pequeña de menos de 10 observaciones, se utilizó la prueba analítica de normalidad Shapiro-Wilk, utilizando un nivel de significancia de 0.05 y un intervalo de confianza del 95% (Shapiro y Wilk 1965). La prueba se realizó bajo las siguientes hipótesis: H_0 : la muestra proviene de una población con distribución normal, H_a : la muestra no proviene de una población con distribución normal. Una vez evaluada la normalidad de los datos, se realizó un diagrama de caja y bigotes para representar la distribución de los mismos y proporcionar un visón grafica de las medias de los grupos.

Debido a la no normalidad de los datos se seleccionó la prueba estadística no paramétrica de Kruskal-Wallis, utilizada para comparar si existen diferencias significativas entre las medias de tres o más grupos independientes, bajo el planteamiento de las siguientes hipótesis H_0 : las distribuciones de los grupos son iguales, H_a : Al menos uno de los grupos difiere de los demás (Kruskal y Wallis 1952). Posterior a la prueba de Kruskal-Wallis y detectar diferencias significativas entre los grupos se utilizó la prueba de Dunn como un análisis *post hoc*, para identificar específicamente entre cuáles grupos se presentan diferencias. La prueba de Dunn

es un método no paramétrico que compara las medias de cada par de grupos y ajustar los valores de significancia para controlar el error de tipo 1 (Dunn, O. J. 1964). Para ambas pruebas se utilizó un nivel de significancia de 0.05 y un intervalo de confianza del 95%. Las pruebas de exploración de datos, de normalidad y el análisis de Shapiro-Wilk fueron realizados bajo el software RStudio (RStudio Team, 2023) versión 4.3.1.

Para el análisis de los datos obtenidos en la prueba de decisión se definió la variable categórica e independiente “Clase”, así como las variables numéricas dependientes “Polen” e “Insectos”. Se calcularon los datos exploratorios generales de las variables numéricas dependientes como el valor máximo, el valor mínimo, la media y el promedio. Posteriormente se evaluó la normalidad de los datos para definir el uso de pruebas paramétricas o no paramétricas, al ser una muestra pequeña de menos de 10 observaciones se utilizó la prueba analítica de normalidad Shapiro-Wilk, utilizando un nivel de significancia de 0.05 y un intervalo de confianza del 95% (Shapiro y Wilk 1965). La prueba se realizó bajo las siguientes hipótesis: H_0 : la muestra proviene de una población con distribución normal, H_a : la muestra no proviene de una población con distribución normal. Una vez evaluada la normalidad de los datos, se realizó un diagrama de caja y bigotes para representar la distribución de los mismos y proporcionar un visión grafica de las medias de los grupos.

A causa de la no normalidad de los datos se seleccionó la prueba estadística no paramétrica Binomial con la finalidad de comparar las frecuencias en cada categoría de la variable dicotómica que representa el olfatómetro con respecto a las frecuencias esperadas bajo una distribución binomial, esta prueba cuenta con un parámetro de probabilidad específico (0.5) para las dos categorías (Hogg y Tanis. 2014). Gracias a esas características, este estadístico permitió analizar si los grupos de estudio (Aves, Mamíferos y Reptiles) muestran una

preferencia significativa hacia alguno de los recursos en cuestión (Polen e Insectos) contrarias a elecciones por el azar, ya que ha sido utilizada en estudios anteriores para evaluar la elección de recurso (Reaney et al. 2007, Ruedenauer et al. 2016). Las pruebas de exploración de datos, Normalidad y Binomial se calcularon bajo el software RStudio versión 4.3.1.

Resultados

Listado de especies y clasificación

Se obtuvo el registro de 20 especies (Figuras 10 y 11) sumando las dos localidades de estudio ubicadas en la Sierra Madre Oriental; 13 aves, seis mamíferos y un reptil. Se tuvieron un total de 49 visitas a los estróbilos (Tabla 2), donde el ratón *Peromyscus leucopus* fue la especie con mayor frecuencia (38.78%), seguido del ave *Thryothorus maculipectus* (14.29%). Así mismo se observó la presencia de invertebrados en ambos estróbilos que incluyen los órdenes Coleoptera, Hymenoptera y Orthoptera.

Tabla 2. Frecuencia de las especies visitantes al complejo *D. edule*, divididas por Aves,

Mamíferos y Reptiles.

	Nombre científico	Familia	Frec #	Frec %
Aves	<i>Agriocharis gallopavo</i>	Phasianidae	1	2.04
	<i>Amazila yucatanensis</i>	Trochiidae	1	2.04
	<i>Basileuterus lachrymosus</i>	Parulidae	1	2.04
	<i>Basileuterus rufalbus</i>	Parulidae	3	6.12
	<i>Belophus atricristatus</i>	Trogonidae	1	2.04
	<i>Cyanocorax yncas</i>	Corvidae	1	2.04
	<i>Icterus graduacauda</i>	Icteridae	2	4.08
	<i>Icterus gularis</i>	Icteridae	1	2.04
	<i>Melanotis caerulescens</i>	Mimidae	1	2.04
	<i>Piaya cayana</i>	Cuculidae	1	2.04
	<i>Piranga ludoviciana</i>	Cardinalidae	1	2.04
	<i>Thryothorus maculipectus</i>	Troglodytidae	7	14.29
	<i>Wilsonia pusilla</i>	Parulidae	1	2.04
Mamíferos	<i>Dicotyles angulatus</i>	Tayassuidae	1	2.04
	<i>Nausa narica</i>	Procyonidae	1	2.04
	<i>Odocoileus virginianus</i>	Cervidae	1	2.04
	<i>Peromyscus furvus</i>	Cricetidae	2	4.08
	<i>Peromyscus leucopus</i>	Cricetidae	19	38.78
	<i>Sciurus aureogster</i>	Sciuridae	1	2.04
Reptiles	<i>Sceloporus variabilis</i>	Phrynosomatidae	2	4.08
	Total		49	100.0

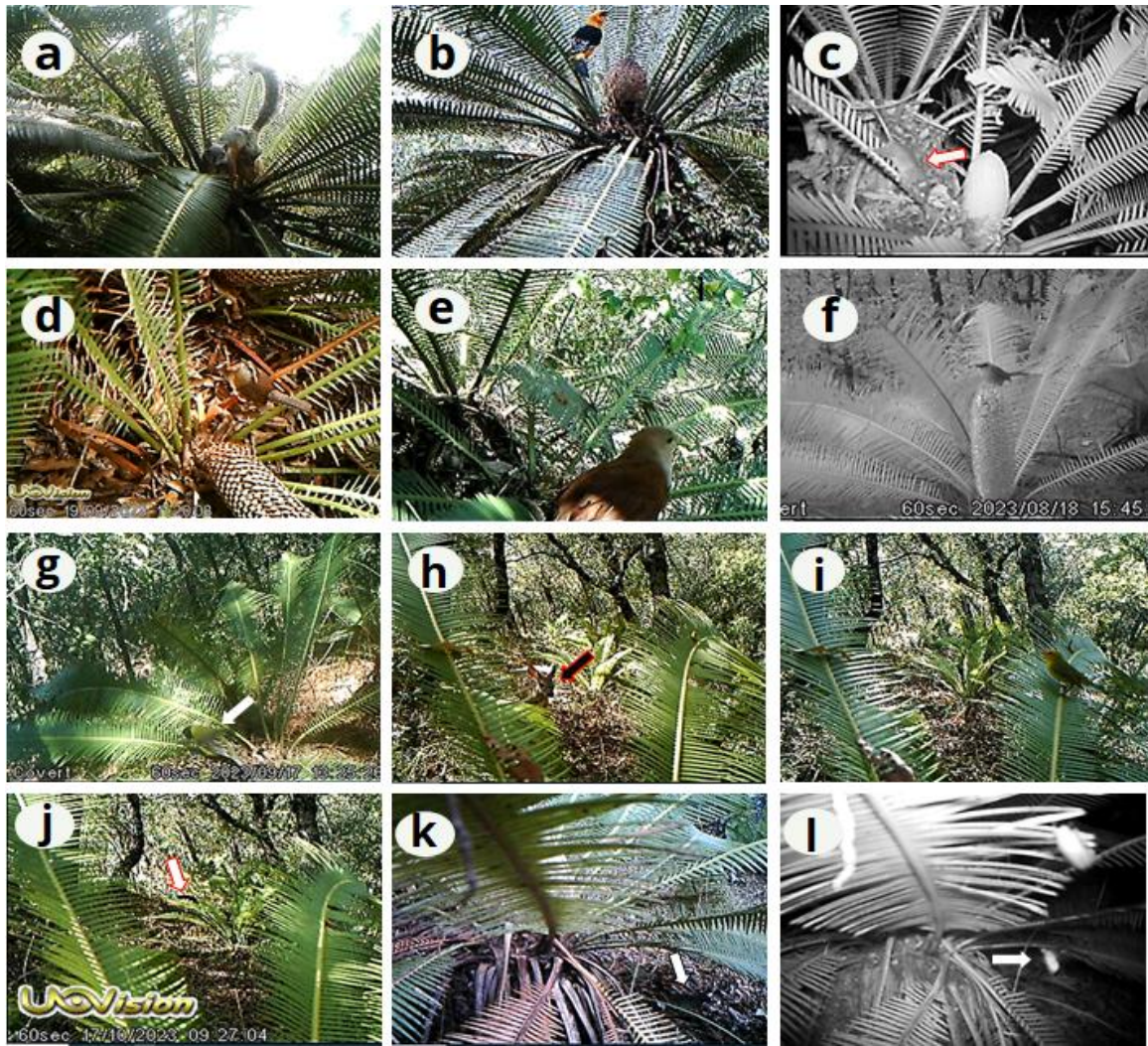


Figura 10. Las especies a) *Sciurus aureogaster*; b) *Icterus gularis*; c) *Peromyscus furvus*; d) *Thryothorus maculipectus*; e) *Piaya cayana*; f) *Cyanocorax yncas*; g) *Icterus graduacauda*; h) *Odocoileus virginianus*; i) *Wilsonia pusilla*; j) *Nasua narica*; k) *Melanotis caerulescens*; l) *Amazila yucatanensis* interactuando con los estróbilos del Complejo *Dioon edule*.

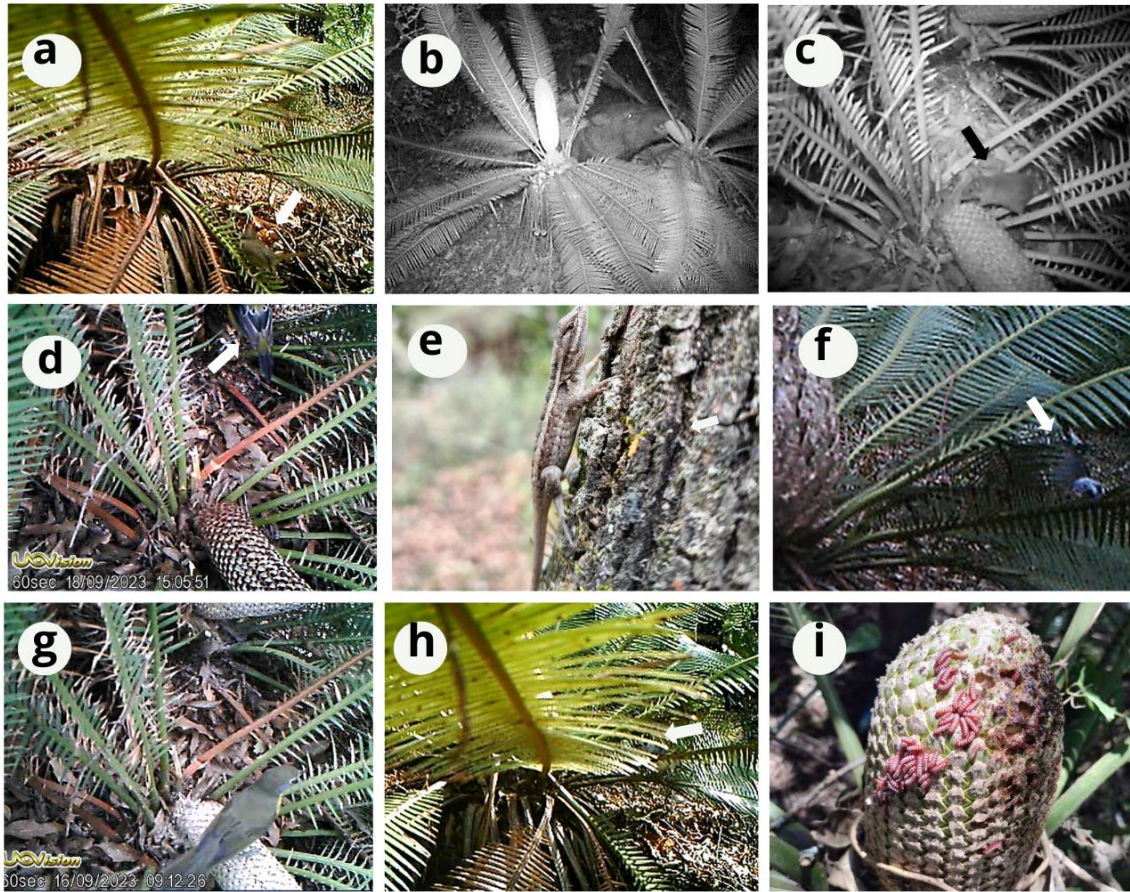


Figura 11. Las especies a) *Basileuterus rufalbus*; b) *Dicotyles angulatus*; c) *Peromyscus leucopus*; d) *Piranga ludoviciana*; e) *Sceloporus variabilis*; f) *Agriocharis gallopavo*; g) *Basileuterus lachrymosus*, h) *Baeolophus atricristatus* e i) Larvas de *Eumaeus childrenae* interactuando con los estróbilos del Complejo *Dioon edule*.

