



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**EFFECTOS DE LA PERTURBACIÓN
ANTROPOGÉNICA SOBRE LAS INTERACCIONES
ENTRE MAMÍFEROS FRUGÍVOROS Y PALMAS EN
LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

CARLOS MAURICIO DELGADO MARTÍNEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. EDUARDO MENDOZA RAMÍREZ
2017
CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX.**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno	1. Datos del alumno
Apellido paterno	Delgado
Apellido materno	Martínez
Nombre(s)	Carlos Mauricio
Teléfono	
Universidad Nacional Autónoma de México	Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias	Facultad de Ciencias
Carrera	Biología
Número de Cuenta	41301552-5
2. Datos del tutor	2. Datos del tutor
Grado	Doctor
Nombre(s)	Eduardo
Apellido paterno	Mendoza
Apellido materno	Ramírez
3. Datos del sinodal 1	3. Datos del sinodal 1
Grado	Doctor
Nombre(s)	Zenón
Apellido paterno	Cano
Apellido materno	Santana
4. Datos del sinodal 2	4. Datos del sinodal 2
Grado	Doctor
Nombre(s)	Francisco Javier
Apellido paterno	Botello
Apellido materno	López
5. Datos del sinodal 3	5. Datos del sinodal 3
Grado	Biólogo
Nombre(s)	Giovani
Apellido paterno	Hernández
Apellido materno	Canchola
6. Datos del sinodal 4	6. Datos del sinodal 4
Grado	Doctora
Nombre(s)	Susana
Apellido paterno	Valencia
Apellido materno	Avalos
7. Datos del trabajo escrito	7. Datos del trabajo escrito
Título	Efectos de la perturbación antropogénica sobre las interacciones entre mamíferos frugívoros y palmas en la Selva Lacandona, Chiapas, México
Número de páginas	70
Año	2017

A todos aquellos que luchan por un mundo mejor.

Agradecimientos

A la Red PRODEP: Conservación de la biodiversidad en ambientes antropizados, que otorgó financiamiento para el trabajo en campo.

Quiero agradecer particularmente al Dr. Eduardo Mendoza por confiar en el proyecto que le propuso un desconocido. Su capacidad como asesor es incuestionable.

Agradezco a Angela Camargo Sanabria, por su apoyo en campo y sus comentarios puntuales sobre el trabajo escrito.

A mis sinodales, por haber aceptado ser parte de mi jurado y por sus puntuales comentarios y correcciones.

A mi familia, por todo el apoyo que me han brindado.

A mis amigos, en especial a Ana Laura, por toda la ayuda que me han dado a lo largo de este proceso.

A Don Chilo y a Rafa, su conocimiento y apoyo en campo fueron indispensables.

Tabla de contenido

Resumen.....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	3
1.1. Importancia ecológica de los mamíferos frugívoros	4
1.2. Efectos de los disturbios antropogénicos sobre las interacciones entre mamíferos frugívoros terrestres y los frutos que consumen.....	6
1.3. Justificación.....	8
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	12
3. MÉTODOS	14
3.1. Descripción del área de estudio.....	14
3.2. Especies focales de palmas	16
3.3. Selección y monitoreo de palmas focales.....	19
3.4. Abundancia y características nutricionales de los frutos de las plantas focales	23
3.5. Organización de base de datos de registros de la fauna asociada a las palmas focales	25
3.5.1. <i>Frecuencia de captura e independencia de las unidades de muestreo.</i>	25
3.6. Estimadores de riqueza y composición de los ensambles de mamíferos frugívoros registrados en las especies de palmas focales	26
3.7. Fuerza de interacción entre mamíferos y frutos	27
3.8. Comparación de los patrones de actividad diaria de la fauna de frugívoros en el sitio conservado y el perturbado	28
4. RESULTADOS.....	29
4.1. Características de las plantas focales.....	29
4.2. Registros de la fauna asociada a las palmas focales.....	31
4.2.1. <i>Frecuencia de captura e independencia de las unidades de muestreo.</i>	33
4.3. Estimadores de riqueza y composición de los ensambles de mamíferos frugívoros registrados en las especies de palmas focales	33
4.4. Fuerza de interacción entre mamíferos y frutos	39
4.5. Comparación de los patrones de actividad diaria de la fauna de frugívoros en el sitio conservado y el perturbado	42
5. DISCUSIÓN	44
5.1. Riqueza y composición de los ensambles de mamíferos frugívoros	44
5.2. Interacción entre mamíferos y frutos.....	45
5.3. Patrones de actividad.....	49
5.4. Implicaciones para la conservación.....	50
5.5. Conclusiones	52
LITERATURA CITADA.....	54
Apéndice	63

Delgado-Martínez C.M. 2017. Efectos de la perturbación antropogénica sobre las interacciones entre mamíferos frugívoros y palmas en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. 70 pp.

