



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA

**PATRONES DE ACTIVIDAD DE LOS MAMÍFEROS DEL SOTOBOSQUE
ASOCIADOS A LA
FRUCTIFICACIÓN DEL ÁRBOL *Licania platypus***

TESIS

Que presenta:

JOSÉ JUAN BASURTO GODOY

bio.juanto@gmail.com

matricula: 0736165-j

Como requisito para obtener el título profesional de

BIÓLOGO

Asesor de tesis: Dr. Eduardo Mendoza Ramírez

mendoza.mere@gmail.com

Co-asesora: M.C. Ángela Andrea Camargo Sanabria

Morelia, Michoacán. Noviembre del 2015



*Todas las acciones humanas hechas con recta intención y por amor a Dios salen del alma
llenas de luz.
-Luisa Picarreta*

DEDICATORIA

A mis padres Ma. Concepción y José, porque simplemente las palabras que tengo no bastan para agradecer todo lo que han hecho por mí, gracias por su inconmensurable amor, su indispensable apoyo y su confianza en mí. Porque sólo ellos saben los sacrificios que hicieron para que mis hermanos y yo cumpliéramos nuestras metas.

A mi hermana Perla, por ser mi segunda madre. Por el gran apoyo desinteresado que desde que tengo memoria me ha dado, porque tus regaños y consejos me han hecho la persona que hoy soy.

A mis hermanos Rubí y Emmanuel por su amor y apoyo en las pruebas más difíciles que hasta ahora he tenido. Por sus palabras oportunas y por siempre creer en mí.

A mi princesa Grettel y a mi padre santo Neymar, por darme el amor más puro que he sentido, por darme la sacudida que necesitaba y cambiar mi visión del mundo.

De entre todos los hombres me siento el más afortunado por tenerlos.

Esta tesis también es de ustedes. ¡Los amo!

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar te agradezco a ti Dios mío por estar siempre a mi lado y por siempre recordarme que estás conmigo. Gracias por todas gracias que a lo largo de este proyecto he recibido y que yo inmerecidamente he recibido. Gracias porque antes de ser un profesionista quisiste que fuera siempre tu hijo, eso sin duda vale más que cualquier título sobre la tierra.

Gracias de todo corazón a mi director de tesis el Dr. Eduardo Mendoza Ramírez por brindarme la oportunidad de realizar tesis y así darme herramientas para mi desarrollo académico y profesional. Por su apoyo, por guiarme en todo este tiempo y por hacer esta experiencia única y divertida.

A mi co-asesora la M.C Ángela Andrea Camargo Sanabria por su gran apoyo en todo este tiempo, por las oportunidades que me brindó y por las grandes enseñanzas que me dejó .

A mis sinodales el Dr. Arnulfo Blanco y la Dra. Ivonne Herrerías por sus valioso tiempo y acertadas aportaciones a este trabajo.

Gracias a la Coordinación de la investigación científica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por el financiamiento otorgado.

Agradezco inmensamente la ayuda de mis compañeros y amigos a Oscar Godínez, Anel dueñas (Anelsin) y al Ing. Saúl González.

A mis grandes amigos del laboratorio y de la faculta, Iza (oe), Lakshmi, Indira, Fany (Fo), Liliana, Itzi, Rosita, Anita, Cayetano (Tanosho), Grace, Ofelia, Ma. de los Ángeles (Güera). Gracias por motivarme a seguir y por hacer mi vida tan divertida y amena. Los quiero.

A Diana Jazmín Martínez Rico por estar siempre para mí.

Todos reciban de mi un afectuoso abrazo.

CONTENIDO

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	3
2. ANTECEDENTES	6
2.1. Estudios de la interacción entre plantas y frugívoros tropicales mediante foto-trampeo	6
2.2. Importancia biológica en la Selva Lacandona	6
3. OBJETIVOS	8
3.1. Objetivo general	8
3.1.1. Objetivos particulares	8
4. HIPOTESIS	9
5. MATERIALES Y MÉTODOS	10
5.1. Área de estudio.	10
5.2. Tipos de vegetación	11
5.3. Fauna de mamíferos de la Selva Lacandona	11
5.4. Especie de árbol focal	11
5.5. Fototrampeo para el monitoreo de <i>L. platypus</i>	14
5.6. Organización de la base de datos de foto-trampeo	14
5.7. Frecuencia de registros, riqueza de especies e intensidad de la actividad	14
5.8. Patrones de actividad de las especies	16
5.9. Asociación entre las especies que utilizan <i>L. platypus</i>	16
6. RESULTADOS	17
6.1. Riqueza y composición de especies de la comunidad de mamíferos que visitan los árboles de <i>L. platypus</i>	17
6.1.1. Riqueza de especies de mamíferos registradas en <i>L. platypus</i>	19
6.1.2. Variación en el ensamble de especies de mamíferos presentes en los árboles de <i>L. platypus</i>	21
6.2. Características de la interacción entre mamíferos y árboles en fructificación de <i>L. platypus</i>	22
6.2.1. Intensidad de la interacción entre mamíferos y árboles en fructificación de <i>L. platypus</i>	22
6.2.2. Asociación entre especies	24
6.3. Contraste de patrones de actividad diaria de mamíferos frugívoros en árboles de <i>L. platypus</i>	25

6.3.1. Variación intra específica entre temporadas de muestreo.....	25
6.3.2. Traslape interespecífico de actividad temporal.....	25
6.3.2. Patrón general de actividad de los mamíferos frugívoros en <i>Licania platypus</i>	29
7. DISCUSIÓN.....	30
7.1. Diversidad y actividad de la fauna de mamíferos del sotobosque asociada a la fructificación de <i>L. platypus</i>	30
7.2. Patrones de actividad diaria y uso de frutos de <i>L. platypus</i>	32
7.3. Importancia de los frutos de <i>L. platypus</i> para especies amenazadas de mamíferos.....	33
8. CONCLUSIONES	34
9. BIBLIOGRAFÍA	35
10. APENDICE	41

RESUMEN

La explotación de frutos por mamíferos en la selva es una interacción biótica que puede afectar la estructura y dinámica de la vegetación y la dinámica de las poblaciones animales. Sin embargo, existe muy poca información sobre esta interacción cuando involucra a mamíferos frugívoros de talla mediana/grande y los frutos que se depositan al pie de los árboles madre. En particular se desconoce cómo este gremio de mamíferos reparte su actividad a lo largo del día. Analicé mediante el uso de foto trampas las especies del sotobosque que visitan los árboles en fructificación de *Licania platypus* en Montes Azules, Chiapas, en dos temporadas de muestreo (2013 y 2014). Al cabo de 188 días cámara-trampa, registré 12 especies de mamíferos, 9 de las cuales fueron frugívoras. *Nasua narica* (Frecuencia de registros/100 días cámara trampa (FC) promedio=29.6), *Tapirus bairdii* (FC promedio=19.8), *Cuniculus paca* (FC promedio=18.5) y *Pecari tajacu* (FC promedio=7.5) fueron las especies más frecuentes y que más hicieron uso del fruto en ambos años de muestreo. Existió una correlación positiva entre las frecuencias de captura de las especies en 2013 y la frecuencia respectiva en 2014 ($r=0.68$, $p<0.05$). La disimilitud del ensamble de mamíferos que visitaron los árboles de *L. platypus* fue relativamente alto en ambas temporadas (índice promedio de Bray-Curtis 2013: 0.59 y 2014: 0.61) y no se encontró evidencia de autocorrelación espacial en el 2014 ($r=0.016$, $p=0.38$). Se encontraron en general asociaciones positivas entre las especies que visitaban los árboles de *L. platypus* a excepción de caso de *P. tajacu* que muestra una asociación negativa con la mayoría de los mamíferos registrados. Las especies *N. narica* y *P. tajacu* fueron las que presentaron la mayor y menor variación en sus patrones de actividad diaria, respectivamente ($\Delta_1=0.45$ y $\Delta_1=0.74$). Existió en general una segregación temporal entre las especies más comunes que hicieron uso del fruto, con la excepción del par *T. bairdii*-*C. paca* ($\Delta=0.6$). Este estudio permitió generar información novedosa y detallada sobre la ecología de los mamíferos frugívoros terrestres en una selva húmeda tropical que puede tener aplicaciones para las estrategias de manejo y conservación de mamífero silvestres y árboles tropicales.

Palabras Claves: Actividad, Mamíferos, Fructificación, Frugivoría, Asociación.

ABSTRACT

Consumption of fruits by forest mammal is a particularly relevant biotic interaction due to its potential impacts on vegetation structure and dynamics of animal populations. In spite of this, there is scant data on this type of interaction when it involves medium and large-sized mammals and fruits deposited on the forest floor. In specific, little is known on partition of daily activity among frugivore mammals. Using camera-trapping data I analyzed mammal visitation to fruits of *Licania platypus* deposited on the forest floor. Also, I analyzed the intensity of the interaction between mammals and *L. platypus* and its variation in Montes Azules, Chiapas during two sampling seasons (yrs. 2013 and 2014). After 188 camera-trap days I recorded 12 mammal species, 9 of which corresponded to frugivores. Most commonly recorded species using *L. platypus* fruits were: *Nasua narica* (Frequency of records/ 100 camera trap-days (FC) average=29.6), *Tapirus bairdii* (FC average=19.8), *Cuniculus paca* (FC average=18.5) y *Pecari tajacu* (FC average=7.5). Dissimilarity among trees in the ensemble of mammals visiting different *L. platypus* trees was relatively high (Average Bray-Curtis index 2013: 0.59 and 2014: 0.61) and it did not exist evidence of spatial autocorrelation in 2014 ($r=0.016$, $p=0.38$). In general, there were mostly positive associations among mammalian in terms of their visitations to trees with the exception of *P. tajacu* which showed a negative association ($r \leq 0$). *N. narica* y *P. tajacu* were the species showing greatest and lowest variation in their daily activity patterns, respectively, between seasons ($\Delta_1=0.45$ and $\Delta_1=0.74$). On the other hand, with the exception of the pair *T. bairdii*-*C. paca* ($\Delta=0.6$), there was a clear temporal segregation between species consuming *L. platypus* fruits. This study generated detailed and novel data on the ecology of frugivore mammals active in the forest floor of the tropical rain forest with applications to management and conservation strategies for mammals and forest trees.

Key words: Activity, Mammals, Fructification, Frugivory, Association.

1. INTRODUCCIÓN

La herbivoría es una estrategia alimentaria común entre los mamíferos que incluye el consumo de follaje, frutos y semillas (Danell y Bergström, 2002). Se estima que al menos 50% de los más de 1000 géneros de mamíferos existentes en el mundo incluyen plantas en su dieta (Danell y Bergström, 2002). Por lo tanto, existe una alta variedad de interacciones entre mamíferos y plantas.

A través de su actividad los mamíferos herbívoros afectan las características de las poblaciones y comunidades de plantas e influyen sobre procesos ecosistémicos (Ramírez-Mejía y Mendoza 2010). Los mamíferos herbívoros afectan directamente la abundancia y desempeño de las plantas al consumir su follaje, frutos y semillas. La interacción puede resultar negativa para las plantas cuando los animales comen sus tallos o sus hojas (folivoría) o destruyen sus semillas al momento de alimentarse de los frutos (frugivoría o granivoría) (Ramírez-Mejía y Mendoza 2010). Por ejemplo, Silman *et al.* (2003) evaluaron el impacto que las variaciones del tamaño poblacional del jabalí de labios blancos (*Tayassu pecari*), en la reserva Cocha Cashu, en el sureste de Perú, tenían sobre la densidad de plántulas de la palma *Astrocaryum murumuru*, una especie cuyos frutos son un elemento muy importante en la dieta de *T. pecari*. Estos autores encontraron que durante la ausencia de los pecaríes la densidad de las plántulas de *A. murumuru* fue 1.7 veces mayor a la densidad registrada previo a su desaparición. Asimismo, descubrieron que después del regreso de los pecaríes al sitio de estudio la densidad de las plántulas bajó a un nivel muy similar 21 años antes, cuando los pecaríes estaban originalmente presentes.