Interacciones con los estróbilos

Tras el análisis de interacciones de las especies registradas, el cono masculino presentó un mayor número de interacciones (15) en comparación con el femenino (11); donde *Peromyscus fuscus* y *Thryothorus maculipectus* fueron las únicas especies que presentaron actividad con ambos tipos de cono (Figura 12). Las interacciones de tipo “Neutro” y “Picoteo” fueron las más frecuentes en el cono masculino y las de tipo “Neutro” y “Recorrido” para el cono femenino (Figura 13). De esta forma, los grupos con mayor número

de interacción con los estróbilos de *D. angustifolium* y *edule* fueron las aves y los mamíferos respectivamente.

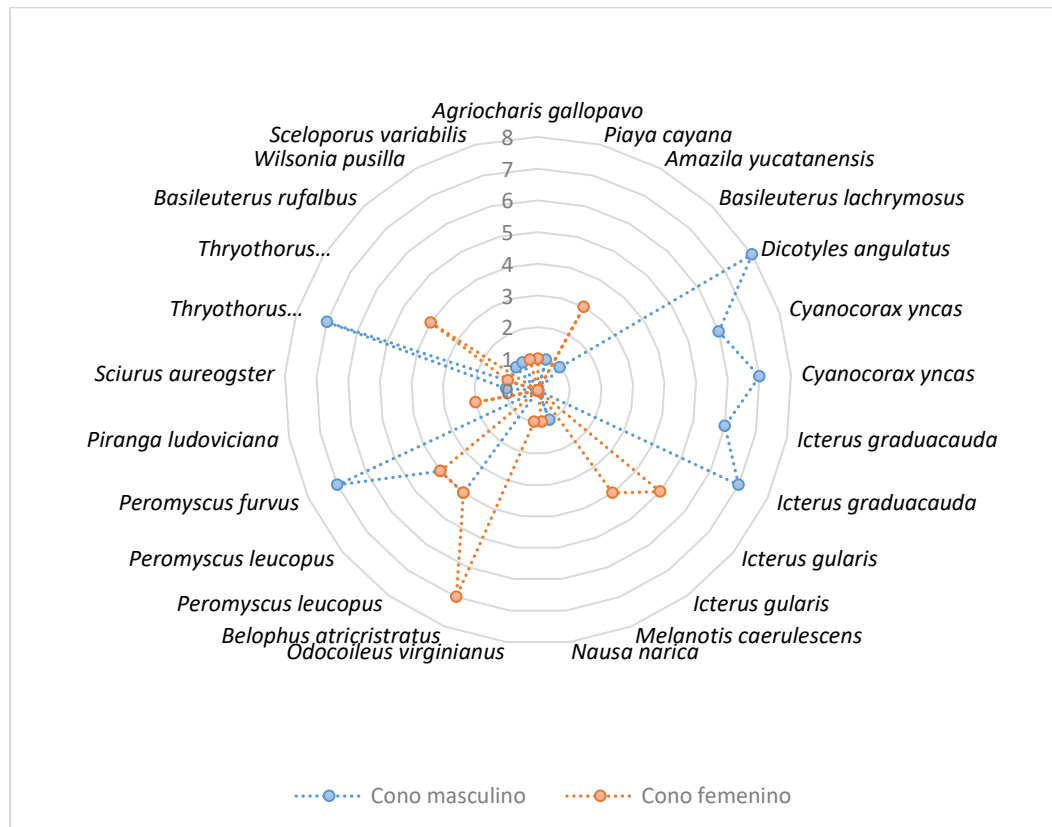


Figura 12. Diagrama radial del tipo de interacciones registradas con los estróbilos. (1: Neutro, 2: Trepas, 3: Vuelo alrededor, 4: Recorrido, 5: Salto sobre el ápice, 6: Percha en el ápice, 7: Picoteo y 8: Depredación). Los nombres repetidos indican distintos tipos de interacción por la misma especie.

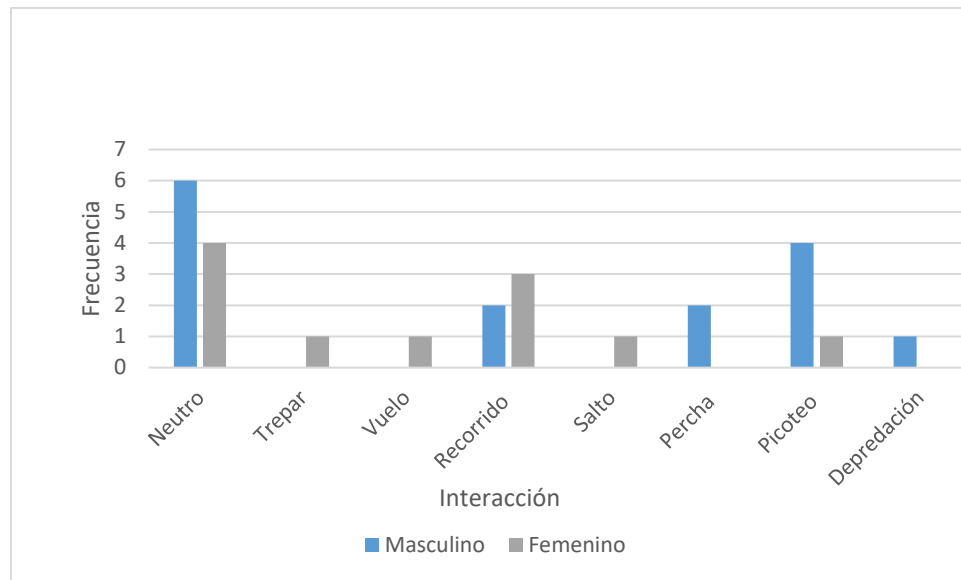


Figura 13. Gráfico de frecuencia respecto al tipo de interacción.

Evaluación de la perturbación

Tras la evaluación del grado de disturbio por el método propuesto por Martorell y Peters (2001, 2005) ambas localidades presentaron grados de perturbación por ganadería, actividades humanas y deterioro del habitat, resultando así la localidad de Pisaflores con mayor perturbación en comparación con Linares (Figura 14). La variable con mayor incidencia en la perturbación fue “Actividades humanas” para ambas localidades de estudio.

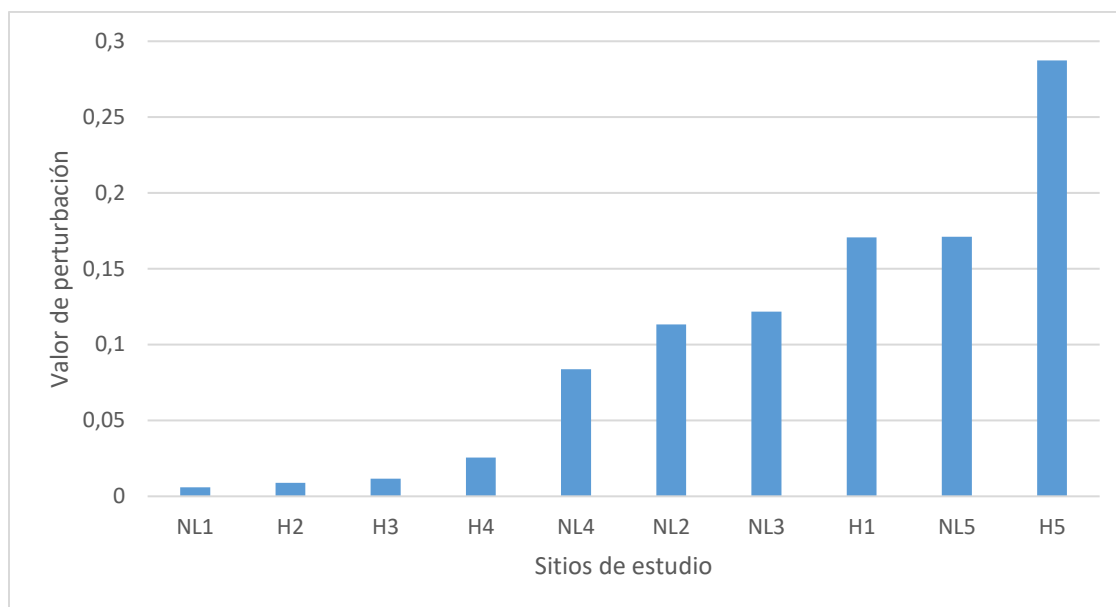


Figura 14. Gráfico de comparación de los valores del índice de perturbación obtenidos en cada uno de los sitios de estudio (Linares: N, Pisaflores: H)

Análisis comparativo de diversidad y completitud de muestras

Aunque los índices alfa de ambas localidades mostraron valores similares, el índice de diversidad en Linares resultó superior al de Pisaflores. El índice de diversidad beta resultó alto (Tabla 3).

Tabla 3. Presencia de especies por localidad e índices de diversidad.

Nombre científico	Familia	Linares	Pisaflores
<i>Agriocharis gallopavo</i>	Phasianidae	X	
<i>Amazila yucatanensis</i>	Trochiidae	X	
<i>Basileuterus lachrymosus</i>	Parulidae	X	
<i>Basileuterus rufalbus</i>	Parulidae	X	
<i>Belophus atricristatus</i>	Trogonidae	X	
<i>Cyanocorax yncas</i>	Corvidae	X	
<i>Icterus graduacauda</i>	Icteridae	X	
<i>Icterus gularis</i>	Icteridae		X
<i>Melanotis caerulescens</i>	Mimidae	X	
<i>Piaya cayana</i>	Cuculidae		X
<i>Piranga ludoviciana</i>	Cardinalidae	X	
<i>Thryothorus maculipectus</i>	Troglodytidae	X	X
<i>Wilsonia pusilla</i>	Parulidae	X	
<i>Dicotyles angulatus</i>	Tayassuidae	X	
<i>Nausa narica</i>	Procyonidae	X	
<i>Odocoileus virginianus</i>	Cervidae	X	
<i>Peromyscus fuvvus</i>	Cricetidae		X
<i>Peromyscus leucopus</i>	Cricetidae	X	
<i>Sciurus aureogster</i>	Sciuridae	X	
<i>Sceloporus variabilis</i>	Phrynosomatidae	X	
Diversidad α, Shannon		1.55	2.03
Diversidad β, Sorensen		0.90	

Perfil de completitud de la muestra (Paso 1)

La completitud de las muestras varió con base en el orden de sensibilidad para especies raras (q), resultando Pisaflores con una menor completitud respecto a Linares, especialmente cuando “q” presenta valores bajos (Figura 15).

Rarificación/extrapolación en base al tamaño de la muestra (Paso 2)

Se presenta un incremento de la diversidad taxonómica cuando el tamaño muestral aumenta, Linares presentó mayores valores de biodiversidad, respecto a todos los niveles de q en comparación a Pisaflores (Figura 16 y 17).

Perfiles de diversidad asintótica y empírica (Paso 2b)

La diversidad taxonómica presentó una diferencia entre las localidades, resultando Linares con una mayor diversidad estimada asintótica (Figura 18).

Rarificación/extrapolación basada en cobertura (Paso 3)

Se observa un ajuste en la diversidad taxonómica respecto a la cobertura de la muestra. La localidad de Linares presenta una mayor diversidad para una misma cobertura en comparación a Pisaflores (Figura 19 y 20).

Perfiles de equidad (paso 4)

La uniformidad en la distribución o equidad de especies presenta una disminución cuando el orden q incrementa. La localidad de Pisaflores muestra una menor equidad en comparación con Linares (Figura 21).

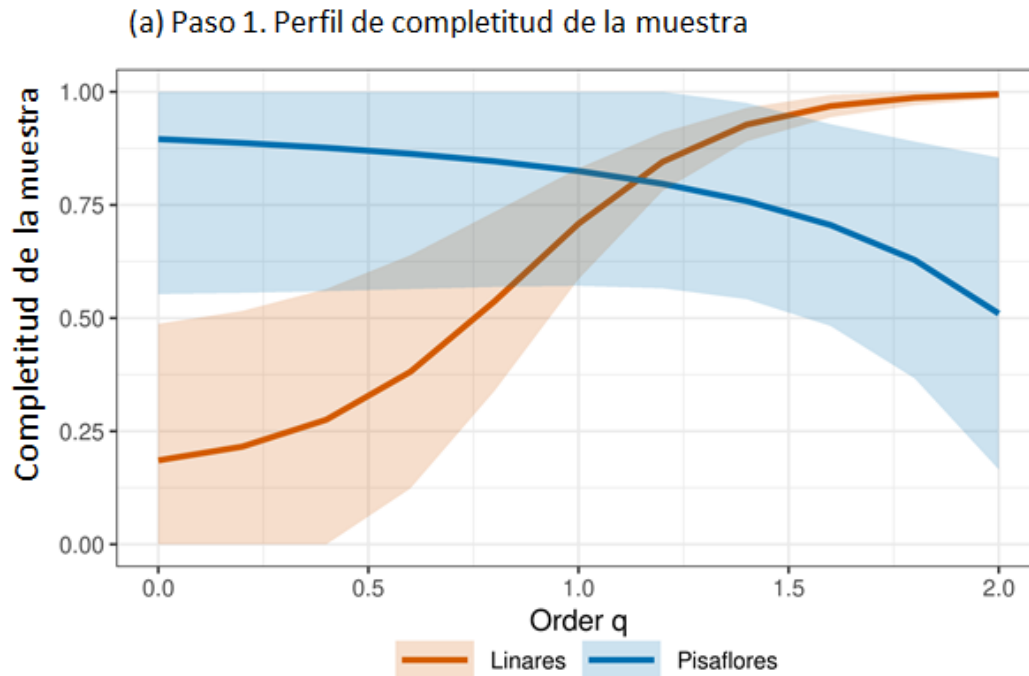


Figura 15. Perfil de completitud de la muestra. Relación entre el orden q y la completitud de las muestras en las comunidades de Linares y Pisaflares.