Resumen

La pérdida del hábitat y la sobre-explotación figuran entre las primeras causas de pérdida de la biodiversidad a nivel global; en particular la perturbación antropogénica afecta las interacciones entre diferentes especies. Una de las interacciones más característica de los bosques tropicales es la frugivoría, ya que sus efectos influyen sobre la composición y estructura de la comunidad vegetal.

El objetivo principal de este trabajo fue evaluar cómo la perturbación antropogénica modifica las características de las interacciones entre los mamíferos frugívoros y los frutos acumulados en el suelo de dos especies de palma: *Attalea butyracea* y *Bactris major*, en dos sitios de la Selva Lacandona, Chiapas, con niveles contrastantes de perturbación. Usando cámaras-trampa para registrar los ensambles de vertebrados que interactuaron con los frutos, estimar su fuerza de interacción y caracterizar sus patrones de visita. Encontramos que los ensambles de frugívoros asociados a las palmas en el sitio conservado tuvieron una mayor riqueza (9 spp) que los presentes en el sitio perturbado (5 spp), destacando la ausencia de las especies de mayor talla corporal como *Tapirus bairdii* y *Tayassu pecari*. Este resultado es de gran importancia porque en el sitio conservado, y en ambas especies de palma, se encontró que los mamíferos más grandes de cada ensamble fueron los que presentaron una mayor fuerza de interacción con los frutos (*e.g.* *T. bairdii*: 0.029 vs. *Sciurus* sp: 0.00004). Por otra parte, se encontró un fuerte contraste en los picos de actividad a lo largo del día entre los ensambles de vertebrados registrados en el sitio conservado y el perturbado, con un bajo traslape de actividad (0.297). Nuestros resultados

muestran como la perturbación antropogénica modifica las características de las interacciones de frugivoría, esto puede tener importantes consecuencias sobre los procesos de regeneración de la vegetación y por ende la estructura del hábitat.

1. INTRODUCCIÓN

Una de las expresiones más generalizadas del impacto de las actividades humanas sobre la biodiversidad es la defaunación (Young *et al.*, 2016). Este término se aplica a la reducción extrema de la abundancia, la extirpación de poblaciones o, en el caso más severo, la extinción de especies animales debido a la perturbación antrópica (Dirzo *et al.*, 2014). Una faceta particularmente grave de este fenómeno es el declive de las poblaciones de vertebrados medianos y grandes (>2.5 kg) debido a la destrucción de sus hábitats naturales y la cacería sin control, particularmente en las regiones tropicales (Dirzo y Miranda, 1990; Galetti y Dirzo, 2013). La defaunación puede generar un síndrome conocido como el bosque vacío (*empty forest*), en el que zonas forestales aparentemente bien conservadas desde el punto de vista de su vegetación arbórea, albergan una fauna nativa marcadamente empobrecida que resulta funcionalmente inoperante (Redford, 1992).

La evidencia muestra que las tasas de extinción de especies que se presentan en la actualidad son hasta 100 veces mayores que las denominadas extinciones de "fondo", estimadas a partir del registro fósil (Ceballos *et al.*, 2015). Como consecuencia de este fenómeno, cerca de una quinta parte de las especies de vertebrados conocidos se encuentran en peligro de extinción (Hoffmann *et al.*, 2010). Esta situación prefigura una profunda amenaza para la biodiversidad, sin embargo, muy probablemente representa una subestimación del impacto real. Esto debido a que aún cuando persistan poblaciones de fauna silvestre, su tamaño puede estar tan reducido, que las funciones ecológicas e interacciones bióticas en las que participan se pueden considerar "extintas" (Valiente-Banuet *et al.*, 2015; Jordano, 2016), lo que repercute sobre la estructura y función de los ecosistemas (Ripple *et al.*, 2016).