Por otra parte, se estima que en las selvas del continente americano entre el 51% y 98% de las especies de árboles dependen de los vertebrados, principalmente de los mamíferos para dispersar sus semillas (Stoner *et al.* 2007). En este sentido, existe evidencia que muestra que los mamíferos del sotobosque de talla mediana y grande tienen un papel crítico en el proceso de dispersión secundaria de semillas. Tal es el caso del agutí (*Dasyprocta* spp.) que recolecta semillas y frutos en periodos de abundancia y los entierra superficialmente para contar con una reserva en los periodos de escasez (Forget *et al.* 2002, Hallwachs 1986, Smythe 1989, Jansen *et al.* 2002). Algunas de estas semillas

no son recuperadas por lo que logran germinar y convertirse en plántulas al evitar el ataque de otros depredadores y patógenos (Jansen *et al.* 2002).

El impacto que los mamíferos herbívoros tienen sobre las poblaciones de plantas de la selva puede escalar hasta reflejarse en las características de las comunidades vegetales. Por ejemplo, en un estudio realizado por Camargo-Sanabria *et al.* (2015) en la Selva Lacandona, en el estado de Chiapas, se determinó que al cabo de cinco años la exclusión experimental de mamíferos terrestres (a través del uso de cercas) produjo un incremento en la densidad de plántulas y un decremento en la diversidad de especies de la comunidad.

A los efectos directos que la actividad de los mamíferos tiene sobre la vegetación se agrega una amplia variedad de efectos indirectos que impactan en el funcionamiento del ecosistema (Ripple *et al.* 2015). Entre estos se incluyen reciclaje de nutrientes a través de la producción de excretas y orina y en general el incremento en la heterogeneidad del hábitat que puede producir condiciones propicias para el establecimiento de distintas especies de plantas (Ripple *et al.* 2015).

De los 560 géneros de mamíferos clasificados como herbívoros, un tercio incluyen frutos como su fuente primaria de alimento (frugívoros) o como una fuente secundaria (omnívoros) (Eisenberg 1981). La pulpa de la fruta es la recompensa que ofrecen las plantas a los frugívoros por su servicio de dispersión y es un elemento de gran valor energético para los animales. Comparado con otras estructuras vegetales, la pulpa de la fruta se caracteriza por poseer un alto contenido de agua y carbohidratos y una baja cantidad de proteínas y lípidos (Herrera 2002). La pulpa de la fruta generalmente contiene también vitaminas, carotenoides, aminoácidos y minerales que pueden desempeñar un papel importante en la ecología nutricional de los frugívoros (Izhaki 1998; Jordano 1988). La relevancia de la interacción fruto-frugívoro en términos de la ecología de bosques hace que su estudio sea muy relevante desde el punto de vista del conocimiento básico y del desarrollo de estrategias para la conservación del bosque y de las especies que lo habitan (Corlett 1998; Silva y Tabarelli 2000).

En las últimas décadas los cambios ambientales a nivel global como la deforestación, la fragmentación del hábitat y la cacería han puesto en riesgo de extinción a una buena parte de los mamíferos tropicales de talla mediana y grande (Dirzo y Mendoza, 2001). En particular se sabe que uno de los grupos de mamíferos especialmente amenazados son los mamíferos herbívoros de talla grande (Ripple *et al.* 2015). A esta pérdida de la fauna de sus hábitats naturales se le ha denominado defaunación (Dirzo 2001). Dado el importante papel funcional que los mamíferos herbívoros desempeñan en los bosques tropicales y la fuerte amenaza a la que están sujetos resulta crítico avanzar en el conocimiento de aspectos básicos de su ecología. Existe a la fecha un número bajo de estudios que describen con detalle la ecología de la interacción entre los frutos que se depositan en el piso de la selva y los mamíferos que los consumen. Esto se debe en gran medida a la dificultad de documentar la actividad de los mamíferos caracterizados por sus hábitos nocturnos (algunas especies) o su comportamiento evasivo. En este sentido el surgimiento reciente de las cámaras trampa ha abierto nuevas posibilidades para el estudio de la interacción entre mamíferos y plantas dada su efectividad para documentar la actividad de la fauna silvestre. El presente estudio analiza la composición y actividad de la comunidad de mamíferos del sotobosque asociada a la fructificación de árboles de la especie *Licania platypus* en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas.

2. ANTECEDENTES

2.1. Estudios de la interacción entre plantas y frugívoros tropicales mediante foto-trampeo

El número de estudios que utilizan el foto-trampeo para estudiar aspectos de la ecología de mamíferos tropicales se ha incrementado notablemente en la última década. Sin embargo, en términos relativos los que abordan aspectos relacionados con la interacción entre mamíferos herbívoros y frutos en el sotobosque de la selva son aún escasos. A continuación, presento algunos de los estudios más representativos dentro de este tema. Prasad *et al.* (2010), utilizaron cámaras trampa para identificar los mamíferos que podrían estar actuando como dispersores de las semillas de *Phyllanthus emblica* en un bosque seco de Mudumalai, India. Los autores encontraron que seis especies de mamíferos terrestres consumían los frutos de *P. emblica* en el piso del bosque y que siete mamíferos terrestres y una especie de ave visitaban los árboles pero no consumían sus frutos. Los rumiantes *Moschiola indica* y *Axis axis* fueron los frugívoros más frecuentes y los responsables de la remoción de más del 95% de los frutos. Por otra parte, Kitamura *et al.* (2006) investigaron la dispersión de semillas del árbol *Canarium euphyllum*, en una selva húmeda del parque nacional de Khao Yai en Tailandia, a través de la observación directa del consumo de frutos en las copas de los árboles y el uso de cámaras trampa que registraban el consumo de frutos al pie de los árboles. Sus resultados mostraron que los frutos de *C. euphyllum* eran removidos del suelo por siete especies de mamíferos. Este grupo de especies incluía algunas con una baja tolerancia al impacto producido por los humanos, aportando evidencia, por lo tanto, de que esta interacción era susceptible de ser alterada por la perturbación. Si bien estos ejemplos muestran la relevancia de la interacción entre mamíferos y frutos del piso de la selva, los estudios son aún escasos y sesgados geográficamente ya que se han realizado preferentemente en el paleotrópico.

2.2. Importancia biológica en la Selva Lacandona

La Selva Lacandona, ubicada al este de Chiapas, es una de las regiones con mayor biodiversidad de México y constituye una de las zonas prioritarias para conservación (INE 2000). La Selva Lacandona se caracteriza por su alta diversidad de especies, ya que

mantiene 25% de la biodiversidad total de México, en un área menor al 1% de la superficie del país (Medellín 1996). Se estima que ahí existen aproximadamente 4,314 especies de plantas vasculares lo que representa 19% de la diversidad de México (Martínez et al. 1994); 340 especies de aves (migratorias y residentes; 30% de las especies mexicanas; González-García 1993) y 800 especies de mariposas diurnas (36% del total para el país; De la Maza y De la Maza 1991). Esta selva húmeda originalmente tenía una extensión de aproximadamente 1,300,000 ha (Calleros y Brauer 1983), pero para 1982 sólo quedaban 584,178 ha, es decir, sólo el 45% de la superficie original.

En la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA), que alberga el mayor remanente de selva húmeda que existe en la lacandona, están representados todos los órdenes de mamíferos terrestres y 27 de las 33 familias que se reportan para México. Se reportan para esta región un total de 112 especies de mamíferos, de los cuales 17 son endémicas. Dado que la Selva Lacandona tan sólo representa el 0.16% de la superficie del país, tal nivel de riqueza biológica es notable (Medellín 1994). La diversidad y el grado de conservación de la fauna de mamíferos presente en la REBIMA la hacen un lugar ideal para estudiar la ecología de las interacciones planta-mamífero.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

- Analizar las características (composición, riqueza de especies, y patrones de actividad diaria) de la comunidad de mamíferos del sotobosque asociados a la fructificación de árboles de *Licania platypus*.

3.1.1. Objetivos particulares

- Identificar mediante el uso de foto trampas las especies de mamíferos del sotobosque que visitan los árboles en fructificación de *Licania platypus*.
- Analizar la riqueza de especies, y composición de la comunidad de mamíferos asociada a los árboles en fructificación de *Licania platypus*.
- Analizar características de la interacción entre mamíferos y árboles en fructificación de *Licania platypus* (frecuencia de registros, duración de visitas, evidencia de manipulación de los frutos, etc.)
- Contrastar los patrones de actividad diaria de las especies que presenten mayor número de registros y hacen uso de los frutos de *L. platypus*.

4. HIPOTESIS

- Dada la alta cantidad de frutos que se depositan debajo de los árboles en fructificación de *Licania platypus* y su alto valor nutrimental, se espera que una alta proporción de las especies de mamíferos herbívoros activos en el sotobosque los utilicen.
- Se espera que las principales especies de mamíferos que usan los frutos de *Licania platypus* lo hagan de manera diferencial (i.e., que se concentren en distintas horas del día) para evitar posibles interacciones negativas.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Área de estudio.

El área de estudio se encuentra en el extremo sur de la REBIMA, cerca de la estación biológica de Chajul en el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas. La REBIMA tiene una extensión de 331,200 ha abarcando parte de los municipios de Las Margaritas, Altamirano, Ocosingo, Palenque, Maravillas, Tenejapa, Marqués de Comillas y Zamora Pico de Oro. Las coordenadas extremas de la reserva son: 16°05'00" - 17°15'00" de latitud Norte y 90°25'05" - 91°30'10" de longitud Oeste.

La variación altitudinal en la REBIMA va de los 200 m s.n.m. en el río Lacantún, hasta los 1,500 m s.n.m. en la región norte de la reserva en la meseta del Ocotul. La REBIMA limita al oriente con el río Usumacinta, al occidente con el nacimiento de ríos afluentes del río Lacantún y al norte con las lagunas de Naha y Metzaboc (INE 2000).

Las condiciones climáticas de la región están fuertemente determinadas por los vientos alisios, que dominan el área de junio a noviembre, y por los contralisios y las masas de aire polar que ejercen su dominio durante los meses de diciembre a mayo. Los vientos alisios provocan ondas tropicales del Este, depresiones, tormentas tropicales y huracanes que llegan desde el Sur y el Sureste, a través del Mar Caribe, Golfo de México y muy excepcionalmente del Océano Pacífico, aportando el 80% del agua que se precipita en el área. El efecto de los vientos contralisios y sus anticiclones es variable, puede ser cálido y excesivamente seco (surada), frío, seco o moderadamente húmedo (nortes, los cuales aportan de 10-15 % de la lluvia del área). Estos fenómenos suelen alternarse entre los meses de diciembre y abril. El clima de la región es cálido húmedo Am (W'), según Köppen modificado por García y Lugo (1992). La temperatura a nivel regional presenta dos máximas (entre 32 y 36°C) en el año, la primera durante el mes de mayo y la segunda en agosto, en plena época de lluvias, la temperatura mínima varía entre 12 y 14°C. La oscilación anual de las temperaturas medias mensuales es baja, en algunos lugares es isotermal (menor de 5°C) y en otras es de baja oscilación (5 a 7°C). La precipitación media anual para toda la región es de 2,226 mm.