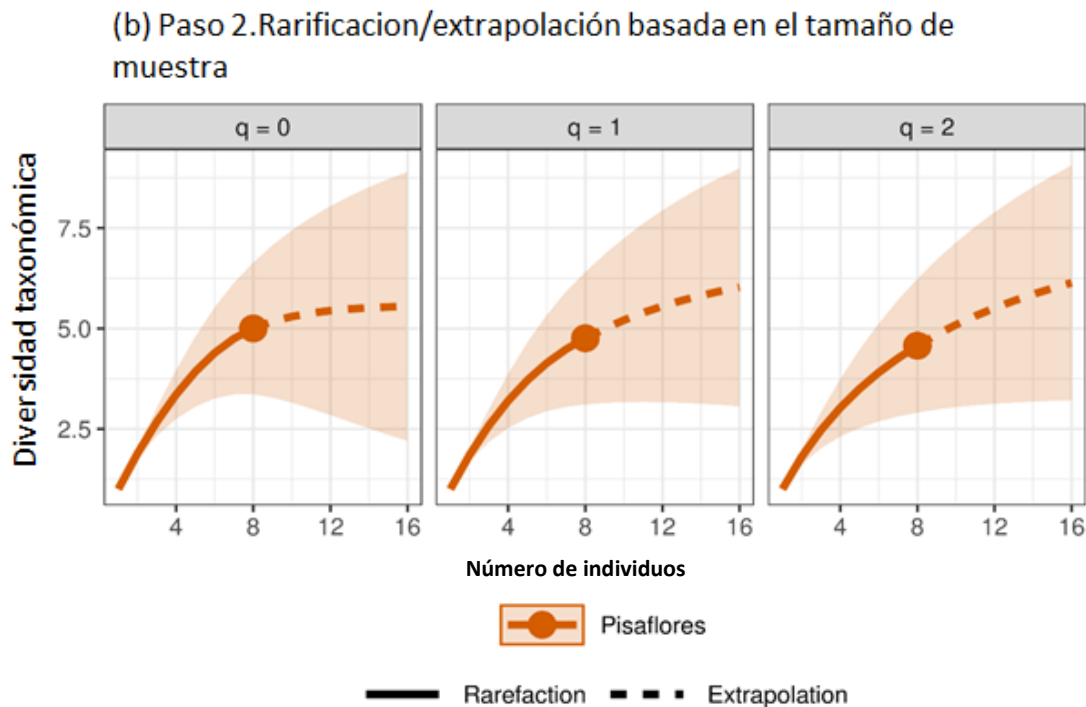


Figura 16. Rarificación/extrapolación que indica la diversidad taxonómica en base al tamaño muestral para los órdenes de diversidad ($q=0,1,2$) en la localidad de Pisaflares.

(b) Paso 2. Rarificación/extrapolación basada en el tamaño de muestra

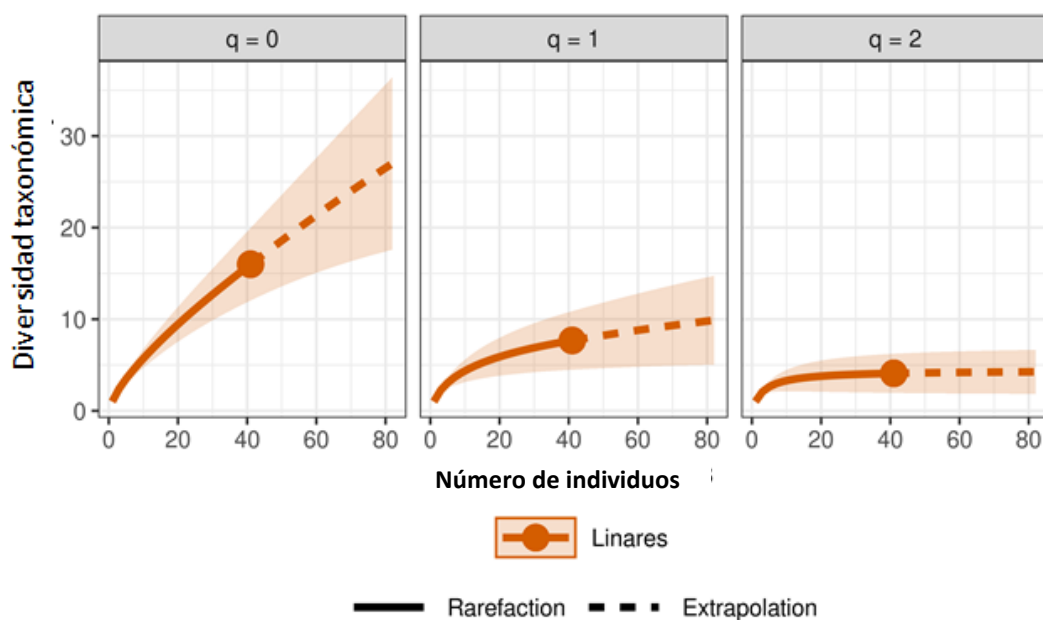


Figura 17. Rarificación/extrapolación que indica la diversidad taxonómica en base al tamaño muestral para los órdenes de diversidad ($q=0,1,2$) en la localidad de Linares.

(c) Paso 2b. Perfiles de diversidad empírica y asintótica

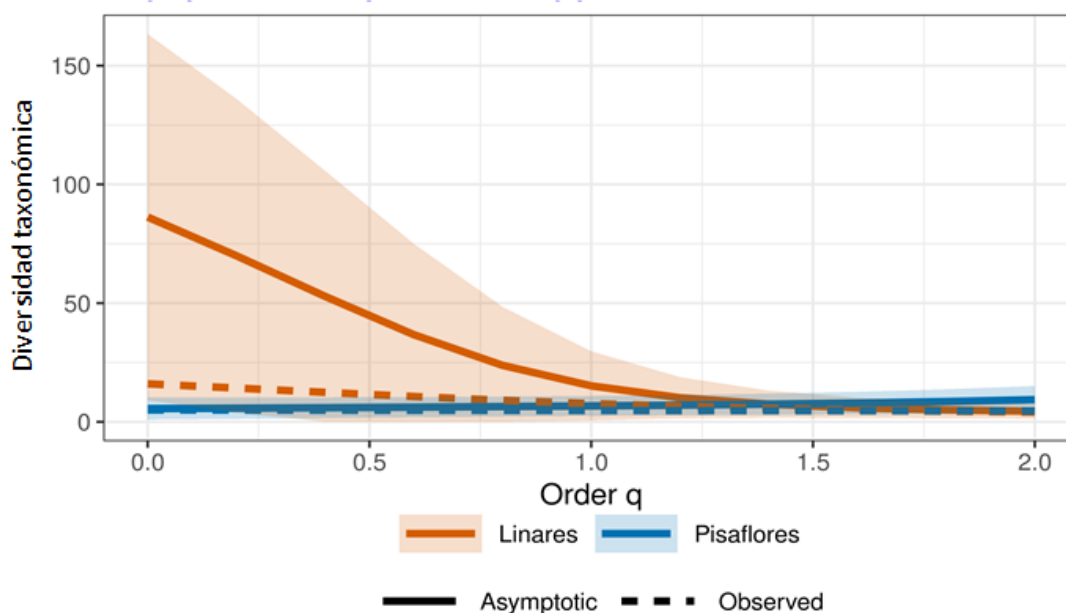


Figura 18. Perfiles de diversidad empírica y asintótica. Comparación de la diversidad observada y asintótica para diferentes órdenes de diversidad (q) en las localidades de estudio.

(d) Paso 3. Rarificación/extrapolación basada en la cobertura de muestra

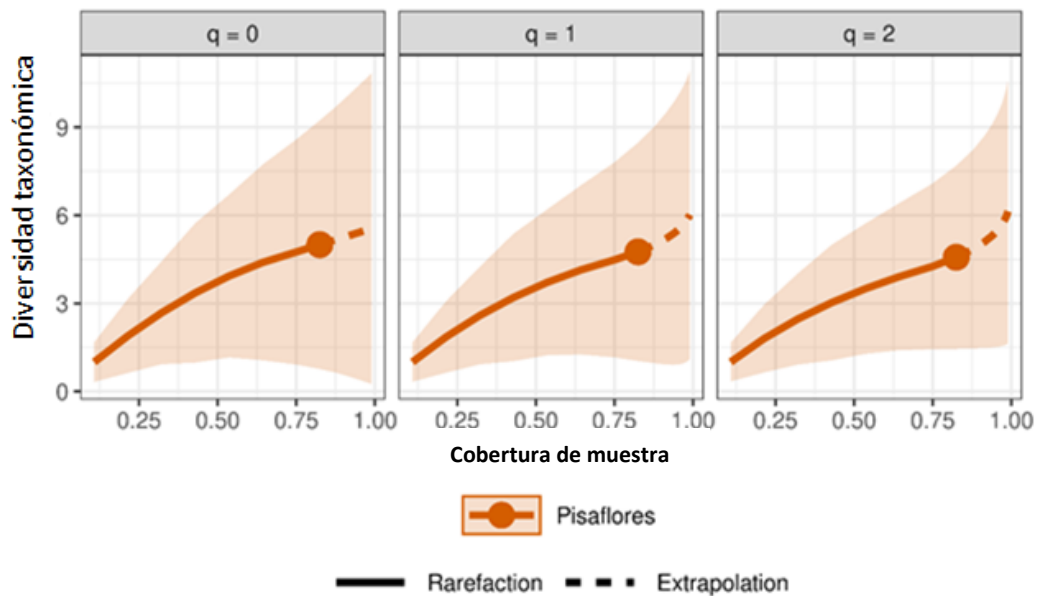


Figura 19. Rarificación/extrapolación en base a la cobertura de la muestra. Diversidad taxonómica en función de la cobertura de la muestra para los órdenes de diversidad ($q=0,1,2$) en la localidad de Pisaflores.

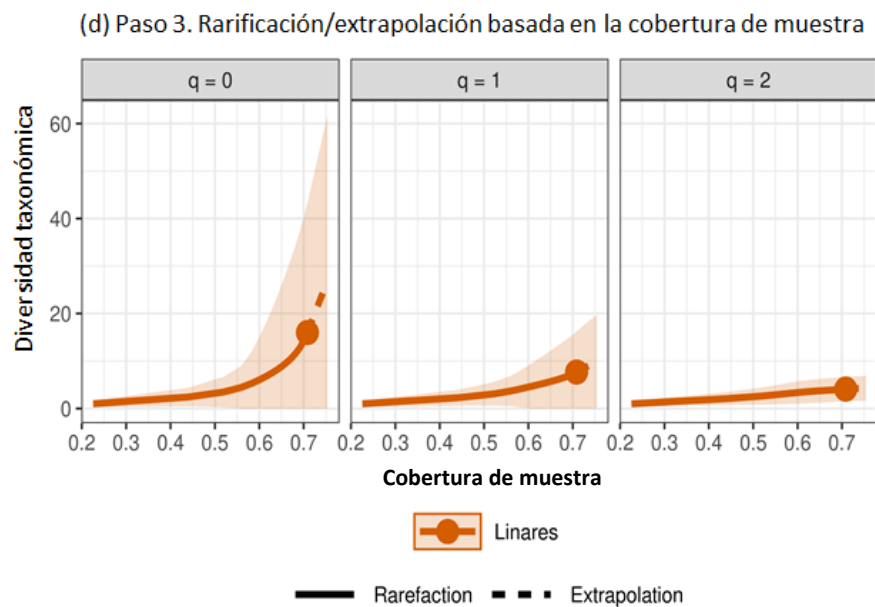


Figura 20. Rarificación/extrapolación en base a la cobertura de la muestra. Diversidad taxonómica en función de la cobertura de la muestra para los órdenes de diversidad ($q=0,1,2$) en la localidad de Linares.