1.1. Importancia ecológica de los mamíferos frugívoros

La gran diversidad de especies presente en los ecosistemas tropicales (Myers *et al.*, 2000) da pie a la existencia de una amplia gama de interacciones interespecíficas, que pueden ser positivas, negativas o neutras (Begon *et al.*, 2006; Morin, 2011). Entre éstas se incluye la polinización y la herbivoría (Kanowski *et al.*, 2003).

La frugivoría, como un caso particular de la herbivoría, es una de las interacciones bióticas más características de los bosques tropicales (Howe y Smallwood, 1982). La importancia de la interacción de frugivoría en estos ecosistemas se refleja en: a) la gran variedad de frutos carnosos que han evolucionado múltiples veces en distintos grupos de plantas tropicales (Fleming y Kress, 2011), b) el gran porcentaje de las especies leñosas (50-90%) dependientes de los vertebrados para la dispersión de semillas (Howe y Smallwood, 1982) y, c) la cantidad de vertebrados que incluyen frutos en su dieta (Smythe, 1989; Camargo-Sanabria y Mendoza, 2016).

En los mamíferos la frugivoría es de gran importancia (Camargo-Sanabria y Mendoza, 2016). Estas interacciones son sumamente importantes para la dinámica de los bosques tropicales al modificar la sombra de semillas (Dennis, 2007), a través de su dispersión o depredación y por ende afectar la regeneración de la vegetación y la estructura de las comunidades vegetales (DeMattia *et al.*, 2004; Paine y Beck, 2007; Stoner *et al.*, 2007; Garzón-López *et al.*, 2015).

En el caso de la dispersión de semillas, la frugivoría ayuda a que los propágulos tengan una mayor probabilidad de sobrevivir al escapar a la alta depredación y competencia intraespecífica que se presenta bajo las plantas madre (Janzen, 1970; Jansen *et al.*, 2014). Sin embargo, la frugivoría también involucra la posibilidad de dañar a las semillas comprometiendo así la viabilidad de éstas (Kurten, 2013).

En los estudios sobre frugivoría se ha puesto especial énfasis en la dispersión de semillas, sin embargo, debe tomarse en cuenta que lo que define en gran medida el banco de regeneración de la vegetación y que por ende determina la composición y diversidad de las plántulas que se establecen es el balance del efecto positivo de la dispersión y del efecto negativo de la depredación de las diásporas (Janzen, 1970; Hulme, 1998; DeMattia *et al.*, 2004). Asimismo, el balance entre estas dos interacciones puede afectar la diversidad de plántulas al reducir la densidad de especies comunes (Paine y Beck, 2007), lo que promueve la coexistencia de diferentes especies (Garzón-Lopez *et al.*, 2015).

Entre los vertebrados terrestres, el grupo más importante de depredadores de semillas son los roedores (Hulme, 1998; Paine y Beck, 2007; Stoner *et al.*, 2007; Chinchilla, 2009). Sin embargo, algunas especies de roedor de talla grande¹, como *Dasyprocta* spp. y *Cuniculus* spp., pueden llevar a cabo la dispersión de distintas semillas mediante el comportamiento de acarreo y acumulación (*scatter-hoarding*), el cual muchas veces protege a las semillas de la depredación por otros vertebrados e invertebrados (Jansen *et al.*, 2004; Jansen *et al.*, 2012). Por otra parte, los ungulados, como el tapir y los pecaríes, son importantes depredadores de semillas grandes (Silman *et al.*, 2003; Beck, 2006; Stoner *et al.*, 2007; Ureña-Ramón, 2015).