5.2. Tipos de vegetación

Martínez *et al.* (1994), registraron en la Selva Lacandona un total de 3,400 especies de plantas vasculares distribuidas en 61 familias y estimaron un total aproximado de 4300 especies para la región. Para la zona de Chajul se reportan 392 especies leñosas, las cuales se distribuyen en 76 familias que incluyen 194 especies arbóreas, 126 arbustos y 72 lianas. De estas plantas al menos 23 se encuentran bajo riesgo de amenaza, en peligro de extinción o son endémicas.

La mayor parte de la vegetación original de la REBIMA corresponde a selvas alta y mediana perennifolia. Sin embargo, también se encuentran otros tipos de vegetación como el palmar, la vegetación riparia y los jimbales (Rzedowsky 1978) acorde a las características físicas (suelos, climas, fisiografía e hidrología).

5.3. Fauna de mamíferos de la Selva Lacandona

La mastofauna de la Selva Lacandona es una de las más ricas de México. De acuerdo a Medellín (1994) la fauna de mamíferos de la REBIMA incluye 112 especies, de las cuales es posible encontrar una gran proporción en la zona sur donde se encuentra la Estación Biológica de Chajul. Dentro de los mamíferos no voladores, la mayor riqueza de especies se encuentra en los terrestres (25), seguida por los principalmente arborícolas (12) y los trepadores (11). El 66% de los mamíferos de la reserva pesan menos de 100 g, mientras que sólo ocho especies pesan más de 10 kg. Cerca del 50% de especies en la Lacandona interactúan directamente con las plantas pues pertenecen a los gremios de los herbívoros, granívoros, frugívoros y/o polinizadores. La fauna de mamíferos de la Lacandona incluye siete especies endémicas a Centroamérica y nueve especies cuyas poblaciones sólo están presentes en esta región, así como poblaciones viables de especies amenazadas de jaguar, pecaquí de labios blancos y tapir (Medellín 1994).

5.4. Especie de árbol focal

La especie *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch se conoce comúnmente como Mesonzapote, Sonzapote o Cabeza de mico; es un árbol que puede alcanzar los 30 m de altura y un diámetro a la altura del pecho de hasta 1 m. *L. platypus* crece de manera natural en los bosques tropicales del sur de México hasta Panamá, sobre ambas costas, encontrándose

también en el norte de Colombia. Esta especie fue introducida a Filipinas (ca. 1900), Hawaii (ca. 1925) y el sur de Florida, aunque en este último sitio muy pocos árboles lograron sobrevivir (Morton 1987). En México, *L. platypus* se distribuye en la vertiente del Golfo, desde el centro de Veracruz y noreste de Puebla hasta el norte de Chiapas, la Selva Lacandona y la región de los Chimalapas (Fig. 1). En la vertiente del Pacífico se distribuye en Jalisco, Michoacán, Guerrero hasta Chiapas. Se estima que la abundancia de *L. platypus* en nuestro sitio de estudio es de 14.7 individuos/ha (M. Martínez-Ramos, datos no publicados). Por otra parte, es uno de los árboles más altos de las selvas altas, medianas perennifolias y subperennifolias que se encuentran entre los 300 y 600 m s.n.m. Florece de julio a septiembre, sus frutos maduran de agosto a diciembre y la caída de estos es de junio a agosto (Pennington y Sarukhán 2005, M. Martínez-Ramos, datos no publicados). Los frutos son drupas monospermas obovoides o irregulares de aproximadamente 14 x 16 cm de superficie moreno amarillenta con mesocarpio carnoso ligeramente fibroso, amarillo, de olor y sabor dulces (Fig. 2). El contenido de humedad en los frutos es de 65% y la concentración de macronutrientes medidos en materia seca es la siguiente: proteínas = 25.8%, lípidos = 0.75%, carbohidratos no estructurales = 56.5%, minerales = 3.3% y fibra = 13.4% (A. A. Camargo-Sanabria, datos no publicados). Se ha propuesto que en su hábitat natural los frutos de *L. platypus* que caen al suelo pueden representar un “festín” para tapires y pecaríes por su contenido de agua y nutrimentos (Morton 1987)

En las comunidades humanas de América Central los frutos no son muy valorados, pero se venden en los mercados nativos. En Colombia *L. platypus* está considerada en peligro de extinción debido principalmente a la destrucción de su hábitat (Calderón et al 2002).



Figura. 1. Mapa de distribución de *Licania platypus* en México (Pennington y Sarukhán2005).



Figura 2. Frutos de *Licania platypus*.

5.5. Fototrampeo para el monitoreo de *L. platypus*

Para registrar las especies de mamíferos asociadas a los árboles en fructificación de *Licania platypus* y sus patrones de actividad se colocaron cámaras trampa (Ltl Acorn y Bushnell Trophy Cam) enfrente de árboles reproductivos de esta especie. Las cámaras trampa se colocaron en el tronco de árboles en frente del árbol focal a una altura entre 0.5 m y 1.5 m apuntando hacia el lugar con mayor concentración de frutos de *L. platypus* en el suelo. Las cámaras se programaron para tomar tres fotografías por evento detectado dejando un intervalo de 1s entre cada foto. Las cámaras estuvieron funcionando de manera continua y se revisaron cada tercer día para bajar las fotos y verificar el nivel de las baterías. De las imágenes obtenidas se clasificaron como frugívoros a las especies que en las secuencias fotográficas hacían uso de los frutos y como visitantes a las especies que sólo pasaban y no interactuaban con estos.

Se realizaron dos salidas de campo, en las estaciones lluviosas del 2013 y 2014. La primer salida abarco la segunda mitad del mes de julio y todo el mes de agosto en donde se monitorearon tres individuos de esta especie en tanto que en la segunda comprendió la segunda mitad de mayo, julio y agosto en donde se monitorearon cinco árboles. El periodo de monitoreo en cada árbol dependió de la disponibilidad de frutos de cada individuo focal (21 días en promedio). Los árboles focales muestreados tenían una separación promedio de 1226.8 m.

5.6. Organización de la base de datos de foto-trampeo

Para organizar los registros fotográficos por especie, árbol, fecha y hora de registro, se creó una base de datos con el software gratuito *Camera-Base 1.6* (Tobler 20014). La nomenclatura taxonómica de las especies de mamíferos registradas se basó en Wilson y Reeder (2008).

5.7. Frecuencia de registros, riqueza de especies e intensidad de la actividad

Se calculó el siguiente índice (Frecuencia de captura, FC) propuesta por Hon y Shibata (2013) para las especies de mamíferos registrados en cada año.

$$FC = \frac{\text{No. de registros independientes de la especie } j \times 100}{\text{Esfuerzo de muestreo}}$$

Los registros fotográficos de una misma especie se consideraron independientes cuando fueron obtenidos en distintos árboles o cuando estuvieron separados por más de 1 hora (Medellín *et al.* 2006; Monroy-Vilchis *et al.* 2011). Por otra parte, el esfuerzo de muestreo fue definido como la sumatoria del total de días que las cámaras-trampa estuvieron activas en cada año. Para determinar el nivel de asociación de estas frecuencias entre años se realizó un análisis de correlación (coeficiente de Spearman).

Se realizaron curvas de rarefacción para comparar la acumulación de especies de mamíferos registrados por temporada utilizando el programa EstimateS v9.1.0 (Colwell 2013). Se elaboró una curva para todos los gremios alimentarios y otra distinguiendo entre mamíferos frugívoros. Las curvas de rarefacción del año 2013 se extrapolaron a los días muestreados en el 2014. Además, se calculó el estimador de riqueza de especies no paramétrico Jackknife 2 que se ha utilizado con este fin en estudios previos dirigidos a analizar comunidades de mamíferos (Tobler *et al.* 2008).

Se calculó el índice de disimilitud de Bray-Curtis que se ha utilizado con este fin en estudios previos (De Caseres *et al.* 2013) para comparar la composición de especies del ensamble de mamíferos asociado a cada árbol de *L. platypus* en ambas temporadas usando el programa R (R CoreTeam 2014). Asimismo se realizó una prueba de autocorrelación espacial de Mantel en el año 2014 (año con más árboles monitoreados) con el paquete ade4 (Dray y Dufour 2007) del programa R (R CoreTeam) para analizar si existía una relación entre la distancia física de los árboles y la composición de los ensambles que los visitaron.

Finalmente, se calculó la proporción de días del total monitoreado que cada especie de mamífero estuvo presente en los árboles de *L. platypus* para cada temporada de muestreo y la duración promedio de las visitas de cada especie de mamífero a los árboles como una medida indirecta de la intensidad de uso del fruto. La duración de la visita se obtuvo restando la hora final a la hora inicial de cada evento.

5.8. Patrones de actividad de las especies

Se utilizó la biblioteca Overlap (Meredith y Ridout 2014) del programa R (R CoreTeam 2014) para generar las distribuciones de probabilidad que describen los patrones de actividad de las especies registradas con $n \geq 15$ eventos. Con esta misma biblioteca se calculó el coeficiente de traslape en los patrones de actividad entre pares de especies. Este coeficiente toma valores de 0 a 1, en donde 0 representa una completa segregación y 1 representa un traslape total en la actividad diaria.

5.9. Asociación entre las especies que utilizan *L. platypus*

Se utilizó el paquete spaa (Zhang 2013) del programa R (R CoreTeam) para analizar las asociaciones entre los mamíferos con mayor frecuencia de captura ($n \leq 15$ eventos). Con este procedimiento se obtiene un coeficiente de correlación que toma valores de -1 a +1 a el cual si obtiene valores menores a cero simboliza una asociación negativa y si es mayor a cero se interpreta como una asociación positiva entre las especies y los individuos de *L. platypus* que visitan.

6. RESULTADOS

6.1. Riqueza y composición de especies de la comunidad de mamíferos que visitan los árboles de *L. platypus*

A lo largo de las dos temporadas de foto-trampeo se registraron 14 especies de vertebrados, 12 mamíferos y 2 aves. Los mamíferos registrados incluyeron 12 géneros pertenecientes a 9 familias (Fig. A1). El 33% ($n=4$) de las especies de mamíferos registradas se encuentran en alguna categoría de riesgo de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010) y el 17% ($n=2$) dentro de alguna categoría de riesgo en la Lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2014) (Tabla1). *Tapirus bairdii*, *Cuniculus paca*, *Nasua narica* y *Pecari tajacu* fueron las especies más comunes en las dos temporadas de estudio.

Durante la primera temporada (2013), se completó un esfuerzo de muestreo de 84 días/trampa y se obtuvieron 530 registros fotográficos (82 eventos) que incluyeron 9 especies de mamíferos. *Nasua narica* presentó la frecuencia de captura más alta con 38.1 eventos/100 días cámara-trampa seguido por *Tapirus bairdii* con 21.43 eventos/100 días cámara-trampa mientras que la especie menos frecuente fue la especie visitante *Panthera onca* con una frecuencia de captura de 1.19 eventos/100 días cámara-trampa.

En la segunda temporada de muestreo se acumuló un esfuerzo de muestreo de 104 días cámara-trampa y se obtuvieron un total de 781 registros correspondientes a 10 especies de mamíferos, agrupados en 94 eventos. En esta temporada nuevamente *Nasua narica* fue la especie más frecuente con 21.5 eventos/100 días cámara-trampa, seguido de *Cuniculus paca* con 20.19 eventos/100 días cámara-trampa. En contraste, las especies menos frecuentes fueron *Philander opossum* y la especie visitante *Leopardus pardalis* y con una frecuencia de captura de 0.96 eventos/100 días cámara-trampa cada uno (Tabla. 1). Existió una relación positiva y significativa entre la frecuencia de captura de las especies observada en 2013 y la frecuencia respectiva observada en 2014 ($r=0.68$, $p<0.05$) (Fig. 3).