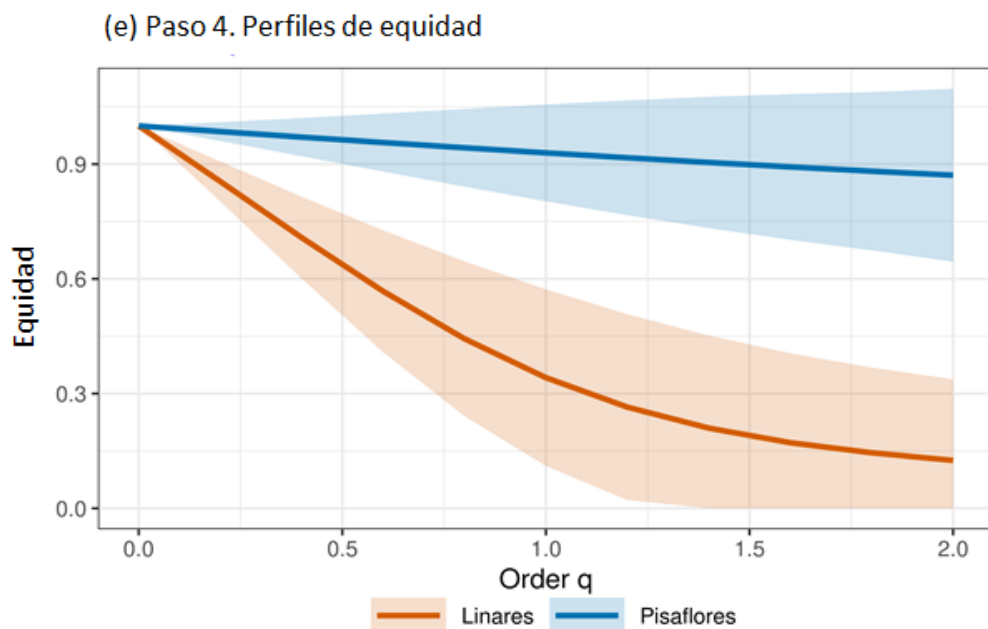


Figura 21. Perfiles de equidad. Gráfico de relación entre el orden q y la equidad de las localidades de Linares y Pisaflores.

Valores resultantes de los números de Hill

La localidad de Linares presentó una mayor riqueza de especies y diversidad en general, mientras que Pisaflores muestra una abundancia relativa ligeramente mayor en la distribución de las especies más abundantes (Tabla 4).

Tabla 4. Valores resultantes de los números de Hill ($q=0,1,2$) para las localidades de estudio.

Localidad	$q = 0$	$q = 1$	$q = 2$
Pisaflores	4.76	4.50	4.28
Linares	27.01	9.88	4.25

Análisis de componentes principales (PCA)

Los gráficos biplot muestran la distribución de las variables en los ejes F1 (92.93%) donde la variable con mayor relevancia fue *Peromyscus leucopus* (0.965%), así como las variables N4M (18.69) y F2 (2.88%), donde destacó la variable *Basileuterus rufalbus* (0.862%) y N2F (3.19%) que juntos explican el 98.82% de la varianza total de los datos (Figura 22 y 23).

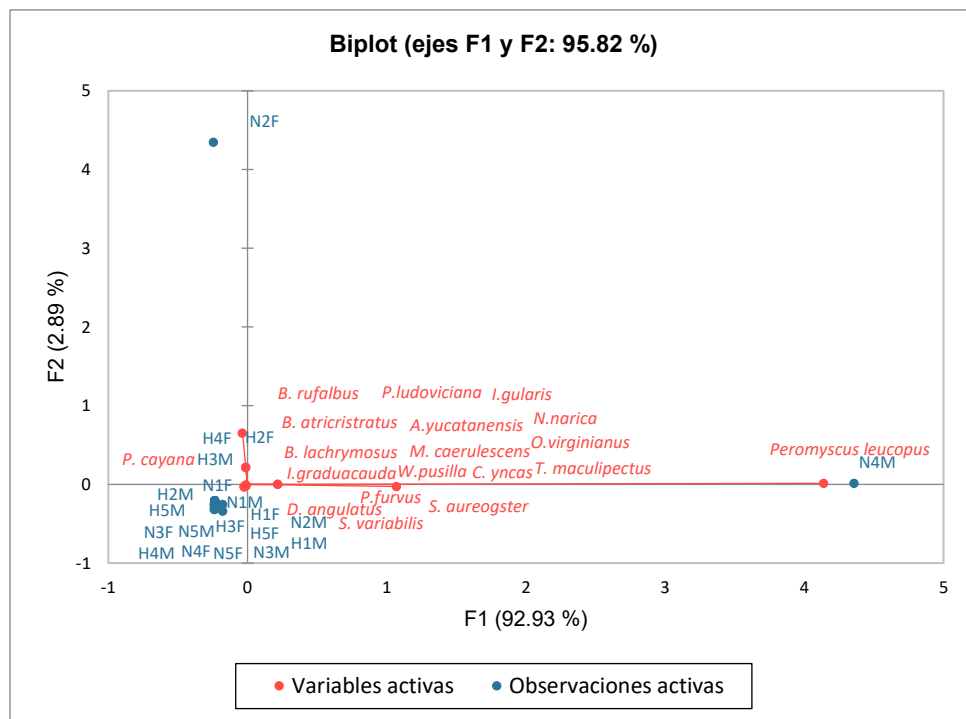


Figura 22. Biplot del análisis de componentes principales (PCA). Correlaciones entre los componentes y las variables iniciales. (Localidad H: Pisaflores N: Linares, número de sitio y tipo de estróbilo, M: masculino, F: Femenino).

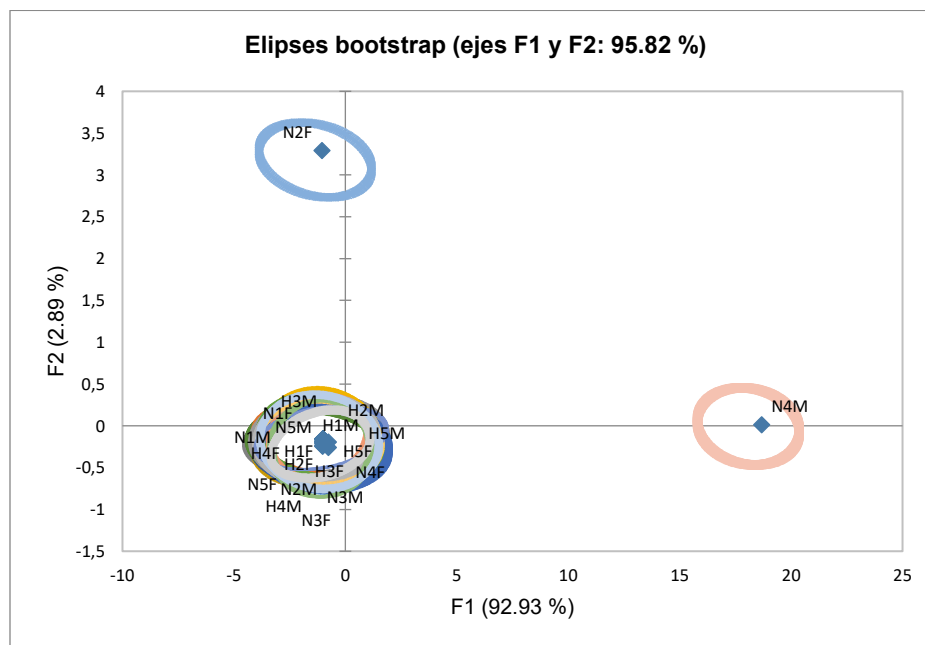


Figura 23. Biplot del Análisis de componentes principales (PCA). Gráfico de las observaciones (Localidad, número de sitio y tipo de estróbilo).

Agrupamiento aglomerativo jerárquico

El dendrograma obtenido tras el análisis de agrupamiento aglomerativo jerárquico mostró la similitud entre los diferentes sitios con estróbilos masculinos (M) o femeninos (F) en las localidades de estudio, Linares (NL) y Pisaflores (H) en relación con las especies visitantes, resultando los sitios con cono masculino y femenino de la localidad de Hidalgo los únicos que comparten similitud respecto a las especies que los visitan (Figura 24). Las líneas horizontales representan los grupos formados a medida que se agrupan los sitios de estudio considerando su similitud y las verticales indican los sitios individuales.

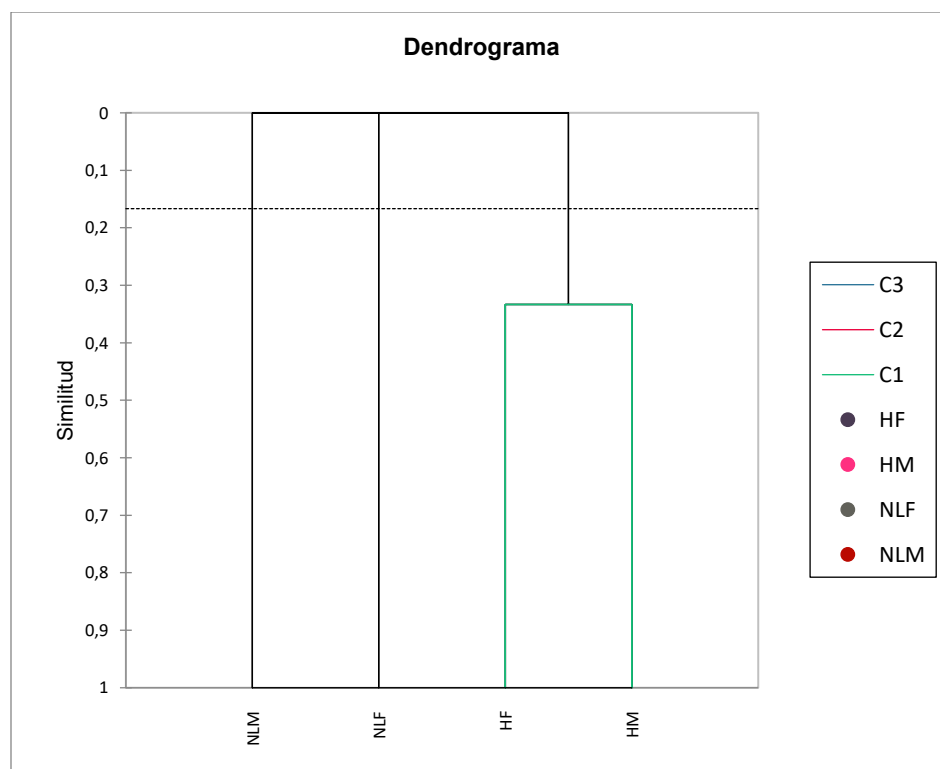


Figura 24. Dendrograma del Análisis de agrupamiento aglomerativo jerárquico de la similitud de los sitios con estróbilos masculinos (M) o femeninos (F) en localidades de estudio (H, Pisaflores y NL, Linares) respecto a las especies visitantes. La línea horizontal punteada representa el nivel de similitud. C1, C2 y C3 indican los grupos resultantes del análisis.

Análisis de correlación entre la perturbación y la frecuencia de visitas

Prueba de normalidad

La prueba analítica de normalidad Shapiro-Wilk mostró un valor p menor al nivel de significancia para la variable “Frecuencia de visita”, por lo cual existe evidencia para rechazar la hipótesis nula, por lo tanto, los datos no provienen de una población con distribución normal a diferencia de la variable “Perturbación” (Anexo 1).

Análisis de correlación de Spearman

En la prueba de correlación de Spearman los resultados mostraron un valor p mayor al nivel de significancia (0.4187) con un Rho de 0.2885, lo que evidencia la ausencia de una correlación significativa entre las variables “Perturbación” y “Frecuencia de visitas”.

Análisis de dispersión de polen

Prueba de normalidad

La prueba analítica de normalidad Shapiro-Wilk mostró un valor p menor al nivel de significancia para las tres variables, por lo cual existe evidencia para rechazar la hipótesis nula, por lo tanto, los datos no provienen de poblaciones con distribución normal (Anexo 2).

Análisis de Kruskal-Wallis

En la prueba de Kruskal-Wallis los resultados mostraron un valor menor al nivel de significancia para las tres variables numéricas dependientes, lo que evidencia la existencia

de diferencias significativas en las variables “Polen dispersado”, “Distancia” y “Polen portado” (Tabla 5).

Tabla 5. Resultado de la prueba Kruskal-Wallis de las variables “Polen dispersado”, “Distancia” y “Polen portado” bajo un nivel de significancia de 0.05 y un intervalo de confianza del 95%. Los valores p significativos se muestran en negritas.

	Polen dispersado	Distancia	Polen portado
Chi-cuadrado	16.05	11.827	12.325
gl	2	2	2
Sig. asintót	0.0003261	0.002703	0.002107

Prueba post hoc de Dunn

Los resultados de la prueba *post hoc* de Dunn mostraron un valor menor al nivel de significancia respecto a la comparación Mamíferos-Reptiles, lo que evidencia la existencia de diferencias significativas para la variable “Polen dispersado” (Tabla 6). Para la variable “Distancia” las comparaciones Aves- Mamíferos y Mamíferos- Reptiles resultaron con un valor menor al nivel de significancia, lo cual señala diferencias significativas (Tabla 7). Las comparaciones Aves-Reptiles y Mamíferos-Reptiles resultaron con un valor menor al nivel de significancia respecto a la variable “Polen portado” lo que evidencia la existencia de diferencias significativas (Tabla 8). Las diferencias entre grupos respecto a las variables evaluadas se pueden apreciar en el gráfico de caja y bigotes (Figura 25).

Tabla 6. Comparación múltiple entre vertebrados respecto al polen dispersado, mediante la prueba de Dunn, ajustada por Holm. Los valores p significativos después del ajuste se muestran en negritas ($p < 0.05$).