Aunque los mamíferos frugívoros pequeños y medianos contribuyen en la regeneración, mantenimiento y estructuración de la vegetación (Sunyer *et al.*, 2013; Galetti *et al.*, 2015b), destaca el papel de aquéllos de grandes tallas, pues desempeñan un papel ecológico distintivo que difícilmente puede ser compensado por frugívoros de tallas pequeñas (Ripple *et al.*, 2016). Este tipo de mamíferos frugívoros proporcionan un control en el ecosistema mediante fuerzas descendentes, pueden actuar como ingenieros

¹ Tamaño de las especies definido con base a la clasificación de Medellín (1994), las categorías de grande y muy grande han sido unidas en grande. Mediano > 100 g < 1000 g; grande > 1000 g.

ecosistémicos de manera directa e indirecta mediante el consumo de grandes cantidades de materia vegetal y el pisoteo de otras plantas respectivamente, permiten la coexistencia de otros herbívoros más pequeños y pueden consumir semillas más grandes, depositar una mayor cantidad de semillas por excreta y mover dichas semillas a distancias mayores (Ripple *et al.*, 2015; Ripple *et al.*, 2016; Bunney *et al.*, 2017).

1.2. Efectos de los disturbios antropogénicos sobre las interacciones entre mamíferos frugívoros terrestres y los frutos que consumen

Los vertebrados frugívoros involucrados en la dispersión y depredación de semillas de plantas tropicales son particularmente sensibles al disturbio antropogénico comparados con otros vectores de dispersión (Dennis, 2007). Diversos autores han señalado que las principales fuentes de disturbio antropogénico para este grupo de vertebrados son la pérdida y fragmentación del hábitat, así como la cacería sin control (Jerozolimski y Peres, 2003; Ripple *et al.*, 2016). La cacería afecta en mayor medida a los herbívoros de grandes tallas debido a un conjunto de características de sus historias de vida y a que son preferidas como piezas de caza (Jerozolimski y Peres, 2003).

Por otra parte, las interacciones entre plantas con semillas grandes y sus dispersores son severamente afectadas por la fragmentación del hábitat dando como resultado la reducción en el número y la distancia de las semillas dispersadas y, por ende esto provoca un decremento en el establecimiento de las plántulas (Cramer *et al.*, 2007, Melo *et al.*, 2010).

Los efectos de la defaunación pueden presentarse a diferentes escalas espaciales y pueden involucrar respuestas conductuales, fisiológicas, ecológicas y evolutivas de las especies inmersas en las interacciones, tanto de fauna como de flora (Ramírez-Mejía y

Mendoza, 2010; Galetti y Dirzo, 2013; Dirzo *et al.*, 2014). En la Tabla A1 (ver Apéndice) se sintetizan los resultados de estudios sobre los efectos de la defaunación de mamíferos frugívoros y granívoros en los trópicos, principalmente en el Neotrópico. Entre los principales efectos a nivel conductual de la fauna, se puede destacar el cambio de dieta de los mamíferos tolerantes a la perturbación (*e.g.*, Galetti *et al.*, 2015a; McConkey y O’Farril, 2015); a nivel ecológico se manifiesta una disminución de la tasa de remoción y distancia de dispersión de los frutos y semillas, principalmente de las especies con frutos y semillas de gran tamaño, lo que afecta los patrones de establecimiento y supervivencia de las plántulas en el piso de la selva (*e.g.*, Dirzo y Miranda, 1990; Mendoza y Dirzo, 2007; Kurten, 2013; Levi y Peres, 2013). En una revisión realizada por Kurten (2013) se encontró que no se observa un aumento en la depredación pre-dispersión como resultado de la defaunación. En comparación, en el caso de la depredación post-dispersión existen casos donde ésta se ve disminuida por la falta de los frugívoros de grandes tallas (Silman *et al.*, 2003) y otros casos donde la depredación de semillas aumenta (Fadini *et al.*, 2009; Galetti *et al.*, 2015b). En este sentido, un estudio reciente (Camargo-Sanabria *et al.*, 2015) mostró de manera experimental que los impactos de la defaunación sobre los patrones de establecimiento y supervivencia de las plántulas pueden reflejarse en un periodo relativamente corto en cambios en la composición y diversidad de la comunidad de plántulas. A nivel evolutivo los efectos de la defaunación apenas están siendo abordados, pero existe evidencia que indica que hay una disminución del tamaño de las semillas y una co-extinción (*e.g.*, Galetti *et al.*, 2013). Aunque se conocen algunos de los efectos de la pérdida de frugívoros de tallas medianas y grandes, aún no se comprenden a profundidad y con detalle las consecuencias de la actual defaunación (Ripple *et al.*, 2016).