Tabla 1. Especies de mamíferos registradas con cámaras trampa visitando árboles de *Licania platypus* en la Reserva de la Biosfera Montes Azules durante las temporadas de fructificación de 2013 y 2014. Tipo: Especie que interactuó con los frutos.

Familia	Especie	Nombre común	Peso (kg) ¹	Gremio ²	IUCN ³	NOM-059	2013	2014	Tipo
Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	Tapir centroamericano	294	H	EN	P	X	X	SI
Felidae	<i>Panthera onca</i>	Jaguar	84	C	NT	P	X	-	NO
Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i>	Pecari de Collar	21	H	LC	-	X	X	SI
Cervidae	<i>Mazama temama</i>	Venado Temazate	17	H	DD	-	X	X	NO
Felidae	<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelote	12	C	LC	P	-	X	NO
Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i>	Tepezcuintle	8	H	LC	-	X	X	SI
Procyonidae	<i>Procyon lotor</i>	Mapache	6	O	LC	-	-	X	SI
Procyonidae	<i>Nasua narica</i>	Coati	5	O	LC	-	X	X	SI
Mustelidae	<i>Eira barbara</i>	Viejo de Monte	4	O	LC	P	X	X	SI
Dasyproctidae	<i>Dasyprocta punctata</i>	Guaqueque	2	H	LC	-	X	X	SI
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	Tlacuache común	1	O	LC	-	X	-	SI
Didelphidae	<i>Philander opossum</i>	Tlacuachin Cuatro Ojos	0.4	O	LC	-	-	X	SI

¹Peso según Jones *et al.* (2009).

²Gremios alimenticios: H= Herbívoro, C= Carnívoro, O= Omnívoro.

³ Categorías de amenaza según IUCN: LC= Least Concern (Preocupación menor), NT= Near Threatened (Casi Amenazado), EN= Endangered (En Peligro), DD= Data Deficient (Datos Insuficientes). NOM-059-2010: P= En Peligro de Extinción.

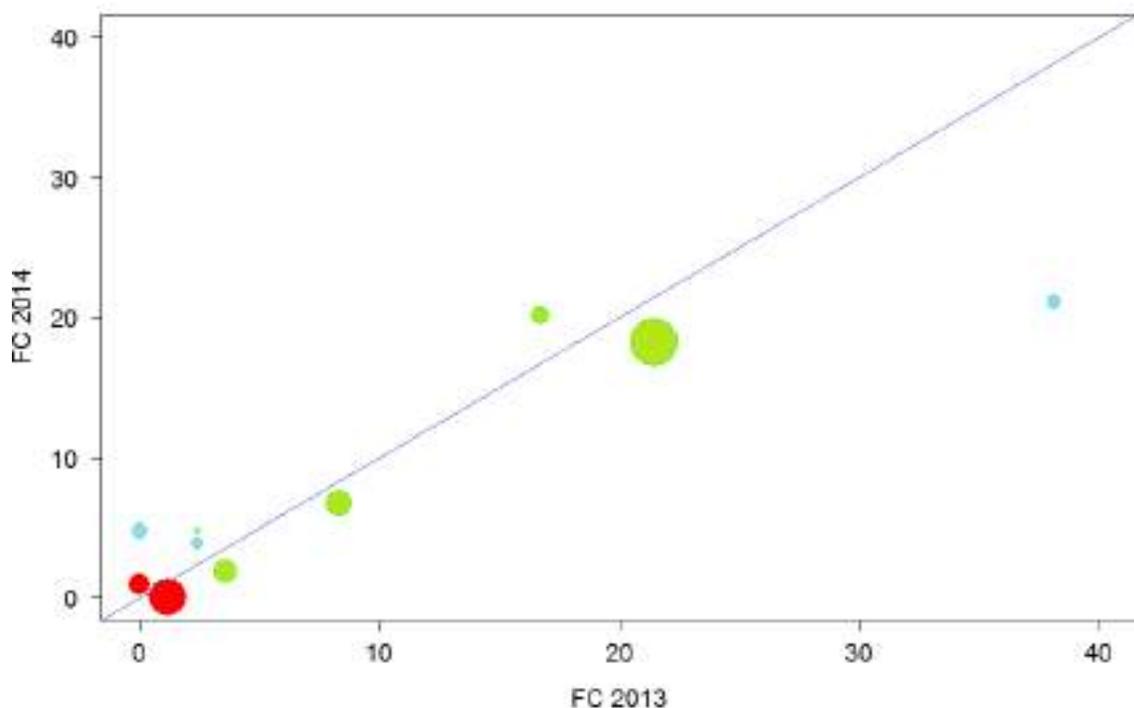


Figura 3. Relación entre las frecuencias de captura para cada especie de mamífero registrada en los árboles de *L. platypus* en las dos temporadas de muestreo (2013 y 2014). La línea diagonal con pendiente = 1 se incluye como referencia. Cada círculo representa una especie, el tamaño de este representa su masa y el color su gremio alimentario (Verde: Herbívoro, Azul: Omnívoro y Rojo: Carnívoro)

6.1.1. Riqueza de especies de mamíferos registradas en *L. platypus*

Las curvas de rarefacción mostraron que la riqueza de especies de mamíferos registrada en los árboles de *L. platypus* fue muy similar entre temporadas (2013 y 2014), tanto cuando se incluyeron todas las especies de mamíferos como cuando el análisis se restringió a los frugívoros (Figs.4 y 5). De acuerdo a Jack 2 se estima en 13 especies la riqueza potencial de mamíferos de talla mediana y grande. Por lo que en 2013 se logró registrar el 69.3% del total de los mamíferos de talla mediana y grande potencialmente presentes. Mientras que en el 2014 se registró el 76.98%. Cuando se consideró sólo el caso de los frugívoros Jack 2 estima 10 especies de las cuales se registró el 82% en 2013, mientras que en el 2014 se registró el 92.3%

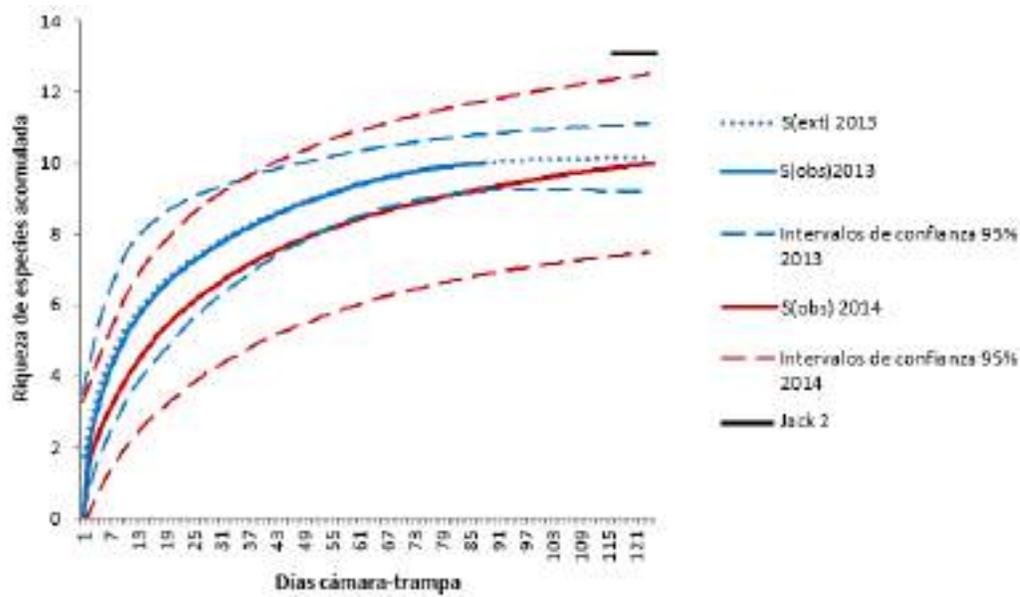


Figura 4. Curva de rarefacción de especies para los mamíferos de talla mediana y grande registrados en árboles de *L. platypus*. S (ext): Riqueza de especies extrapolada a los números de días muestreados en 2014

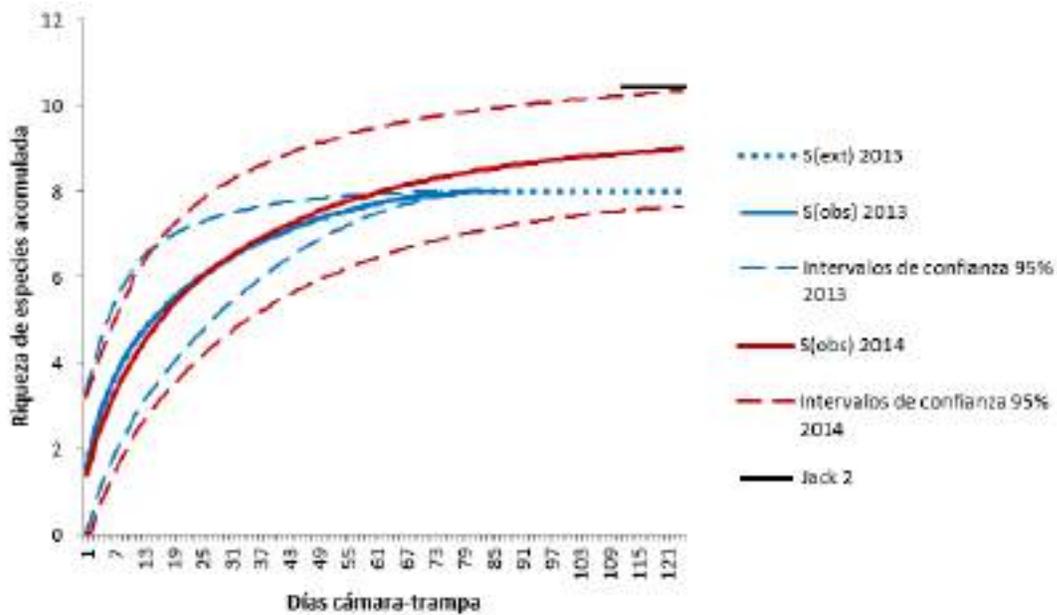


Figura 5. Curva de rarefacción de especies para los mamíferos frugívoros registrados en los árboles de *L. platypus*. S (ext): Riqueza de especies extrapolada a los números de días muestreados en 2014

6.1.2. Variación en el ensamble de especies de mamíferos presentes en los árboles de *L. platypus*

La disimilitud del ensamble de mamíferos que visitaron a los árboles de *L. platypus* fue mayor para el 2014 (Tablas 2 y 3). Por otra parte no se encontró evidencia de autocorrelación espacial en la composición del ensamble de mamíferos registrado en el 2014 ($r=0.016$, $p=0.38$).

Tabla 2. Índice de Bray-Curtis calculado para los árboles muestreados en 2013.

2013	Lip1	Lip2
Lip2	0.614	
Lip3	0.530	0.651

Tabla 3. Índice de Bray-Curtis calculado para los árboles muestreados en 2014.