Comparación	Z	p (no ajustado)	p (ajustado)
Aves - Mamíferos	1.188891	0.234482607	0.23448261
Aves - Reptiles	-2.155441	0.031127310	0.06225462
Mamíferos- Reptiles	-3.378800	0.000728030	0.00218409

Tabla 7. Comparación múltiple entre vertebrados de la distancia de arrastre de polen mediante la prueba de Dunn, ajustada por Holm. Los valores p significativos después del ajuste se muestran en negritas ($p < 0.05$).

Comparación	Z	p (no ajustado)	p (ajustado)
Aves - Mamíferos	2.8895300	0.003858182	0.00771636
Aves - Reptiles	-0.8939339	0.371357264	0.37135726
Mamíferos- Reptiles	-3.8672357	0.000110076	0.00033023

Tabla 8. Comparación múltiple entre vertebrados respecto al polen portado mediante la prueba de Dunn ajustada por Holm. Los valores p significativos posteriores al ajuste se muestran en negritas ($p < 0.05$).

Comparación	Z	p (no ajustado)	p (ajustado)
Aves - Mamíferos	-0.06793662	0.945836068	0.94583609
Aves - Reptiles	-3.0448037	0.002328322	0.00698497
Mamíferos- Reptiles	-2.97489749	0.002930865	0.00586173

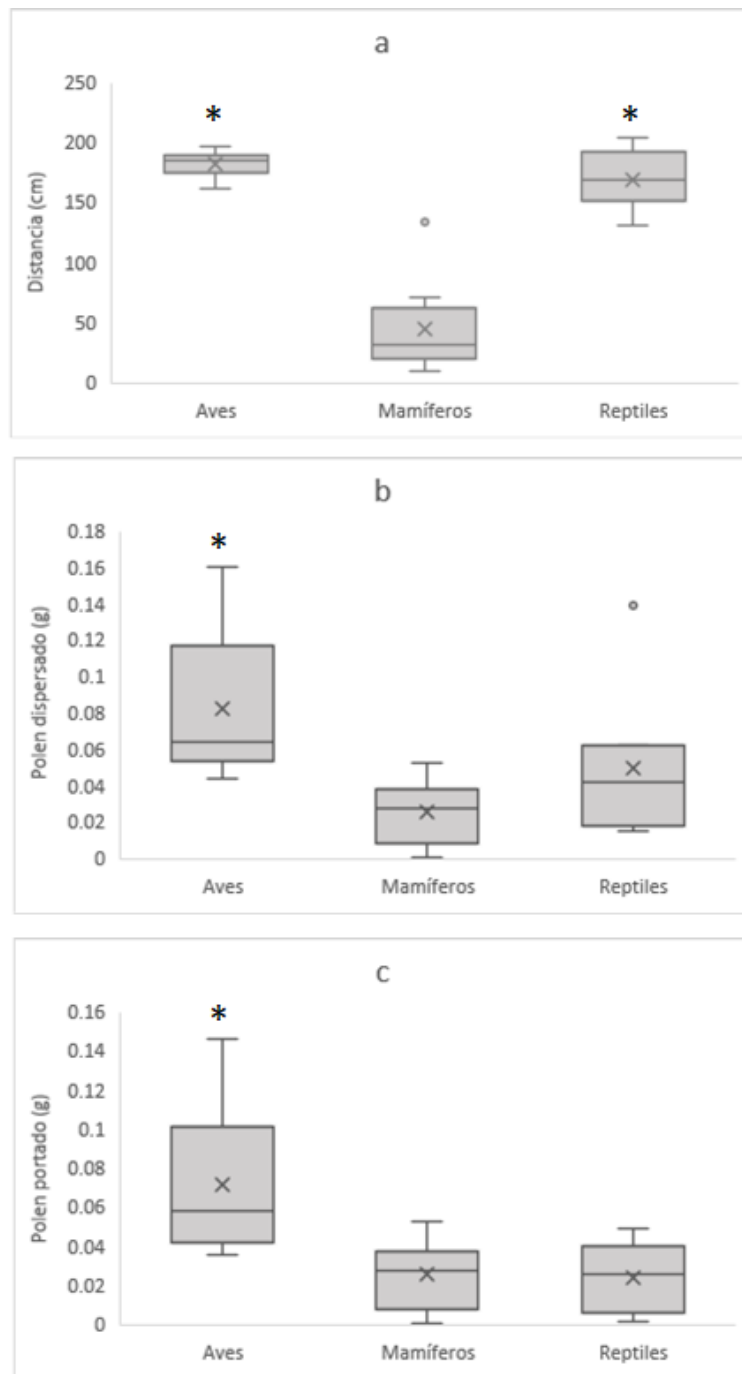


Figura 25. Gráficos de caja y bigotes de la comparación en las variables a) Distancia, b) Polen dispersado y c) Polen portado, respecto a los grupos de estudio Aves, Mamíferos y Reptiles (el asterisco indica diferencias significativas).

Análisis de preferencia de recurso

Prueba de normalidad

La prueba analítica de normalidad de Shapiro-Wilk mostró un valor p menor al nivel de significancia para las cuatro variables, por lo cual existe evidencia para rechazar la hipótesis nula, por lo tanto, los datos no provienen de poblaciones con distribución normal (Anexo 3).

Prueba binomial

La prueba estadística binomial mostró un valor menor al nivel de significancia en los grupos “Reptiles” y “Mamíferos” para la variable “Insectos”. Para el grupo “Aves” se mostraron valores por debajo del nivel de significancia para ambas variables “Polen” e “Insectos” (Tabla 9). Las diferencias entre las elecciones a los recursos por cada uno de los grupos de vertebrados se pueden apreciar en los gráficos de caja y bigotes (Figura 26).

Tabla 9. Resultados de la prueba binomial de las variables “Polen” e “Insectos” para los grupos Aves, Mamíferos y Reptiles. Los valores p significativos se muestran en negritas ($p < 0.05$).

Grupo	Recurso	N	Éxitos	Prop. Obs.	p valor	IC (95%)
Reptiles	Polen	8	2	0.25	0.05	0.046
	Insectos	8	3	0.37	0.005	0.111
Mamíferos	Polen	9	6	0.66	0.25	0.344
	Insectos	9	6	0.66	1.15E-06	0.344
Aves	Polen	8	6	0.75	4.01E-07	0.400
	Insectos	8	5	0.62	1.54E-05	0.289

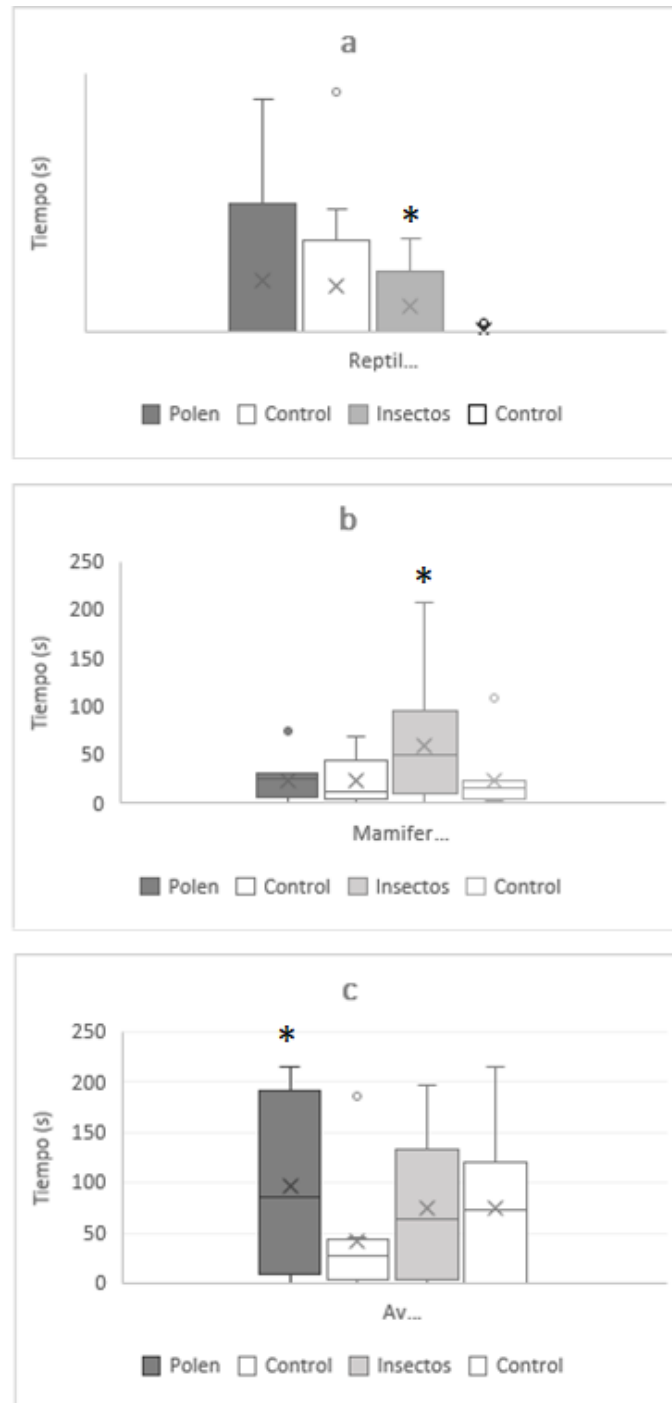


Figura 26. Gráficos de caja y bigotes de la preferencia a los recursos “Polen” e “Insectos” en los grupos de estudio a) Reptiles, b) Mamíferos y c) Aves (el asterisco indica diferencias significativas).

Discusión

*Visitantes al complejo *Dioon edule* y su polinización*

Las interacciones que se registraron en el presente estudio, establecen un precedente significativo al destacar el papel de los vertebrados en el proceso de polinización de plantas como las cícadas. Dicho proceso es considerado principalmente por invertebrados (Hall y Walter 2013) en diversas regiones del mundo. El estróbilo masculino representa un recurso alimenticio. Estos hallazgos coinciden con lo reportado en otras investigaciones que señalan que el rol de mamíferos no voladores como transportadores de polen, el cual podría estar siendo subestimado (Hooks y Espindola 2021).

Los resultados del presente estudio sugieren que el proceso de polinización en las plantas del complejo *D. edule* es más complejo de lo previamente pensado, involucrando tanto factores abióticos (viento) como bióticos (vertebrados e invertebrados). Las interacciones de fauna con estróbilos representan redes complejas (Sounders, ME 2018) ya que, con base en nuestros resultados y observaciones, se puede indicar que la finalidad de los vertebrados es buscar una fuente de alimento en los estróbilos, como lo son la variedad de invertebrados que lo consumen. Al estar los estróbilos masculinos llenos de polen, el posarse, frotarse o acercarse a ellos provoca la adherencia al pelo, escamas o plumas y su posterior transporte tras la visita al cono femenino.

La separación de las variables N4M y *Peromyscus leucopus* del resto de las variables en el análisis de componentes principales, refleja la alta frecuencia de visita del ratón *P. Leucopus* únicamente al estróbilo masculino de *D. angustifolium*. Este hecho podría causar el

alejamiento del polen en lugar de acercarlo a los estróbilos femeninos, representando un perjuicio para la polinización de *D. angustifolium*.

Vectores de polinización, adaptación ecológica y diversidad

Las cícadas mantienen una relación con los vertebrados actuales, además de emplear estrategias de densidad que favorecen la cercanía entre estróbilos masculinos y femeninos (Hall y Walter 2013). De este modo, dada la alta frecuencia de visitantes como *Thryothorus maculipectus* a las plantas del complejo *D. edule*, podemos identificarlos como posibles vectores de polinización, transportando granos de polen entre estróbilos, similar al papel que desempeñan las lagartijas *Podarcis lilfordi*, que transportan polen entre los estróbilos de la gimnosperma *Ephedra fragilis*, (Ephedraceae) (Fuster y Traveset 2019).

Los granos de polen transportados son posteriormente introducidos por los invertebrados que habitan los estróbilos de la cícada, aprovechando sus estructuras especializadas y completando así el proceso de polinización (Tang et al. 2018). Al considerar la cercanía de los estróbilos y los visitantes observados, se puede argumentar que, tras perder a sus relaciones con la megafauna, las cícadas han ido adoptando estrategias para aprovechar a la fauna actual, asegurando así la obtención de este y otros beneficios ecológicos que les han permitido prevalecer.

Los valores de Hill muestran que la localidad de Nuevo León presenta una mayor riqueza y diversidad general, así como una mayor equidad en la distribución de especies. Además, al considerar el análisis de cuatro pasos, Nuevo León exhibe niveles superiores de equidad y diversidad en la mayoría de los análisis, lo que sugiere que esta localidad tiene una comunidad más diversa y uniforme. Dado que, en Nuevo León, una mayor variedad de

especies interactúa con los estróbilos de *D. angustifolium*, se sugiere que los recursos que estos ofrecen durante la temporada de polinización atraen a una gran variedad de especies, independientemente de su abundancia. En contraste, en Hidalgo, los niveles de equidad indican que los estróbilos de la especie *D. edule* son visitados por menos especies, pero de forma más consistente.