Por otra parte, en los estudios sobre defaunación y fragmentación, se ha puesto poca atención en cómo se afecta la fuerza de interacción entre frutos acumulados en el suelo y los animales que los consumen (Galetti *et al.*, 2015b) y los patrones de forrajeo a través del día (Galetti y Dirzo, 2013).

La fuerza de interacción es un valor que indica el impacto que tiene una especie sobre otra en una relación trófica (Laska y Wootton, 1998); puede resumir las características de las interacciones permitiendo la comparación del impacto de diferentes especies sobre un recurso compartido (Paine, 1980). Su uso ayuda a comprender la estructura (Laska y Wootton, 1998) y dinámica de las comunidades (Paine, 1992), permitiendo predecir cambios en la dinámica de las estas (Laska y Wootton, 1998).

Un patrón de actividad describe la frecuencia de un comportamiento a través del día (Willmer y Stone, 2004). Puede ser afectado por distintas variables como el sexo, la estación del año y la disponibilidad de recursos (Podolski *et al.*, 2012), así como por actividades humanas como la cacería (Ripple *et al.*, 2016; Espinosa y Salvador, 2017). Los cambios conductuales se encuentran entre las primeras consecuencias de la defaunación (Galetti y Drizo, 2013).

1.3. Justificación

Como se describió en las secciones anteriores, la frugivoría por mamíferos forma parte esencial en la dinámica de las comunidades vegetales tropicales, ya que a través de la dispersión o depredación de diásporas se puede modificar la estructura y diversidad de la vegetación. Por otra parte, el consumo de frutos y semillas representa una fuente esencial de adquisición de recursos alimenticios para una proporción importante de la fauna de mamíferos silvestres tropicales. La mayor parte de la investigación sobre frugivoría se ha

enfocado en el consumo de frutos en el dosel (Wall *et al.*, 2005), dirigida principalmente a primates, murciélagos y aves (Fleming y Kress, 2011). Por lo tanto, el estudio de la frugivoría por mamíferos terrestres es indispensable para tener un panorama más completo en el papel que tiene esta interacción en la dinámica de las comunidades tropicales (Camargo-Sanabria y Mendoza, 2016).

Poco se sabe de los efectos que tiene el disturbio antropogénico sobre la interacción que se establece entre los frutos que se depositan en el suelo y mamíferos terrestres (Galetti *et al.*, 2015b). La mayoría de los estudios que han evaluado los impactos antropogénicos (pérdida y fragmentación del hábitat o cacería) sobre la interacción de frugivoría se han concentrado en evaluar la cantidad de frutos y semillas removidas, así como la distancia de movimiento desde la planta parental y la tasa de reclutamiento de nuevos individuos (Harrison *et al.*, 2013; Poulsen *et al.*, 2013; Jansen *et al.*, 2014). En contraste, no se ha examinado con profundidad cómo los disturbios antropogénicos alteran las características de las interacciones que se establecen entre la fauna y los frutos que se depositan en el piso de la selva: riqueza, identidad de las especies interactuantes, frecuencia de uso del recurso, fuerza de interacción y patrones de actividad de uso del recurso.

Los mamíferos frugívoros medianos y grandes son más susceptibles a ser afectados por actividades humanas (Ripple *et al.*, 2015). Debido a que este grupo de vertebrados es de los primeros en ser afectado por las actividades humanas (Galetti y Dirzo, 2013), su estudio es una excelente oportunidad para comprender cómo estas afectan a las interacciones entre mamíferos y frutos acumulados en el suelo.

Las palmas son importante recurso alimenticio para los mamíferos en los bosques tropicales (Zona y Henderson 1989). Son consideradas un recurso clave en la alimentación de una gran cantidad de especies debido a la alta abundancia de frutos que proporcionan

(Terborgh, 1986). Debido a esto, en los bosques tropicales se establecen distintas interacciones entre frugívoros y los frutos de palmas, las cuales pueden ser afectadas por la fragmentación y la cacería (Andreazzi *et al.*, 2009). Su estudio, representa una oportunidad para comprender cómo el disturbio antropogénico afecta las interacciones entre frutos acumulados en el suelo y mamíferos. Se ha seleccionado como especies focales de palmas a *Attalea butyracea* y *Bactris major* por las siguientes características:

- Son especies relativamente comunes en las selvas altas perennifolias de Mesoamérica (Hernández-Ruedas *et al.*, 2014; Jansen *et al.*, 2014).
- Producen frutos que son atractivos para la fauna (Andreazzi *et al.*, 2009) y que se acumulan en una pequeña área en la base de la planta parental (obs. pers.), permitiendo monitorear el consumo y/o manipulación de los frutos.
- Poseen frutos con características morfológicas (tipo, color, forma, número de semillas por fruto y dureza) que sugieren que son principalmente consumidos por mamíferos terrestres medianos y grandes (Guimarães *et al.*, 2008). Además, la información disponible sobre el consumo de estas especies vegetales por fauna silvestre, indica que las principales interacciones se establecen con mamíferos terrestres (Andreazzi *et al.*, 2009). Esto no descarta que algunos murciélagos, aves y mamíferos arborícolas puedan manipular y consumir los frutos de estas especies de palma (Andreazzi *et al.*, 2009; Rivero-Hernández, 2016), pero sí ofrece una oportunidad para comprender cómo son afectadas las interacciones que se establecen con los mamíferos frugívoros terrestres.

Por lo expuesto, la presente tesis está enfocada en conocer cómo el disturbio humano modifica el ensamble² de mamíferos frugívoros terrestres, medianos y grandes, y sus interacciones con los frutos de dos especies de palmas: *A. butyracea* y *B. major*, en dos sitios de la Selva Lacandona, Chiapas, México, que contrastan en su nivel de impacto humano.

Con este estudio se busca ampliar el conocimiento sobre las implicaciones de la perturbación antropogénica en la conservación de las especies vegetales, las animales y las interacciones que establecen.

² Se entiende por ensamble al “grupo de especies delimitado filogenéticamente que usa un conjunto similar de recursos en una comunidad dada” (Fauth *et al.*, 1996).

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es evaluar el efecto de la perturbación antropogénica sobre las características de la interacción entre mamíferos frugívoros terrestres y los frutos de *Attalea butyracea* y *Bactris major*. Los objetivos particulares, derivados del objetivo general, son:

1. Documentar si existe un contraste entre la composición de mamíferos frugívoros terrestres que visitan las palmas focales en un sitio conservado y otro sitio perturbado.
2. Identificar a las especies de mamíferos que tienen una interacción más fuerte con los frutos en el sitio conservado y en el perturbado.
3. Evaluar cómo cambia el patrón de actividad diaria del ensamble de mamíferos frugívoros asociados a *A. butyracea* y *B. major* con el disturbio humano.
4. Determinar la abundancia de las especies de palma y las características nutricionales de sus frutos.

Las hipótesis y predicciones de cada uno de los objetivos particulares son:

1. Las especies de mamíferos con tallas corporales grandes son más susceptibles a ser extirpadas por el disturbio antropogénico debido a la combinación de sus características de historia de vida con su valor como pieza de cacería. Se espera que en el sitio perturbado el ensamble de mamíferos frugívoros terrestres no incluya a estas especies, las cuales sí estarán presentes en el sitio conservado.
2. Los mamíferos de mayor talla, incluyendo a herbívoros, tienen demandas energéticas netas más altas, por lo tanto, consumen una mayor cantidad de recursos, en este caso frutos. Se espera que estas especies sean las que presenten una mayor fuerza de interacción con los frutos en el sitio conservado.

3. Dado que el disturbio antropogénico puede afectar la presencia y conducta de las especies de mamíferos silvestres, se espera que los patrones de actividad a lo largo del día del ensamble de mamíferos frugívoros asociados a las especies de palmas focales contrasten entre el sitio conservado y el perturbado.
4. El contenido de nutrientes y la disponibilidad de frutos influyen en la selección y frecuencia de consumo por parte de los frugívoros, se espera que la especie de palma con un mayor contenido de carbohidratos y lípidos en sus frutos, y con mayor disponibilidad de frutos, sea la más visitada por el ensamble de mamíferos frugívoros terrestres.