2014	Lip1	Lip2	Lip3	Lip4
Lip2	0.671			
Lip3	0.734	0.837		
Lip4	0.433	0.724	0.737	
Lip5	0.499	0.466	0.547	0.455

6.2. Características de la interacción entre mamíferos y árboles en fructificación de *L. platypus*

6.2.1. Intensidad de la interacción entre mamíferos y árboles en fructificación de *L. platypus*

Nasua narica fue la especie más frecuente al estar presente el 25% de los días muestreados en el año 2013 y el 15.4% en el 2014. Por otra parte, *Tapirus bairdii* y *Cuniculus paca* fueron también frecuentes y tuvieron frecuencias muy similares en ambos años (*T. bairdii* 16.7% y 17.3% en 2013 y 2014, respectivamente; *C. paca* estuvo presente el 15.5% y 16.3%) de los días (Fig. 7).

Por otra parte, las especies que tuvieron en promedio visitas más largas en 2013 fueron *Pecari tajacu* (16.23 min), *T. bairdii* (12.70 min) y *C. paca* (10.43 min) (Fig. 6). En contraste *Eira barbara* y *Mazama temama* fueron las especies con las visitas más cortas con 0.02 minutos (sólo se presentó un registro fotográfico de estas especies). Durante la segunda temporada (2014) *Dasyprocta punctata* fue la especie con la visita promedio más larga (8.3 min), seguido de *Pecari tajacu* (7.4), *Tapirus bairdii* (6.06 min) y *Cuniculus paca* (4.03 min) mientras que *Leopardus pardalis* y *Philander oposum* tuvieron visitas de 0.02 minutos (un solo registro fotográfico) (Fig. 8).



Figura 6. A) *Tapirus bairdii* y B) *Nasua narica*, principales especies que hacen fruto de *L. platypus*.

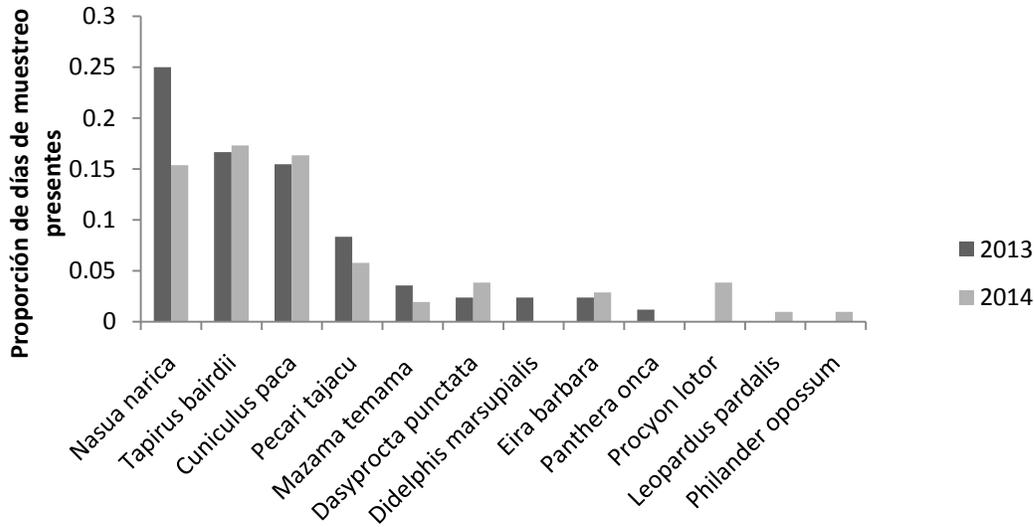


Figura 7. Proporción de días en que las especies de mamíferos fueron registradas en los árboles en fructificación de *Licania platypus* de 2013 y 2014.

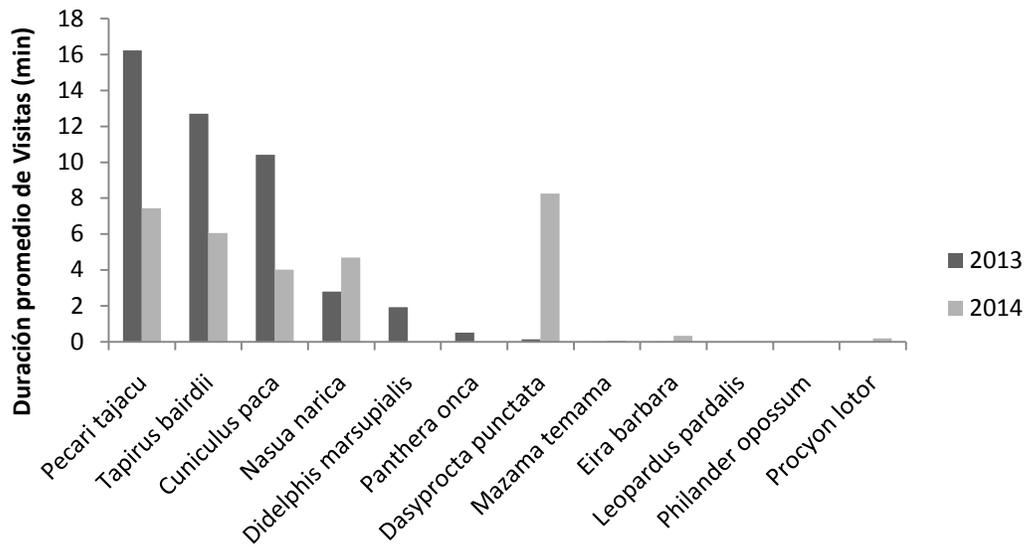


Figura 8. Duración promedio de las visitas del ensamblaje de mamíferos que visitó árboles de *Licania platypus* durante la temporada de fructificación de 2013 y 2014.

6.2.2. Asociación entre especies

El análisis de asociación entre especies de mamíferos muestra que predominan las asociaciones positivas ($r > 0$.) en ambas temporadas de muestreo (Fig. 9).

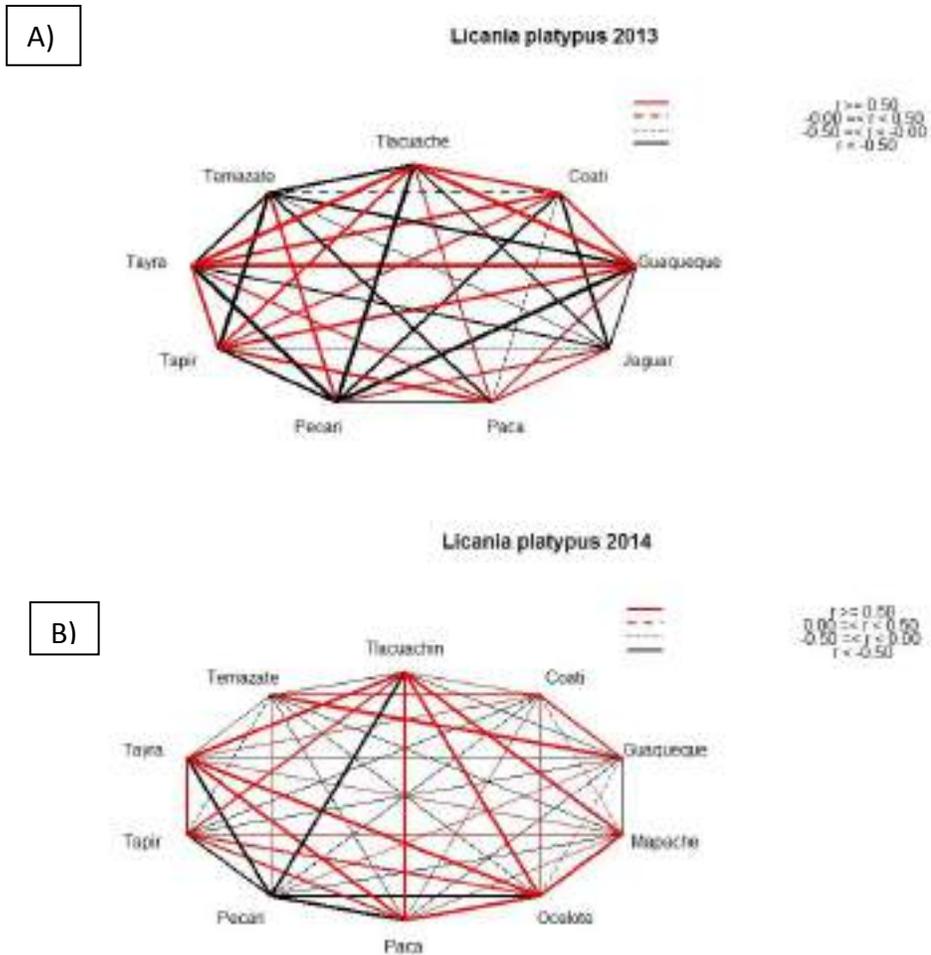


Figura 9. Asociaciones entre las especies de mamíferos registradas en *Licania platypus* A) 2013 y B) 2014. Las asociaciones positivas están representadas por líneas rojas y las negativas por líneas negras.

6.3. Contraste de patrones de actividad diaria de mamíferos frugívoros en árboles de *L. platypus*

6.3.1. Variación intra específica entre temporadas de muestreo

Las especies que tuvieron una mayor cantidad de registros para construir las curvas que describen sus patrones de actividad fueron: *Pecari tajacu*, *Cuniculus paca*, *Nasua narica* y *Tapirus bairdii*. *P. tajacu* presentó patrones de actividad claramente diurnos (entre 06:00 y las 18:00 h). En contraste *C. paca* y *T. bairdii* presentaron patrones de actividad exclusivamente nocturnos. *C. paca* tuvo su mayor pico de actividad entre las 0:00 y las 06:00 h, en tanto que *T. bairdii* fue activo en las primeras y últimas horas de la noche. *P. tajacu* y *C. paca* no tuvieron variaciones marcadas en sus patrones de actividad entre años ($\Delta_1 = 0.74$ y $\Delta_1 = 0.70$, respectivamente)(Fig. 10). *Nasua narica* y *T. bairdii* fueron las especies que presentaron un mayor contraste en sus patrones de actividad entre temporadas de muestreo ($\Delta_1 = 0.45$ para ambas especies). *N. narica* fue la única especie que presentó un marcado desfase de picos de actividad en las dos temporadas. Mientras que en 2013 el principal pico de actividad fue entre las 05:00 y 06:00h, en 2014 tuvo su pico de actividad entre las 16:00 y 18:00 h. *T. bairdii* tuvo un coeficiente de traslape bajo debido a que varió la intensidad de registros en cada temporada, en 2013 tuvo su principal pico de actividad entre las 18:00 y 00:00 h mientras que en 2014 su principal pico de actividad se centró alrededor de las 06:00 h (Fig. 10).

6.3.2. Traslape interespecífico de actividad temporal

Al comparar los patrones de actividad entre las especies más frecuentes se encontró que *T. bairdii*-*C. paca* fueron las especies que presentaron un mayor traslape en ambas temporadas de muestreo. En segundo lugar estuvieron *N. narica*-*P. tajacu*. En contraste *C. paca*-*P. tajacu* en 2013 y *N. narica*-*C. paca* en el 2014 fueron los pares de especies que mostraron un menor traslape (Figs. 11 y 12).