El ave *Thryothorus maculipectus* surge como la única especie presente en los estróbilos de ambas especies. Esto indica que, aunque las localidades de estudio comparten 12 de las 20 especies registradas por las cámaras, las especies del complejo *D. edule* tienen visitantes mayormente distintos. Esta diferencia en la composición de fauna visitante se corrobora con el alto índice de diversidad beta, que evidencia una clara disimilitud entre las localidades de estudio y sugiere un remplazo de especies a lo largo de un gradiente espacial (Koleff et al. 2003). Los resultados obtenidos indican que el complejo *Dioon edule* cuenta con visitantes y vectores bióticos de polinización con un carácter generalista, con respecto al hábitat.

La diferencia entre las especies de visitantes a cada especie del complejo *Dioon edule*, si bien parece ser distinta en cuanto a su diversidad, no lo es en cuanto a la variación de rasgos funcionales, sabiendo que la mayoría de ellos se limitaron a pequeñas aves y mamíferos. Esta diferencia no se podría sugerir como una asociación especialista, como la observada en casos de angiospermas como *Salvia plurispicata*, (Lamiaceae) con abejas o *Salvia elegans*, (Lamiaceae) con colibríes (Espino et al. 2014), sino más bien un simple remplazamiento por fauna residente con rasgos más generales que aprovecha los recursos de la planta como en el caso de la lagartija *Podarcis lilfordi* con la gimnosperma *Ephedra fragilis* (Fuster y Traveset 2019). Dicho fenómeno de remplazamiento para las especies del complejo *D. edule* podría

ser consecuencia de la separación biogeográfica propuesta previamente por Gonzales et al. (2005), que generó su diferenciación.

Perturbación e implicaciones

La pérdida y fragmentación de hábitat es un factor que interfiere con los corredores ecológicos que los polinizadores utilizan, lo que disminuye su diversidad y abundancia (Potts et al. 2010). Por lo tanto, es de gran relevancia considerar que la localidad con un menor número de visitas y un menor valor en su diversidad alfa, sería la que presentara niveles de perturbación más altos, sugiriendo una causalidad con respecto al número y frecuencia de visitantes a las plantas. Sin embargo, para este estudio esto no fue así. Los sitios presentaron niveles muy bajos de disturbio a causa de la previa selección de sitios, donde la lejanía con poblaciones humanas fue el primer criterio a considerar; no obstante, la ausencia de una correlación directa entre el disturbio y la abundancia de fauna permite argumentar que la diferencia de abundancias entre las plantas del complejo no se debe a los niveles de perturbación, por lo cual es muy importante considerar posteriores análisis que incluyan otros factores relacionados con el entorno de la planta, añadiendo sitios preseleccionados con mayor grado de disturbio.

Los niveles moderados de perturbación pueden favorecer a las poblaciones de plantas al reducir la competencia entre individuos, mientras que niveles extremos resultan perjudiciales (Martorell y Peters 2005). En el caso de las cícadas, esto podría provocar problemas como la endogamia y la deriva génica (Balderas 2021). De esta manera, los valores obtenidos en este análisis podrían ser relativamente beneficiosos para algunos de los sitios estudiados.

Comparando estos resultados con los obtenidos por investigaciones anteriores con las cactáceas *Mammillaria pectinifera* (Peters y Martorell 2005) y *Mammillaria dioxanthocentron* (Ureta y Martorell 2009), los sitios de estudio en Linares y Pisaflores cuentan en su mayoría con una perturbación muy baja, dada la lejanía y baja actividad de las comunidades cercanas. Es de suma importancia el conocimiento de los vectores y polinizadores para el complejo, ya que se ha demostrado que sus interacciones con fauna podrían contrarrestar la endogamia al favorecer el flujo génico entre las plantas en ambientes incluso altamente perturbados (Balderas 2021).

Valor nutricional del cono masculino

Los hallazgos obtenidos confirman y aportan evidencia de que los conos masculinos de cícadras también son consumidos por mamíferos como *Dicotyles angulatus* (Figura 3n), un fenómeno que hasta ahora solo había sido reportado para las semillas del estróbilo femenino. Así mismo, proporcionan un importante punto de partida para investigaciones futuras sobre su valor nutricional, ampliando el conocimiento sobre las interacciones ecológicas entre estas gimnospermas y vertebrados, subrayando la importancia de considerar a los conos masculinos en los análisis de dinámicas de consumo de las cícadras. Los resultados obtenidos también demuestran que el aroma de los conos es un importante atrayente para las aves, quienes posteriormente se alimentan de los invertebrados presentes, a diferencia de los reptiles y pequeños mamíferos, los cuales parecen visitar los conos directamente por la atracción que los invertebrados les generan.

Efectividad de los visitantes como vectores

Los roedores *Peromyscus furvus* y *P. leucopus* actúan potencialmente como el principal vector de polinización y el visitante más frecuente, respectivamente, del cono masculino de *Dioon angustifolium*. Este hallazgo coincide con estudios previos, como los de Balderas (2021), en los que los roedores fueron también identificados como los principales visitantes y dispersores de semillas de *D. edule*. Se ha descrito que los roedores pueden recoger polen en su pelaje mientras se alimentan de materia vegetal, actuando como polinizadores accidentales (Wester et al., 2024), lo que también se observó en esta investigación con los estróbilos de ambas especies de plantas del complejo *D. edule*.

Los experimentos realizados con el polen del complejo *D. edule* señalan a las aves como el grupo más eficiente, ya que no solo transportaron los granos de polen a una mayor distancia, sino que también fueron el grupo que más los dispersó y mostró una mayor capacidad de adherencia en patas y plumaje. Estos resultados, sumados al hecho de que las aves fueron el grupo taxonómico que visitó las plantas con mayor frecuencia interactuando a través de recorridos, perchas y picoteos dentro de ambos estróbilos y considerando que son reconocidas como importantes dispersoras de semillas en cícadas (Symes 2018), no solo las sugiere como dispersoras, sino también como los vectores de polinización más eficientes para el complejo *Dioon edule*. Al ser organismos alados, las aves transportan el polen a distancias y altitudes significativamente mayores en comparación con los organismos terrestres (Green et al. 1993).

Alcances y limitaciones

Esta investigación en campo describe el fenómeno de interacción entre vertebrados y dos especies de cícadas en distintos puntos de la Sierra Madre Oriental. Sin embargo, el estudio se limitó a dos localidades, por lo que un mayor número de sitios de muestreo en diferentes áreas de la región permitiría ampliar la información y generar conclusiones más precisas sobre nuevas especies como potenciales vectores de polinización.

Los análisis aislados sobre elección de recurso y adherencia de polen se realizaron con representantes de cada grupo visitante (aves, mamíferos y reptiles). No obstante, los rasgos funcionales pueden variar significativamente entre especies, por lo que incluir un análisis con organismos silvestres en condiciones naturales podría generar resultados más precisos y representativos.

Además, dado el alarmante índice de extinción entre los mamíferos (Ceballos y Ehrlich 2002) y los vertebrados en general (Ceballos et al. 2017), la disminución de estas especies y sus interacciones representa una amenaza significativa para la supervivencia de las poblaciones del complejo *D. edule*.

Conclusiones

Se registró una alta diversidad de vertebrados, incluyendo mamíferos, aves y reptiles, que interactúan con los conos femeninos y masculinos de *D. edule* y *D. angustifolium* durante su fase de polinización. El cono masculino, al ser una fuente de alimento, atrae un mayor número de interacciones en comparación con el femenino.

El polen del complejo *D. edule* puede adherirse a diversos rasgos de los vertebrados, como pelo, plumas y escamas. En este contexto, aves como *Thryothorus maculipectus* y pequeños mamíferos como *Peromyscus fuscus* emergen como importantes vectores de polinización, desempeñando un papel clave en el ciclo reproductivo de estas plantas.

Los recursos que ofrecen los estróbilos son un factor determinante para atraer a los vertebrados. Al posarse en el estróbilo masculino, el polen se adhiere a sus cuerpos y, al visitar posteriormente el estróbilo femenino, es transportado y potencialmente introducido al micrópilo de los óvulos con la intervención de invertebrados, facilitando así el proceso de polinización.

Las interacciones bióticas entre plantas y vertebrados son esenciales para la persistencia de las cícadas, estas plantas aprovechan la fauna actual para mantener interacciones que, en combinación con estrategias como la formación de arboledas de alta densidad, favorecen la polinización debido a la proximidad entre estróbilos.

Se observaron diferencias en las especies de vertebrados que visitan *D. edule* y *D. angustifolium* durante la temporada de polinización. Sin embargo, los bajos niveles de perturbación no parecen ser la causa de esta diferencia, por lo que se requiere mayor investigación para comprender este fenómeno.

Estos hallazgos resaltan la importancia de estudiar la ecología de estas plantas y su interacción con la fauna local para orientar estrategias de conservación y manejo. Es

fundamental ampliar las investigaciones sobre interacciones entre fauna y gimnospermas para comprender, a una escala mayor, las relaciones ecológicas entre estos organismos y contribuir a su preservación.

Referencias bibliográficas

Acevedo-Quintero, J. F., y Zamora-Abrego, J. G. (2016). Papel de los mamíferos en los procesos de dispersión y depredación de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) en la Amazonía colombiana. *Revista de Biología Tropical*, 64(1), 5-15.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v64i1.18157>

Addinsoft. (2020). XLSTAT, versión 3.3.1005 [Software]. <https://www.xlstat.com>

Octavio-Aguilar, P., Rivera-Fernández, A., Iglesias-Andreu, L. G., Vovides, P. A., & de Cáceres-González, F. F. N. (2017). Extinction risk of *Zamia inermis*: a demographic study in its single natural population. *Biodiversity and Conservation*, 26, 787-800.
<https://link.springer.com/article/10.1007/s10531-016-1270-z>

Álvarez-Castañeda, S. T., Álvarez, T., & González-Ruiz, N. (2017). Keys for identifying Mexican mammals. JHU Press. <https://doi.org/10.1353/book.50028>

Balderas-González, D. (2021). Depredación y dispersión de semillas de *Dioon edule* por fauna nativa en tres localidades de la Sierra Madre Oriental (Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí) [Tesis maestría]. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. 80 pp.
https://www.researchgate.net/profile/David-Balderas-Gonzalez/publication/350372554_Depredacion_y_dispersion_de_semillas_de_Dioon_edule_po

[r_fauna_nativa_en_tres_localidades_de_la_Sierra_Madre_Oriental_Nuevo_Leon_Tamaulipas_San_Luis_Potosi/links/605c18eea6fdccbfea04a75c/Depredacion-y-dispersion-de-semillas-de-Dioon-edule-por-fauna-nativa-en-tres-localidades-de-la-Sierra-Madre-Oriental-Nuevo-Leon-Tamaulipas-San-Luis-Potosi.pdf](https://www.researchgate.net/publication/328111111_r_fauna_nativa_en_tres_localidades_de_la_Sierra_Madre_Oriental_Nuevo_Leon_Tamaulipas_San_Luis_Potosi/links/605c18eea6fdccbfea04a75c/Depredacion-y-dispersion-de-semillas-de-Dioon-edule-por-fauna-nativa-en-tres-localidades-de-la-Sierra-Madre-Oriental-Nuevo-Leon-Tamaulipas-San-Luis-Potosi.pdf)

Badii, M. H., Landeros, J., y Cerna, E. (2008). Patrones de asociación de especies y sustentabilidad (Species association patterns and sustainability). *Daena: International Journal of Good Conscience*, 3(1), 632-660.

https://dlwqtxts1xzle7.cloudfront.net/54763761/Indice_de_Jaccard_y_Sorensen-libre

Balderas-Valdivia, C. J., y González-Hernández, A. (2021). Inventario de la herpetofauna de México 2021. *Herpetol. Mex*, 2, 10-71. https://herpetologiamexicana.org/wp-content/uploads/2023/12/HM_2023_6_13-82.pdf

Bascompte, J. (2009). Disentangling the web of life. *Science*, 325(5939), 416-419. <https://doi.org/10.1126/science.1170749>

Bernal-Ramírez, L. A., Bravo-Avilez, D., Fonseca-Juárez, R. M., Yáñez-Espinosa, L., Gernandt, D. S., y Rendón-Aguilar, B. (2019). Usos y conocimiento tradicional de las gimnospermas en el noreste de Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*, 126, e1471. <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1471>

Blake, A. S. T. (2018). Breve revisión sobre la polinización de cícadas en el istmo de Panamá. *Revista Saberes APUDEP*, 1(2), 21-32. https://revistas.up.ac.pa/index.php/saberes_apudep/article/view/888

Cabrera-Toledo, D., Gonzalez-Astorga, J., & Vovides, A. P. (2008). Heterozygote excess in ancient populations of the critically endangered *Dioon caputoi* (Zamiaceae, Cycadales) from central

- Mexico. Botanical Journal of the Linnean Society, 158(3), 436-447. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2008.00868.x>
- Cai, C., Escalona, H. E., Li, L., Yin, Z., Huang, D., & Engel, M. S. (2018). Beetle pollination of cycads in the Mesozoic. *Current Biology*, 28(17), 2806-2812. <https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-98221830827-3>
- Campbell, D.R. (1989). Medidas de selección en una planta hermafrodita: variación en el éxito de la polinización masculina y femenina. *Evolución*, 43(2), 318-334. <https://doi.org/10.2307/2409210>
- Cárdenas Cajamarca, J. D. (2017). Contribución de aves y mamíferos en la polinización de *Oreocallis grandiflora* (Lam.) R. Br.(Proteacea) en un matorral montano andino del sur de Ecuador (Bachelor's thesis, Universidad del Azuay). <http://dspace.uazuay.edu.ec/handle/datos/6812>
- Ceballos, G., y Ehrlich, P.R. (2002). Pérdidas de poblaciones de mamíferos y crisis de extinción. *Ciencia*, 296(5569), 904-907. <https://doi.org/10.1126/science.1069349>
- Ceballos, G., P. Ehrlich and R. Dirzo. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signalled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(30): E6089-E6096. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704949114>
- Celedón-Neghme, C., Santamaría, L., & González-Teuber, M. (2016). The role of pollination drops in animal pollination in the Mediterranean gymnosperm *Ephedra fragilis* (Gnetales). *Plant Ecology*, 217, 1545-1552. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11258-016-0667-9>

Chamberlain, C.J. (1919). Las cícadas vivas. Prensa de la Universidad de Chicago.