3. MÉTODOS

3.1. Descripción del área de estudio

La Reserva de la Biósfera Montes Azules (REBMA), ubicada en el extremo este del estado de Chiapas, cuenta con una extensión aproximada de 331 200 ha. Su temperatura promedio varía entre 24 y 26° C (INE, 2000). La precipitación media anual en la zona es superior a los 2 500 mm, presenta una concentración en verano e influencia del monzón (Gómez-Pompa *et al.*, 1995). Al sur-sureste la REBMA se encuentra delimitada por el río Lacantún, al oeste por el río Jataté y al norte y noreste por el río Lacanjá (INE, 2000). Los principales tipos de vegetación en la REBMA son las selvas alta y mediana perennifolia (INE, 2000). En la región se presentan tres tipos principales de topofomas: mesetas y valles, planicies y lomeríos y relieve de origen aluvial (Gómez-Pompa *et al.*, 1995). En el relieve de tipo aluvial es donde se llevó a cabo el muestreo durante este estudio y de aquí en adelante será denominado como sitio conservado.

La REBMA contiene poblaciones de mamíferos frugívoros terrestres medianos y grandes en buen estado de conservación (Townes, 2013; Camargo-Sanabria y Mendoza, 2016). De acuerdo con un estudio realizado por Medellín (1994), en la REBMA se distribuyen 18 especies de mamíferos medianos y grandes con hábitos terrestres, o parcialmente terrestres, que incluyen frutos en su dieta (Tabla 1).

Como sitio perturbado se utilizó un parche de selva ubicado en el ejido “Galacia” del municipio de Marqués de Comillas (Figura 1). El parche de selva cuenta con una superficie aproximada de 200 ha (comunicación personal con ejidatarios), localizado a 800 m del río Lacantún. Hacia el norte, este fragmento está delimitado por un pastizal dedicado a la ganadería, hacia el este por cultivos variados, hacia el sur por un camino de terracería y

Tabla 1. Especies de mamíferos terrestres medianos y grandes que incluyen frutos en su dieta en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

Nombre científico	Nombre común	Tamaño ¹
Didelphimorphia		
<i>Didelphis marsupialis</i> Linnaeus, 1758	Tlacuache común	Grande
<i>Didelphis virginiana</i> Kerr, 1792	Tlacuache común	Grande
<i>Metachirus nudicaudatus</i> (E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1803)	Tlacuache cuatro ojos café	Mediano
<i>Philander opossum</i> (Linnaeus, 1758)	Tlacuache cuatro ojos gris	Mediano
Pilosa		
<i>Tamandua mexicana</i> (de Saussure, 1860)	Oso hormiguero	Grande
Cingulata		
<i>Cabassous centralis</i> (Miller, 1899)	Armadillo de cola desnuda	Grande
<i>Dasypus novemcinctus</i> Linnaeus, 1758	Armadillo	Grande
Carnivora		
<i>Conepatus semistriatus</i> (Boddaert, 1785)	Zorrillo	Grande
<i>Procyon lotor</i> (Linnaeus, 1758)	Mapache	Grande
<i>Nasua narica</i> (Linnaeus, 1766)	Coatí	Grande
<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)	Viejo de monte	Grande
Perissodactyla		
<i>Tapirella bairdii</i> (Gill, 1865)	Tapir	Grande
Artiodactyla		
<i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795)	Pecarí de labios blancos	Grande
<i>Dicotyles crassus</i> (Merriam, 1901)	Pecarí de collar	Grande
<i>Odocoileus virginianus</i> (Zimmermann, 1780)	Venado cola blanca	Grande
<i>Mazama temama</i> (Kerr, 1792)	Temazate rojo	Grande
Rodentia		
<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766)	Tepezcuintle	Grande
<i>Dasyprocta punctata</i> Gray, 1842	Agutí	Grande

¹Tamaño de las especies definido con base a la clasificación en Medellín (1994), las categorías de grande y muy grande han sido unidas en grande. Mediano > 100 g < 1000 g; grande > 1000 g.

hacia el oeste por una plantación de palma africana y otros fragmentos de selva (obs. pers.).

Los tipos de vegetación dominante en este fragmento son bactriales (áreas dominadas por plantas del género *Bactris*), selva alta perennifolia y vegetación secundaria en distintos grados de sucesión. Desde hace algunos años este remanente de selva se encuentra incluido en el programa de Pago por Servicios Ambientales de la Secretaría de Medio Ambiente y

Recursos Naturales (SEMARNAT) a través de la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR).