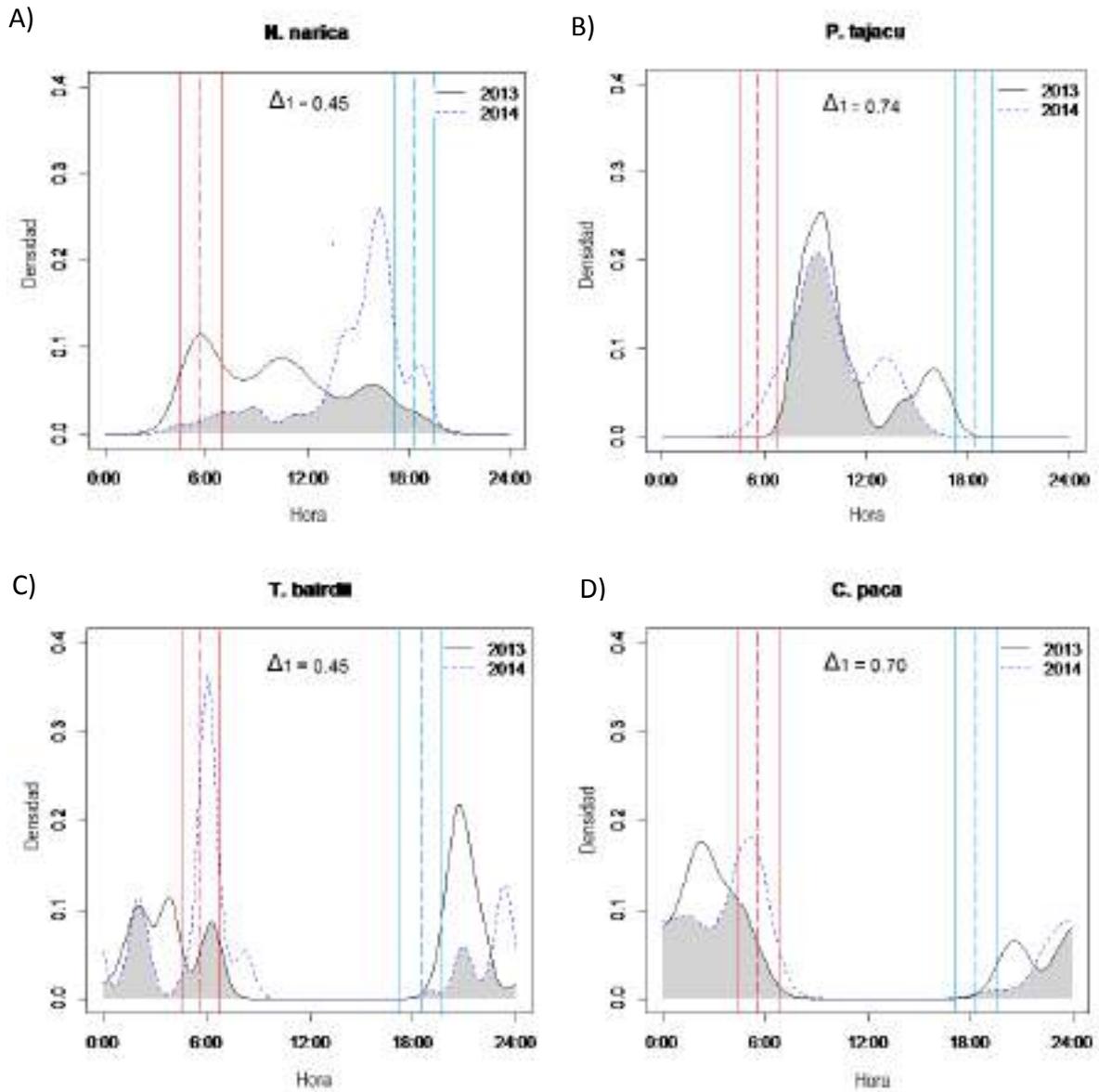


Figura 10. Patrones de actividad diaria en ambas temporadas de muestreo. La línea roja discontinua indica el amanecer y la línea azul discontinua el atardecer mientras que las líneas continuas de ambos colores (± 1 h) representan el crepúsculo. La letra delta (Δ) corresponde al coeficiente de traslape en la actividad.

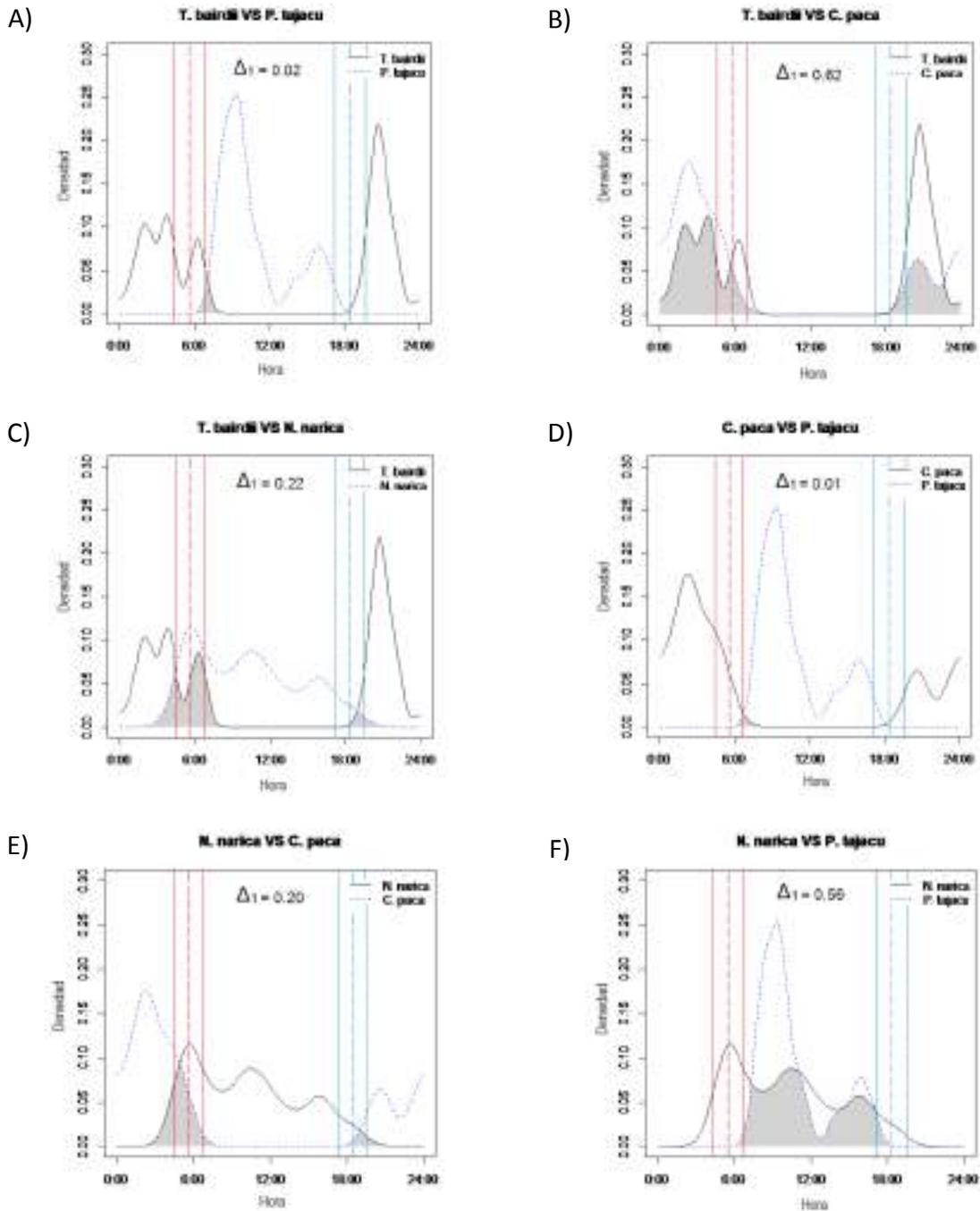


Figura 11. Traslape en la actividad temporal de las cuatro especies más frecuentes en el año 2013. La línea roja discontinua indica el amanecer y la línea azul discontinua el atardecer mientras que las líneas continuas de ambos colores (± 1 h) representan el crepúsculo. La letra delta (Δ) corresponde al coeficiente de traslape en la actividad.

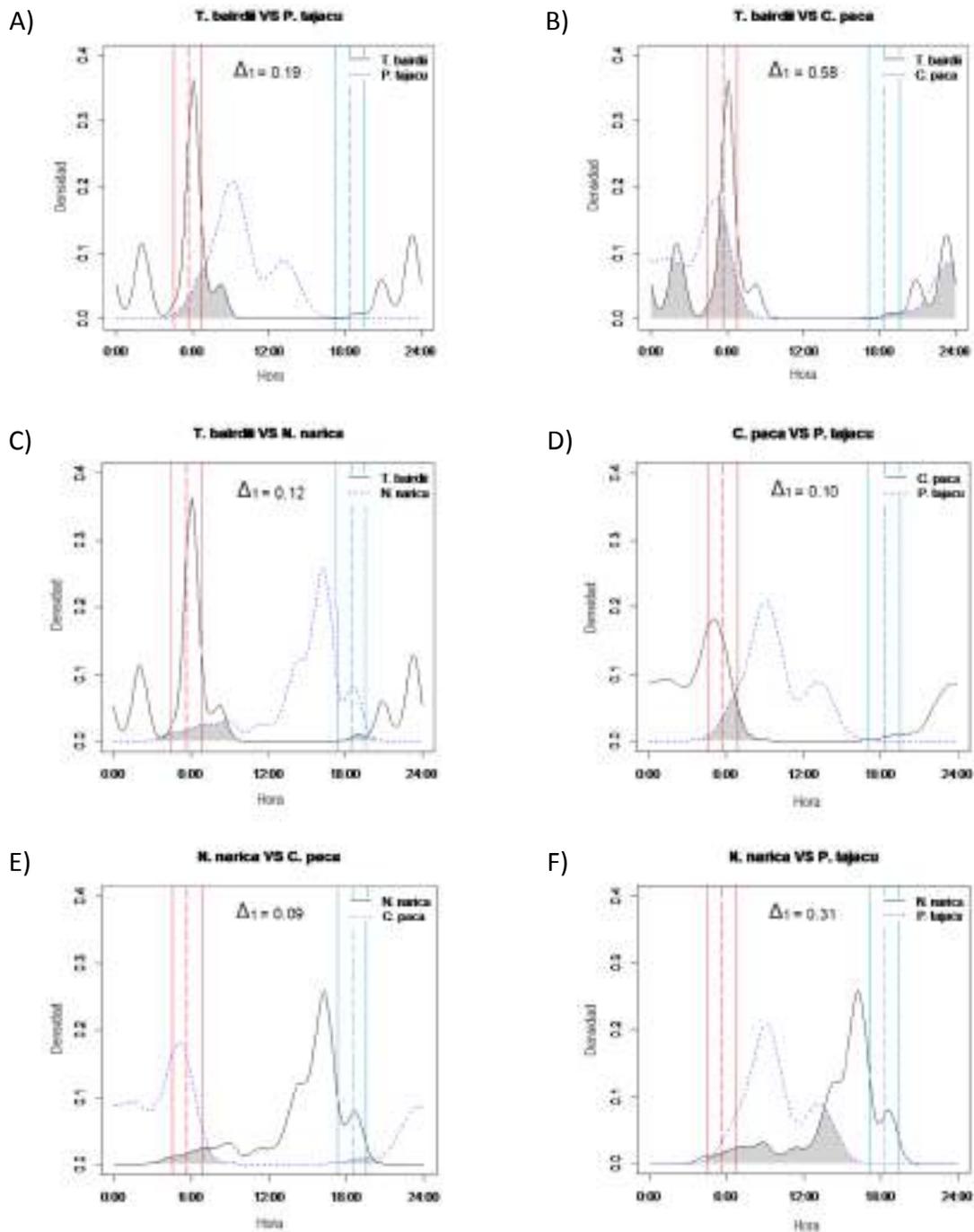


Figura 12. Traslapo en la actividad temporal de las cuatro especies más frecuentes en el año 2014. La línea roja discontinua indica el amanecer y la línea azul discontinua el atardecer mientras que las líneas continuas de ambos colores (± 1 h) representan el crepúsculo. La letra delta (Δ) corresponde al coeficiente de traslapo en la actividad.