Chamberlain, C. J. (1937). Gymnosperms. Structure evolution.

Crowley, B. E., Godfrey, L. R., & Irwin, M. T. (2011). A glance to the past: subfossils, stable isotopes, seed dispersal, and lemur species loss in southern Madagascar. *American Journal of Primatology*, 73(1), 25-37. [Doi:10.1002/ajp.20817](https://doi.org/10.1002/ajp.20817)

David, J.P, Manakadan, R. y Ganesh, T. (2015). Frugivoría y dispersión de semillas por aves y mamíferos en los bosques siempreverdes secos tropicales costeros del sur de la India: una revisión. *Ecología tropical*, 56(1), 41-55.

Díaz, L. H. L., Galindo, D. A. G., y Páez, A. M. R. (2024). Cámaras trampa, una ventana a la vida silvestre en reservas naturales. Revisión de literatura y tendencias. *Revista Científica Saperes Universitas*, 7(1), 6-29. <https://doi.org/10.53485/rsu.v7i1.414>

Dorsey, B. L., Gregory, T. J., Sass, C., & Specht, C. D. (2018). Pleistocene diversification in an ancient lineage: a role for glacial cycles in the evolutionary history of *Dioon* Lindl.(Zamiaceae). *American Journal of Botany*, 105(9), 1512-1530. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1149>

Espino-Espino, J., Rosas, F., y Cuevas-García, E. (2014). Variación temporal de visitantes florales en dos especies simpátricas de *Salvia* con floración simultánea y síndrome de polinización contrastante. *Revista Mexicana de biodiversidad*, 85(1), 161-166. <https://doi.org/10.7550/rmb.35248>

- Elmqvist, T., Zipperer, W., & Güneralp, B. (2016). Urbanization, habitat loss, biodiversity decline: solution pathways to break the cycle. In: Seta, Karen; Solecki, William D.; Griffith, Corrie A.(eds.). Routledge Handbook of Urbanization and Global Environmental Change. London and New York: Routledge., 2016, 139-151. <https://research.fs.usda.gov/treesearch/52798>
- Farrera, M. A. P., Quintana-Ascencio, P. F., Izaba, B. S., & Vovides, A. P. (2000). Population dynamics of *Ceratozamia matudai* Lundell (Zamiaceae) in el Triunfo biosphere reserve, Chiapas, Mexico. Journal of the Torrey Botanical Society, 291-299. <https://doi.org/10.2307/3088647>
- Fuster, F., & Traveset, A. (2019). Evidence for a double mutualistic interaction between a lizard and a Mediterranean gymnosperm, *Ephedra fragilis*. *AoB Plants*, 11(1), plz001. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz001>
- Jin, B., Zhang, L., Lu, Y., Wang, D., Jiang, X. X., Zhang, M., & Wang, L. (2012). The mechanism of pollination drop withdrawal in *Ginkgo biloba* L. BMC Plant Biology, 12, 1-9. <https://link.springer.com/article/10.1186/1471-2229-12-59>
- González Christen, A. (1990). Algunas interacciones entre *Dioon edule* (Zamiaceae) y *Peromyscus mexicanus* (Rodentia: Cricetidae). <https://cdigital.uv.mx/server/api/core/bitstreams/f69625ff-5270-43c9-9c34-11eb6bfeaa1d/content>
- González-Astorga, J., Vovides, A. P., Ferrer, M. M., & Iglesias, C. (2003). Population genetics of *Dioon edule* Lindl.(Zamiaceae, Cycadales): biogeographical and evolutionary implications. Biological Journal of the Linnean Society, 80(3), 457-467. [Doi: 10.1046/j.1095-8312.2003.00257.x](https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00257.x)

- González-Astorga, J., Vovides, A. P., Cruz-Angon, A., Octavio-Aguilar, P., & Iglesias, C. (2005). Allozyme variation in the three extant populations of the narrowly endemic cycad *Dioon angustifolium* Miq. (Zamiaceae) from North-eastern Mexico. *Annals of Botany*, 95(6), 999-1007. <https://doi.org/10.1093/aob/mci106>
- González, D., Vovides, A. P., & Bárcenas, C. (2008). Phylogenetic relationships of the Neotropical genus *Dioon* (Cycadales, Zamiaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequence data. *Systematic Botany*, 33(2), 229-236.. <https://doi.org/10.1600/036364408784571699>
- Gutiérrez-Ortega, J. S., Salinas-Rodríguez, M. M., Martínez, J. F., Molina-Freaner, F., Pérez-Farrera, M. A., Vovides, A. P., ... & Kajita, T. (2018). The phylogeography of the cycad genus *Dioon* (Zamiaceae) clarifies its Cenozoic expansion and diversification in the Mexican transition zone. *Annals of Botany*, 121(3), 535-548.. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx165>
- Hall, J. A., & Walter, G. H. (2013). Seed dispersal of the Australian cycad *Macrozamia miquelii* (Zamiaceae): Are cycads megafauna-dispersed “grove forming” plants? *American Journal of Botany*, 100(6), 1127-1136. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200115>
- Hammer, Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia electrónica*, 4(1), 1-9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf

Herrera, C. M., & Pellmyr, O. (Eds.). (2009). Plant animal interactions: an evolutionary approach.

John Wiley & Sons. <https://www.plant-animal.es/pdfs/Herrera.2002.Herrera.&.Pellmyr.pdf>

Herrera, J. (1987). Biología reproductiva de algunas especies del matorral de Doñana. Anales del Jardín Botánico de Madrid, 44 (2), 483-497.

<https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=2964265>

Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rerefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). Methods in Ecology and Evolution, 7(12), 1451-1456.

<https://doi.org/10.1111/2041-210X.126113>

INEGI. Marco Geo estadístico (2010), Versión 4.3.

Islas-Barrios, Y. (2016). Efecto de la perturbación sobre la variabilidad y estructura genética de

Ceratozamia fuscoviridis Moore (Cycadales, Zamiaceae): especie endémica y amenazada del estado de Hidalgo. Hidalgo, México: Universidad Autónoma del estado de Hidalgo, Instituto de

Ciencias Básicas e Ingeniería. [https://www.researchgate.net/profile/Yanin-Barrios-](https://www.researchgate.net/profile/Yanin-Barrios-2/publication/344678460_Efecto_de_la_perturbacion_sobre_la_variabilidad_y_estructura_genetica_de_Ceratozamia_fuscoviridis_Moore_Cycadales_Zamiaceae_especie_endemica_y_amenazada_del_estado_de_Hidalgo/links/5f8907ab458515b7cf84eaa9/Efecto-de-la-perturbacion-sobre-la-variabilidad-y-estructura-genetica-de-Ceratozamia-fuscoviridis-Moore-Cycadales-Zamiaceae-especie-endemica-y-amenazada-del-estado-de-Hidalgo.pdf)

[2/publication/344678460_Efecto_de_la_perturbacion_sobre_la_variabilidad_y_estructura_genet](https://www.researchgate.net/profile/Yanin-Barrios-2/publication/344678460_Efecto_de_la_perturbacion_sobre_la_variabilidad_y_estructura_genetica_de_Ceratozamia_fuscoviridis_Moore_Cycadales_Zamiaceae_especie_endemica_y_amenazada_del_estado_de_Hidalgo/links/5f8907ab458515b7cf84eaa9/Efecto-de-la-perturbacion-sobre-la-variabilidad-y-estructura-genetica-de-Ceratozamia-fuscoviridis-Moore-Cycadales-Zamiaceae-especie-endemica-y-amenazada-del-estado-de-Hidalgo.pdf)

[ica_de_Ceratozamia_fuscoviridis_Moore_Cycadales_Zamiaceae_especie_endemica_y_amenaz](https://www.researchgate.net/profile/Yanin-Barrios-2/publication/344678460_Efecto_de_la_perturbacion_sobre_la_variabilidad_y_estructura_genetica_de_Ceratozamia_fuscoviridis_Moore_Cycadales_Zamiaceae_especie_endemica_y_amenazada_del_estado_de_Hidalgo/links/5f8907ab458515b7cf84eaa9/Efecto-de-la-perturbacion-sobre-la-variabilidad-y-estructura-genetica-de-Ceratozamia-fuscoviridis-Moore-Cycadales-Zamiaceae-especie-endemica-y-amenazada-del-estado-de-Hidalgo.pdf)

[ada_del_estado_de_Hidalgo/links/5f8907ab458515b7cf84eaa9/Efecto-de-la-perturbacion-sobre-](https://www.researchgate.net/profile/Yanin-Barrios-2/publication/344678460_Efecto_de_la_perturbacion_sobre_la_variabilidad_y_estructura_genetica_de_Ceratozamia_fuscoviridis_Moore_Cycadales_Zamiaceae_especie_endemica_y_amenazada_del_estado_de_Hidalgo/links/5f8907ab458515b7cf84eaa9/Efecto-de-la-perturbacion-sobre-la-variabilidad-y-estructura-genetica-de-Ceratozamia-fuscoviridis-Moore-Cycadales-Zamiaceae-especie-endemica-y-amenazada-del-estado-de-Hidalgo.pdf)

[la-variabilidad-y-estructura-genetica-de-Ceratozamia-fuscoviridis-Moore-Cycadales-](https://www.researchgate.net/profile/Yanin-Barrios-2/publication/344678460_Efecto_de_la_perturbacion_sobre_la_variabilidad_y_estructura_genetica_de_Ceratozamia_fuscoviridis_Moore_Cycadales_Zamiaceae_especie_endemica_y_amenazada_del_estado_de_Hidalgo/links/5f8907ab458515b7cf84eaa9/Efecto-de-la-perturbacion-sobre-la-variabilidad-y-estructura-genetica-de-Ceratozamia-fuscoviridis-Moore-Cycadales-Zamiaceae-especie-endemica-y-amenazada-del-estado-de-Hidalgo.pdf)

[Zamiaceae-especie-endemica-y-amenazada-del-estado-de-Hidalgo.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Yanin-Barrios-2/publication/344678460_Efecto_de_la_perturbacion_sobre_la_variabilidad_y_estructura_genetica_de_Ceratozamia_fuscoviridis_Moore_Cycadales_Zamiaceae_especie_endemica_y_amenazada_del_estado_de_Hidalgo/links/5f8907ab458515b7cf84eaa9/Efecto-de-la-perturbacion-sobre-la-variabilidad-y-estructura-genetica-de-Ceratozamia-fuscoviridis-Moore-Cycadales-Zamiaceae-especie-endemica-y-amenazada-del-estado-de-Hidalgo.pdf)

International Union for Conservation of Nature (IUCN). (2023). *Dioon angustifolium*. La Lista Roja

de Especies Amenazadas de la IUCN. Recuperado de <https://www.iucnredlist.org>

Jaccard, P. (1901). Estudio comparativo de la distribución floral en una porción de los Alpes y el Jura. *Bull Soc Vaudoise Sci Nat*, 37, 547-579.

Jones, M. M., Liu, J., & Nagalingum, N. S. (2024). Evidence of a historical metapopulation: Conservation genomics and management strategies of *Cycas candida* (Cycadaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 185(4), 361-369.
<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/729720>

Jolliffe, I. T. (2002). Principal component analysis for special types of data (pp. 338-372). Springer New York. https://link.springer.com/chapter/10.1007/0-387-22440-8_13

Knuth, P. E. O. W. (1908). Handbook of flower pollination, based upon Hermann Muller's work (Vol. 2).

Lai, S., Léandri-Breton, D. J., Lesaffre, A., Samune, A., Marino, J., & Sillero-Zubiri, C. (2024). Canids as pollinators? Nectar foraging by Ethiopian wolves may contribute to the pollination of *Kniphofia foliosa*. *Ecology*, 105(12), e4470.
<https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC11610677/>

Lázaro-Zermeño, J. M., González-Espinosa, M., Mendoza, A., & Martínez-Ramos, M. (2012). Natural history of *Dioon merolae* (Zamiaceae) in Chiapas, Mexico. *Botanical Sciences*, 90(1), 73-87.
https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S2007-42982012000100008&script=sci_abstract&tlng=en

List, I. R. (2025). IUCN red list. <https://www.iucnredlist.org/species/42158/243385825>

Lorenzo, M. E., Bao, L., Mendez, L., Grille, G., Bonato, O., & Basso, C. (2021). Preference of *Orius insidiosus* and *Orius tristicolor* (Hemiptera: Anthocoridae) for host plants in olfactometry and free-choice experiments. *Florida Entomologist*, 103(4), 492-498.
<https://doi.org/10.1653/024.103.00412>

Lovette, I. J., & Fitzpatrick, J. W. (Eds.). (2016). *Handbook of Bird Biology*. John Wiley & Sons.