6.3.2. Patrón general de actividad de los mamíferos frugívoros en *Licania platypus*

Al graficar los patrones de actividad de todas las especies que consumen los frutos de *Licania platypus*, se observa que en ambos años el mayor pico de actividad coincidió con la hora del amanecer presentándose también actividad importante en las primeras horas de la noche (Fig. 13).

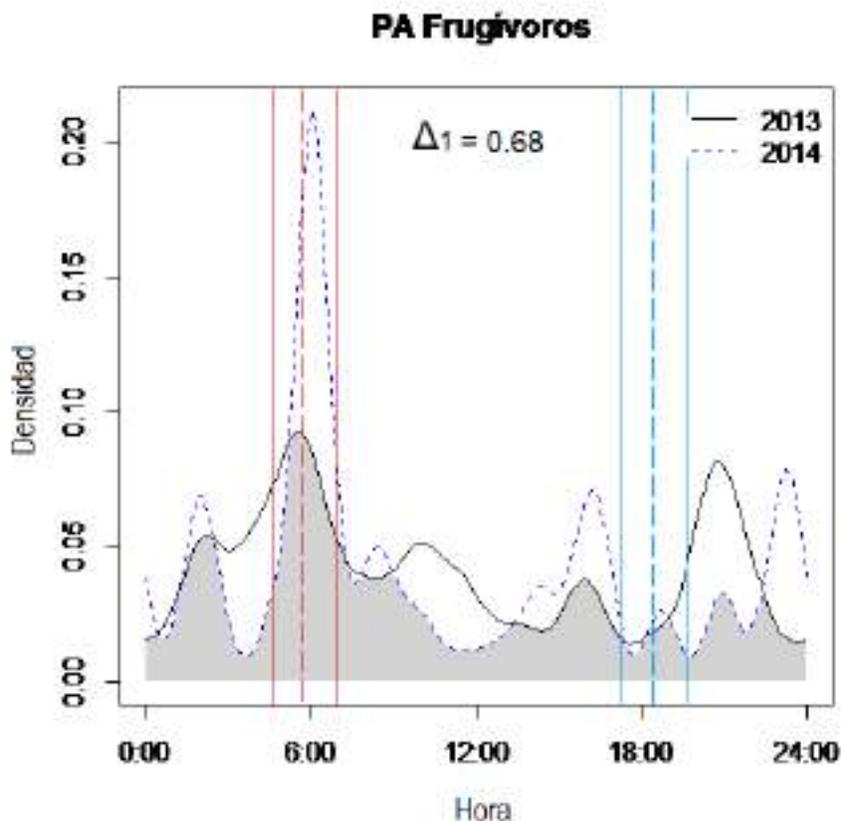


Figura 13. Patrones de actividad (PA) de todos los mamíferos frugívoros asociados a *Licania platypus* en 2013 y 2014. La línea roja discontinua indica el amanecer y la línea azul discontinua el atardecer mientras que las líneas continuas de ambos colores (± 1 h) representan el crepúsculo. La letra delta (Δ) corresponde al coeficiente de traslape en la actividad.

7. DISCUSIÓN

7.1. Diversidad y actividad de la fauna de mamíferos del sotobosque asociada a la fructificación de *L. platypus*

La técnica de foto-trampeo resultó ser una herramienta efectiva para registrar las especies de mamíferos activos en el sotobosque en el sitio de estudio. De las 25 especies de mamíferos que se saben que están en el sotobosque de la Selva Lacandona (Medellín 1994) y que pueden ser captadas por cámaras trampa este trabajo logró registrar 12 (48% del total). Aún más, cuando se toma en consideración sólo las especies frugívoras se registraron 10 (67%) del total de 15 especies activas en el sotobosque. Este resultado indica que *L. platypus* es una es una fuente de alimento que resulta atractiva para la fauna.

De las 12 especies de mamíferos registradas tres fueron sólo visitantes (*P. onca* y *L. pardalis*, *Mazama temama*), es decir no existió evidencia de que consumieran los frutos. Por otra parte cinco especies que aquí se catalogaron como frugívoras no estrictas fueron registradas haciendo uso de los frutos de *L. platypus* pero se sabe que tienen una dieta amplia como *N. narica*, *E. barbara*, *P. opossum*, *D. marsupialis* y *P. lotor* (Jones *et al.* 2009). Por lo tanto es muy probable que los frutos de *L. platypus* no representen un recurso primario en la dieta de esas especies pero que sean aprovechados de manera oportunista. Sólo cuatro especies de las registradas son principalmente frugívoras (*T. bairdii*, *C. paca*, *D. punctata* y *P. tajacu*). Estas especies presentaron las mayores frecuencias de captura seguidas de las frugívoras no estrictas en tanto que las especies visitantes tuvieron las frecuencias de capturas más bajas en ambos años de muestreo.

Nasua narica fue la especie con mayor frecuencia de captura en ambos años de foto-trampeo (38.1 eventos/100 días cámara trampa en 2013 y 21.5 eventos/100 días cámara trampa en 2014). Aunque esta especie es descrita como omnívora, se ha documentado que es una importante consumidora de frutos particularmente en la época de lluvias (Noguera *et al.* 2002, Altamirano-Álvarez *et al.* 2013). Por otra parte, *N. narica* evidenció una marcada variación en el porcentaje de días, del total de la duración del muestreo, que estuvo presente en ambas temporadas (Fig. 10). Esto puede deberse a que dentro de su

carácter oportunista (Altamirano-Álvarez *et al.* 2013) esta especie haya encontrado otro recurso de mayor preferencia durante el segundo año de muestreo.

El atractivo de los frutos de *L. platypus* para especies frugívoras como *T. bairdii*, *C. paca* y *P. tajacu* puede relacionarse con el hecho de que ofrece un recurso abundante por la densidad con que se presenta en la zona de estudio (14.7 ind./ha, M. Martínez-Ramos datos no publicados) su productividad y el contenido relativamente alto en proteínas y carbohidratos de su pulpa. Finalmente, cabe mencionar que se obtuvieron dos registros de felinos, uno de *Panthera onca* en 2013 y uno de *Leopardus pardalis* en 2014. Si bien es evidente que estas especies no usan los frutos de *L. platypus*, es posible que eventualmente sean atraídas por la presencia de presas potenciales (e.g., mamíferos herbívoros).

Por otra parte la semejanza en las curvas de acumulación de especies entre años refuerza la idea que *L. platypus* es una especie apreciada por la fauna ya que la riqueza de especies de mamíferos registrada fue consistente entre años. Entre las especies frugívoras *Pecari tajacu* fue la que estuvo presente un menor porcentaje de días. Pérez-Cortez y Reyna-Hurtado (2008), determinaron los componentes de la dieta de *P. tajacu* en la región de Calakmul, Campeche, encontrando que el 57.9% estaba constituida por frutos principalmente de *Brosimum alicastrum*. Esta especie también se encuentra en Montes Azules, por lo que es probable que *P. tajacu* combine el consumo de los frutos *B. alicastrum* con los de *L. platypus* y otras especies como *Pouteria sapota* (A.A. Camargo-Sanabria, datos no publicados)

En general los tiempos de visita a los árboles de *L. platypus* fueron mayores en el año 2013 que en el 2014. A pesar de no estar registrado en la literatura, los habitantes que viven cerca del sitio de estudio argumentan que la producción de frutos de *L. platypus* aumenta considerablemente cada dos años y que en el año 2014 fue el caso de una producción escasa. De esta manera, es probable que las visitas duraran más en el 2013 porque había mayor disponibilidad de frutos en el suelo.

7.2. Patrones de actividad diaria y uso de frutos de *L. platypus*

De las especies para las cuales se pudieron describir sus patrones de actividad a lo largo del día *N. narica* fue la única que presentó una marcada variación entre años ($\Delta_1 = 0.45$). Estas variaciones pueden estar asociadas a cambios en la disponibilidad de otros recursos que pudieran ser más atractivos o variaciones en la actividad de depredadores que se hayan registrado entre ambas temporadas (Godínez-Gómez 2014). También es importante mencionar que se trata de una especie oportunista que probablemente no contempla a este fruto como su recurso alimenticio primario. Por otra parte, *T. bairdii* presentó actividad nocturna y crepuscular en ambas temporadas de este estudio, coincidiendo con otros estudios que señalan que esta especie es más activa en las primeras y últimas horas de la noche (March y Naranjo 2005, Naranjo 2009, Lira-Torres y Briones-Salas 2012). Sin embargo, tuvo el coeficiente de traslape más bajo entre años ($\Delta_1=0.45$). Esto no se debe a que visitó el árbol en distintas horas ya que en ambas temporadas los picos de actividad fueron en horas similares, sino a la diferencia en la densidad de registros. En el 2013 (202 registros) tuvo actividad principalmente nocturna con el pico mayor alrededor de las 21:00 h. En el 2014 (465 registros) también presentó un pico de actividad a esta hora pero menor. En este año su mayor pico fue en el crepúsculo cerca de las 06:00 h, donde también hubo un pico de actividad en el año previo (Fig. 10).

Por otra parte, se encontró que en general, con la excepción del par *T. bairdii*-*C. paca*, parece existir una segregación temporal entre las especies frugívoras que hacen uso de los frutos de *L. platypus*. En el caso de especies como *P. tajacu* y *N. narica* pueden estarse evitando debido a la conducta territorial y gregaria de los pecaríes. En contraste, especies como *T. bairdii* y *C. paca* que son animales solitarios que no presentan conductas agresivas probablemente pueden convivir a pesar de utilizar un recurso común.

Lo anterior coincide con el hecho de que en general se encontró una asociación positiva en la presencia de las distintas especies de frugívoros, es decir las especies frugívoras generalmente visitan los mismos árboles de *L. platypus*. Resaltan las interacciones positivas que *T. bairdii* tiene con la mayoría de los frugívoros al no excluirlos

en los árboles que visitó en los dos años de foto-trampeo. En contraste *P. tajacu* mostró asociaciones negativas con todos los frugívoros en ambas temporadas, lo que refuerza la idea mencionada anteriormente de que al ser una especie sumamente territorial y gregaria las demás especies frugívoras tiendan a evitar los árboles que esta especie visita. Estos resultados junto con los patrones de actividad diarios mostrados anteriormente indican la existencia de una posible segregación espacial y temporal que esta especie tiene con las demás especies de la zona.

7.3. Importancia de los frutos de *L. platypus* para especies amenazadas de mamíferos

La frecuencia de captura de *Tapirus bairdii* fue relativamente alta y constante en los dos años de foto-trampeo (FC= 21.4 para 2013 y 18.3 en 2014). Además, se encontró que *T. bairdii* invirtió hasta 90 minutos en sus visitas a los árboles de *L. platypus* y en la mayoría de las fotos fue posible observar su consumo de los frutos. Esta especie se encuentra en peligro de extinción de acuerdo a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2010) y la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010). Existe evidencia previa que *L. platypus* es un recurso muy atractivo para esta especie (Morton 1987) sin embargo, este estudio es el primero en documentarlo de manera cuantitativa y detallada.

Otra especie que se registró y que está clasificada como en peligro de extinción por la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010) fue *Eira barbara*. Si bien su frecuencia de captura fue relativamente bajase pudo documentar claramente el uso de los frutos de *L. platypus*. Por otra parte, a pesar de no ser una especie en alguna categoría de riesgo, *C. paca* es una especie que hizo un uso muy importante de los frutos de *L. platypus* y que frecuentemente es cazada para la subsistencia de las familias de la zona (Tejeda-Cruz *et al.* 2013). De esta forma, es evidente que si estas especies continúan siendo amenazadas por las perturbaciones humanas, también lo serán las interacciones que se documentaron en este estudio

8. CONCLUSIONES

Ripple *et. al.* (2015) argumentan que los mamíferos herbívoros de talla grande son un componente fundamental de la biota porque influyen sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas que habitan. Asimismo, la actividad de las especies en este grupo afecta directa o indirectamente a otras especies animales en la red trófica incluyendo a sus depredadores y pequeños herbívoros y modifica procesos abióticos como los ciclos de nutrientes, regímenes de fuego, propiedades del suelo y producción primaria. Los resultados encontrados en nuestro estudio muestran la existencia de una fuerte interacción entre un árbol de frutos grandes y mamíferos de talla grande y mediana (tapir, pecarí, paca y coatí) en un sitio con buen estado de conservación. Esta información, además de ayudar a profundizar en la ecología de estas especies, puede servir como base para analizar el impacto que sufren estas interacciones en sitios perturbados. Asimismo, puede contribuir a profundizar nuestro conocimiento de cómo la alteración de las interacciones bióticas pueden producir respuestas en cadena que afecten a otras especies animales y vegetales. Es por eso que este estudio no es solamente importante desde el punto de vista meramente de ciencia básica, sino que puede aplicaciones prácticas para planes de manejo para la conservación de los mamíferos y de *L. platypus*.

9. BIBLIOGRAFÍA

Altamirano-Álvarez, T. A., M. Soriano y M. de la Luz. 2013. Alimentación del coatí *Nasua narica*, en la comunidad de las Ánimas, Municipio de Chapa de Mota, Estado de México, México. *Revista de Zoología*. 24:16-26.

Camargo-Sanabria, A. A., Mendoza, E., Guevara, R., Martínez-Ramos, M., y Dirzo, R. 2015. Experimental defaunation of terrestrial mammalian herbivores alters tropical rainforest understorey diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282(1800), 20142580.

Calderón, E., G. Galeano y N. García (eds.). 2002. Libro Rojo de Plantas Fanerógamas de Colombia. Volumen 1: Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae y Lecythydaceae. La serie de Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá, Colombia. Instituto Alexander Von Humbolt, Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente.

Calleros, C. y F.G. Brauer. 1983. Problemática Regional de la Selva Lacandona. Dirección General de Desarrollo Forestal, SARH. 87 pp.

Colwell, R.K. 2013. *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and User's Guide), Version 9*. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>

Corlett, R.T. 1998. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) region. *Biol Rev* 73:413–448.

Danell, K. y R. Bergström. 2002. Mammalian herbivory in terrestrial environments. In CM Herrera, O Pellmyr (eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, pp. 132-154. TJ International Ltd., Padstow, Cornwall.

De Caceres, M., Legendre, P., & He, F. 2013. Dissimilarity measurements and the size structure of ecological communities. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(12), 1167-1177.

De la Maza, J. y R. De la Maza. 1991. Esbozo de una región. Pp. 21-35. In: Lacandona “El último Refugio”. Agrupación Sierra Madre, S. C. y Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Dirzo R. 2001. Plant-mammal interactions: Lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation. In MC Press, NJ Huntly, S Levin (eds), *Ecology: Achievement and challenge*, pp. 319–335. Blackwell Science, Oxford, UK.

Dirzo, R. y Mendoza, E. 2001. Extinción de los procesos ecológicos: interacciones planta-animal. En: Primack, R., Rozzi, R., Feisinger, P., Dirzo, R. y Massardo, F. (eds), *Fundamentos de Conservación Biológica: una perspectiva Latinoamericana*. Fondo de Cultura Económica. pp 153-155.

Dray, S. y Dufour, A.B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*. 22(4): 1-20.

Eisenberg, J.F. 1981. *The Mammalian Radiations: An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behaviour*. London: Athlone Press. (No. 599 E3).

Forget PM, Hammond DS, Milleron T y Thomas R. 2002. Seasonality of fruiting and food hoarding by rodents in neotropical forests: Consequences for seed dispersal and seedling recruitment. In D Levey, W Silva, M Galetti (eds.), *Frugivory and Seed Dispersal*, pp. 241-253. CABI Publishing, Wallingford, UK.

García, G. J. y H. J. Lugo. 1992. Las formas de relieve y los tipos de vegetación de la Selva Lacandona. 39-49 pp. En Ramos, M. y M. A. Vázquez (eds.) *La Reserva de la Biosfera de Montes Azules*. Centro de estudios para la conservación de los recursos naturales A. C., Chiapas, México. Publicaciones especiales Ecósfera.436 pp.

Godinez-Gomez , O. 2014. Patrones de actividad espacio-temporal de los ungulados de la reserva de la biosfera El Triunfo, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. Michoacán, México.

González-García, F. 1993. Avifauna de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Zool. Mex.* 55: 1-86.

Hallwachs W. 1986. Agouties *Dasyprocta punctata* the inheritors of guapinol *Hymenaea courbaril* (Leguminosae). In A Estrada, TH Flemming (eds.), *Frugivores and seed dispersal*, pp. 2085-2305.

Herrera CM. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In CM Herrera, O Pellmyr (eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, pp. 132-154. TJ International Ltd., Padstow, Cornwall.

Hon, J., y Shibata, S. 2013. Temporal Partitioning by Animals Visiting Salt Licks. *International Journal of Environmental Science and Development*, 4(1), 44.

INE-Semarnap. 2000. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules. Instituto Nacional de Ecología-Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (INE Semarnap), México.

IUCN. 2014. Áreas Naturales Protegidas. www.iucn.org.

Izhaki, I. 1998. Essential amino acid composition of fleshy fruit versus maintenance requirements of passerine birds. *Journal of Chemical Ecology*, 24, 1333-1345.

Jansen PA, Bartholomeus M, Bongers F, Elzinga JA, Den Ouden J y Van Wieren SE. 2002. The role of seed size in dispersal by a scatter hoarding rodent. In DJ Levey, WR Silva, M Galetti (eds.), *Seed dispersal and frugivory ecology, evolution and conservation*, pp. 209-226. CAB Int., Wallingford.

Jones, K. E., Bielby, J., Cardillo, M., Fritz, S. A., O'Dell, J., Orme, C. D. L., y Purvis, A. 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals: *Ecological Archives* E090-184. *Ecology*, 90(9), 2648-2648.

Jordano, P. 1988. Diet, fruit choice and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. *Ardea*.76,657-677.

Kitamura, S., Suzuki, S., Yumoto, T., Poonswad, P., Chuailua, P., Plongmai, K., Noma, N., Maruhashi, T., y Suckasam, C. 2006. Dispersal of *Canarium euphyllum* (Burseraceae), a large-seeded tree species in a moist evergreen forest in Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 22: 137-146.

Lira-Torres, I., y Briones-Salas, M. 2012. Abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos de los Chimalapas, Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana*, 28(3), 566-585.

March, J. y E. Naranjo. 2005. Tapir: En: Ceballos, G. y G. Oliva 2005. Los mamíferos silvestres de México. Fondo de Cultura Económica, México D.F., pp.496-497

Martínez, E. Ramos, C. y Chiang. F. 1994. Lista Florística de la Lacandona, Chiapas. Boletín de la Sociedad Botánica de México. México. Núm. 54:99-175 pp. En: INE. 2000. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules, México. INE.254 pp.

Medellín, R. A. 1994, Mammal Diversity and Conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 8: 780–799.

Medellín, R. A. 1996. La Selva Lacandona. *Arqueología Mex.* 4: 64-69

Medellín, R. Azuara, D., Maffei, L., Zarza, H., Bárcenas, H., Cruz, E., Legaria, R., Lira, I. Ramos-Fernández, G. y Ávila, S. 2006. Censos y Monitoreo, 25-35 pp. En: C. Chávez y G. Ceballos (Eds.). *El Jaguar Mexicano en el Siglo XXI: Situación Actual y Manejo*. CONABIO-ALIANZA WWF TELCEL-Universidad Nacional Autónoma de México. México. D. F. En: Lira-Torres, I. y M. Briones-Salas. 2012. abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos de los Chimalapas, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 28(3): 566-585.

Meredith, M. y M. Ridout. 2014. Package Overlap. cran.at.r-project.org/web/packages/overlap/

Monroy-Vilchis, O., M. M. Zarco-González, C. Rodríguez-Soto, L. Soria-Díaz y V. Urios. 2011. Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical*, 59: 373-383.

- Morton, J.** 1987. Sansapote. p. 113–114. In: Fruits of warm climates. Julia F. Morton, Miami, FL.
- Naranjo, E.J.** 2009. Ecology and conservation of Baird's tapir in Mexico. *Tropical Conservation Science* 4:140-158.
- Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (Editores).** 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. p. 407-410.
- Perez-Cortez, S. y R. Reyna-Hurtado.** 2008. La dieta de los pacaríes (*Pecari tajacu* y *Tayassu pecari*) en la región de Calakmul, Campeche, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 12: 17-42.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán.** 1998. Árboles tropicales de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 521 p.
- Prasad S, Pittet A, y Sukumar R.** 2010. Who really ate the fruit? A novel approach to camera trapping for quantifying frugivory by ruminants. *Ecological Research* 25: 225-231.
- R Core Team** 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.<http://www.R-project.org/>.
- Ramirez-Mejía, D. y E. Mendoza.** 2010. El papel funcional de la interacción planta-mamífero en el mantenimiento de la diversidad tropical. *Biologicas* 12(1): 8-13.
- Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., y Van Valkenburgh, B.** 2015. Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances*, 1(4), e1400103.
- Rzedowski, J.** 1978. Vegetación de México. Limusa, México. 432 pp. En: INE. 2000. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules, México. INE. 37-40 254 pp.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.** 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-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. 2010.

Silman MR, Terborgh JW y Kiltie RA. 2003. Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed-predator. *Ecology*, 84: 431-438.

Silva, J.M.C., Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72–74.

Smythe N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica*, 21: 50-56.

Stoner, K. E., P. Riba Hernandez, K. Vulinec y J. E. Lambert. 2007. “The role of mammals in crating and modifying seed shadows in tropical forest and some posible consequences of their elimination”, *Biotropica* 39: 316-317.

Tejeda-Cruz, C., Naranjo-Piñera, E. J., Medina-Sanson, L. M., y Guevara-Hernández, F. 2014. Cacería de subsistencia en comunidades rurales de la selva Lacandona, Chiapas, México, *Quehacer Científico en Chiapas* 9(1).

Tobler, M. W., Carrillo-Percestequi, S. E., Leite Pitman, R., Mares, R., y Powell, G. 2008 . An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*, 11(3), 169-178.

Tobler, M. W. 2014. Camera Base. Microsoft Office Access. Ver. 1.6 USA. <http://www.atrium-biodiversity.org/tools/camerabase/>

Wilson, D. E., y Reeder, D. M. (Eds.). 2008. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. JHU Press. <http://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/browse.asp>

Zhang, J. 2013. Package Spaa. cran.at.r-project.org/web/packages/overlap/

10. APENDICE

A)



B)



C)



D)



E)



F)



G)



H)



I)



J)



K)



L)



Figura A1: Especies de mamíferos registrados en nuestro estudio. A) *Tapirus bairdii* B) *Panthera onca* C) *Pecari tajacu* D) *Mazama temama* E) *Leopardus pardalis* F) *Cuniculus paca* G) *Procyon lotor* H) *Nasua narica* I) *Eira barbara* J) *Dasyprocta punctata* K) *Didelphis marsupialis* L) *Philander opossum*.