Mallet, J. (1995). A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(7), 294-299. [https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/0169-5347\(95\)90031-4](https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/0169-5347(95)90031-4)

Martorell, C., & Peters, E. (2001). Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Instituto de Ecología, UNAM*.

Martorell, C., & Peters, E. M. (2005). The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, 124(2), 199-207.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.025>

Mills, JN, Childs, JE, Ksiazek, TG, Peters, CJ y Velleca, WM.1998. Métodos para trampeo y muestreo de mamíferos pequeños para estudios virológicos. CDC, Atlanta.

Mora, R., Yáñez-Espinosa, L., Flores, J., & Nava-Zárate, N. (2013). Strobilus and seed production of *Dioon edule* (Zamiaceae) in a population with low seedling density in San Luis Potosí, México. *Tropical Conservation Science*, 6(2), 268-282.
<https://doi.org/10.1177/194008291300600208>

- Moretti, A., Caputo, P., Cozzolino, S., Luca, PD, Gaudio, L., Gigliano, GS y Stevenson, DW. (1993). A phylogenetic analysis of *Dioon* (Zamiaceae). American Journal of Botany, 80(2), 204-214. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1993.tb13790.x>
- Nava-Bolaños, A., Osorio-Olvera, L., y Soberón, J. (2022). Estado del arte del conocimiento de biodiversidad de los polinizadores de México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 93, e933948. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2022.93.3948>
- Nicolalde-Morejón, F., González-Astorga, J., Vergara-Silva, F., Stevenson, DW, Rojas-Soto, O., y Medina-Villarreal, A. (2014). Biodiversidad de Zamiaceae en México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 85, S114-S125. <https://doi.org/10.7550/rmb.38114>
- Norstog, K., & Nicholls, T. J. (2020). The biology of the cycads. Cornell University Press. <https://doi.org/10.7591/9781501737329>
- Nyhagen, DF, Kragelund, C., Olesen, JM y Jones, CG. (2001). Insular interactions between lizards and flowers: flower visitation by an endemic Mauritian gecko. Journal of Tropical Ecology, 17(5), 755-761. <https://doi.org/10.1017/S0266467401001560>
- Osborne, R., Calonje, M. A., Hill, K. D., Stanberg, L., & Stevenson, D. W. (2012). The world list of cycads. Memoirs of the New York Botanical Garden, 106, 480-510.
- Owens, J. N., Takaso, T., & Runions, C. J. (1998). Pollination in conifers. Trends in Plant Science, 3(12), 479-485. <https://pdf.sciencedirectassets.com/271203/1-s2.0-S1360138500X00295/1-s2.0-S1360138598013375/main.pdf>

Pérez-Farrera, M. A., Vovides, A. P., Hernández-Sandoval, L., González, D., & Martínez, M. (2004).

A morphometric analysis of the *Ceratozamia norstogii* complex (Zamiaceae). In: Cycad classification: concepts and recommendations (pp. 127-136). Wallingford UK: CABI Publishing.

<https://doi.org/10.1079/9780851997414.0127>

Pérez-Farrera, M. A., Vovides, A. P., Octavio-Aguilar, P., González-Astorga, J., Cruz-Rodríguez, J.

D. L., Hernández-Jonapá, R., & Villalobos-Méndez, S. M. (2006). Demography of the cycad *Ceratozamia mirandae* (Zamiaceae) under disturbed and undisturbed conditions in a biosphere reserve of Mexico. *Plant Ecology*, 187(1), 97-108.

<https://doi.org/10.1007/s11258-006-9135-2>

Perlo, B. V. (2006). Field guide to the birds of Mexico and Central America. *Collins. Links*.

Pianka, E. R. (1970). On r-and K-selection. *American Naturalist*, 104(940), 592-597.

<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/282697>

QGIS Development Team. (2023). QGIS Geographic Information System (Versión 3.32.3

[Software]. Open Source Geospatial Foundation. <https://qgis.org>

Reaney, L. T., & Backwell, P. R. (2007). Temporal constraints and female preference for burrow width in the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1515-1521.

<https://link.springer.com/article/10.1007/s00265-007-0383-5>

Rebollar-Téllez, E. A., y Moo-Llanes, D. A. (2020). Diversidad alfa, beta y co-ocurrencia de especies de flebotomíneos (Diptera: Psychodidae) en Calakmul, Campeche, México. *Revista chilena de*

entomología, 46(2), 221-235. https://www.scielo.cl/scielo.php?pid=S0718-89942020000200221&script=sci_arttext

Rivadeneira-Domínguez, E., & Rodríguez-Landa, J. F. (2014). Las cícadas y su relación con algunas enfermedades neurodegenerativas. *Neurología*, 29(9), 517-522. <https://doi.org/10.1016/j.nrl.2013.03.005>

Rubio-Méndez, G., Yáñez-Espinosa, L., Salinas-Rodríguez, M. M., Hernández-Hernández, K. A., y Balderas-González, D. (2019). Demografía y estructura poblacional de *Dioon angustifolium* (Zamiaceae) en el noreste de México. *Botanical Sciences*, 97(4), 685-690. <https://doi.org/10.17129/botsci.2262>

Rubio-Méndez, G., Yáñez-Espinosa, L., & Leija, E. G. (2020). Are the *Dioon edule* (Zamiaceae) forms from San Luis Potosí proposed by Whitelock (2004) recognizable? Morphological evidence. *Revista mexicana de biodiversidad*, 91. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2020.91.3167>

Ruiz-Cobo, D. H., Bueno-Villegas, J., & Feijoo-Martínez, A. (2010). Uso de la tierra y diversidades alfa, beta y gamma de diplópodos en la cuenca del río Otún, Colombia. *Universitas Scientiarum*, 15(1), 59-67. http://www.scielo.org.co/scielo.php?pid=S0122-74832010000100006&script=sci_arttext

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental - Especies nativas de México de

flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.

Ruedenauer, F. A., Spaethe, J., & Leonhardt, S. D. (2016). Hungry for quality—individual bumblebees forage flexibly to collect high-quality pollen. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, 1209-1217. <https://link.springer.com/article/10.1007/s00265-016-2129-8>

Rojas-Soto, OR, F. Nicolalde-Morejón, C. Yañez-Arenas. 2014. '*Dioon angustifolium* (cícada). Distribución potencial con GARP', escala: 1:1000000. edición: 1. Instituto de Ecología, AC Proyecto: JM057, Distribución geográfica y ecológica potencial de las Cícadas de México. El Proyecto fue financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Xalapa, Veracruz de Ignacio de la Llave. Recuperado de http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/dan057dpggw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl&_indent=no

Rojas-Soto, OR, F. Nicolalde-Morejón, C. Yañez-Arenas. 2014. '*Dioon edule* (chamal). Registros de presencia usados para elaborar el mapa de distribución potencial.', edición: Instituto de Ecología, AC Proyecto: JM057, Distribución geográfica y ecológica potencial de las Cícadas de México. El Proyecto fue financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Xalapa, Veracruz de Ignacio de la Llave. Recuperado de <http://geoportal.conabio.gob.mx/metadatos/doc/html/ded057rpgw.html>

Sabelis, M. W., & Van de Baan, H. E. (1983). Location of distant spider mite colonies by phytoseiid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus*

ulmi. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 33(3), 303-314. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1983.tb03273.x>

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2011. Norma Oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Recuperado de <https://www.gob.mx/semarnat>

Symes, C. T. (2018). Cycad seed dispersal: the importance of large frugivorous birds. *Biodiversity Observations*, 9, 9-4.

Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27(3), 379-423.
<https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>

Sorensen, T. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biologiske skrifter*, 5, 1-34.

Spearman, C. (1961). The proof and measurement of association between two things. *American Journal of Psychology* 15(1), 72-101.

Stevenson DW (1992). Una clasificación formal de las cícadas actuales. *Brittonia* , 44, 220–223.

- Suinyuy, T., Johnson, S. D., & Bosenberg, J. D. (2012). Role of cycad cone volatile emissions and thermogenesis in the pollination of *Encephalartos villosus* Lem.: preliminary findings from studies of plant traits and insect responses. South African National Biodiversity Institute. https://www.researchgate.net/profile/John-Donaldson/publication/259667596_Role_of_cycad_cone_volatile_emissions_and_thermogenesis_in_the_pollination_of_Encephalartos_villosus_Lem_preliminary_findings_from_studies_of_plant_traits_and_insect_responses.pdf
- Tang, W., Xu, G., O'Brien, C. W., Calonje, M., Franz, N. M., Johnston, M. A., ... & Rich, S. (2018). Molecular and morphological phylogenetic analyses of New World cycad beetles: what they reveal about cycad evolution in the New World. *Diversity*, 10(2), 38. <https://www.mdpi.com/1424-2818/10/2/38>
- Torretta, J. P., y Basilio, A. M. (2009). Dispersión polínica y éxito reproductivo de cuatro especies arbóreas de un bosque xerófito de Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2), 283-292. https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?pid=S0034-77442009000100025&script=sci_arttext
- Ureta, C., & Martorell, C. (2009). Identifying the impacts of chronic anthropogenic disturbance on two threatened cacti to provide guidelines for population-dynamics restoration. *Biological Conservation*, 142(10), 1992-2001. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.031>
- Varela, R.O y Bucher, E.H (2002). Dispersión de semillas por *Chelonoidis chilensis* en el bosque seco del Chaco argentino. *Revista de Herpetología*, 36 (1), 137-140. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2002\)036\[0137:SDBCCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2002)036[0137:SDBCCI]2.0.CO;2)

- Valdez Benitez, O. J. (2017). Polinizadores (Euglossini–Apidae) del sur de Colombia: distribución por transformación de hábitats, por factores ambientales y geográficos (Doctoral dissertation). <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/60899>
- Luna-Vega M.I. 1997. Florística y biogeografía de algunos bosques mesófilos de la Huasteca Hidalguense: Fase I (Tenango de Doria y Tlanchinol). Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto No. B133. México, D.F. <https://agris.fao.org/search/en/providers/123417/records/6474617a79cbb2c2c1acbaa>
- Viana, D.S, Santamaría, L., y Figuerola, J. (2016). Optimal methods for fitting probability distributions to propagule retention time in studies of zoochorous dispersal. BMC Ecology, 16(1), 3. <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0057-0>
- Vovides, A. P. (1990). Spatial distribution, survival, and fecundity of *Dioon edule* (Zamiaceae) in a tropical deciduous forest in Veracruz, Mexico, with notes on its habitat. American Journal of Botany, 77(12), 1532-1543. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1990.tb11394.x>
- VOVIDES, A. P., OGATA, N., SOSA, V., & PEÑA-GARCÍA, E. S. P. E. R. A. N. Z. A. (1997). Pollination of endangered Cuban cycad *Microcycas calocoma* (Miq.) A. DC. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 125(3), 201-210. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1997.tb02254.x>

- Wester, P., Stanway, R., & Pauw, A. (2009). Mice pollinate the Pagoda Lily, *Whiteheadia bifolia* (Hyacinthaceae)—First field observations with photographic documentation of rodent pollination in South Africa. *South African Journal of Botany*, 75(4), 713-719.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2009.07.005>
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2-3), 213-251.
- Whitlock, L. M. (2004). Variation in the Mexican cycad *Dioon edule* (Zamiaceae). *The Botanical Review*, 70(2), 240-249.
- Yáñez-Espinosa, L. (2006). Las cycadas. *Biología y conservación en México*. México D.F.: Universidad Autónoma Chapingo.
- Yáñez Espinosa, L., Barragán Torres, F., Ibarra Hernandez, A.B, & Morales, J.I. (2021). Dispersal of *Dioon edule* cycad seeds by rodents in a tropical oak forest in Mexico. 34 (3) 57 – 71.
<https://doi.org/10.4081/tz.2021.105>
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis*. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, N.J.

Anexos

Se muestran las tablas de resultados de las pruebas de normalidad Shapiro-Wilk aplicadas en el presente estudio.

Anexo 1. Valores de la prueba de normalidad Shapiro-Wilk bajo para las variables “Perturbación” y “Frecuencia de visitas” con un nivel de significancia de 0.5 y un intervalo de confianza de 95% de las variables. Los valores p en negritas muestran diferencias significativas.

Variable	Obs	W	p-value
Perturbación	10	0.922	0.411
Frec. de visitas	10	0.611	7.62e-05

Anexo 2. Resultados de la prueba de normalidad Shapiro-Wilk, bajo un nivel de significancia de 0.5 y un intervalo de confianza de 95% de las variables "Polen dispersado", "Distancia" y "Polen portado". Los valores p significativos se muestran en negritas.

Variable	Obs	W	p-value
Polen dispersado	25	0.84086	0.0011870
Distancia	25	0.79427	0.0001827
Polen portado	25	0.82761	0.0006814

Anexo 3. Resultados de la prueba de normalidad Shapiro-Wilk para las variables “Polen” e “Insectos” y sus respectivos controles, bajo un nivel de significancia de 0.5 y un intervalo de confianza del 95%. Los valores p significativos se muestran en negritas.

Variable	Obs.	w	p value
Polen	25	0.743	2.968e-05
Control	25	0.664	2.50E-06
Insectos	25	0.812	0.0003
Control	25	0.662	2.39E-06