3.2. Especies focales de palmas

Attalea butyracea (Mutis ex L.F.) Wess. Boer, es una palma comúnmente conocida como corozo o coyol real, es un componente del dosel de la selva y puede alcanzar hasta 30 m de altura (Figura 2). En México, se distribuye en la vertiente del Golfo desde el norte de Puebla y Veracruz hasta el norte de Tabasco, Oaxaca y Chiapas, sur de Campeche y Quintana Roo (Pennington y Sarukhán, 2005). Se caracteriza por presentar una copa obcónica con hojas pinnado compuestas, de hasta 7 m de largo, constituidas por folíolos lineares de hasta 1.5 m de largo y 6 a 7 cm de ancho. Es una especie monoica con flores en

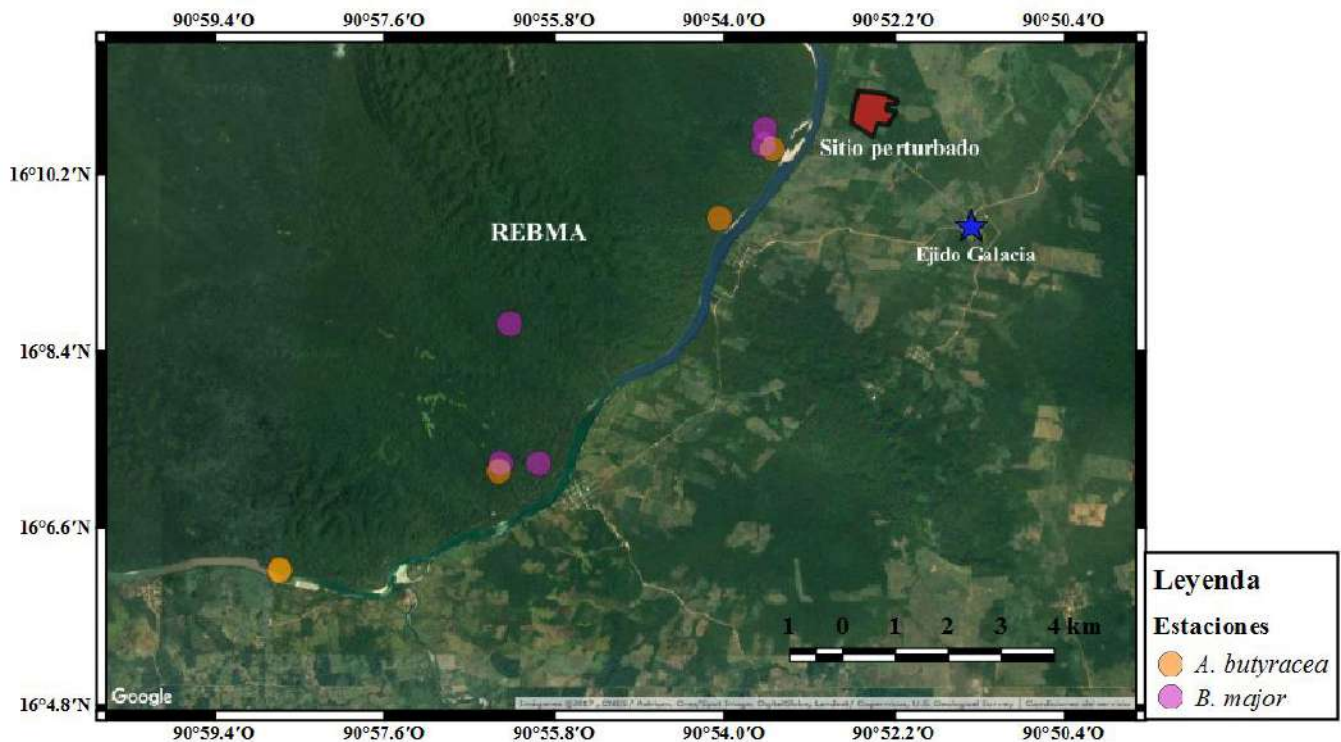


Figura 1. Ubicación de las estaciones de monitoreo dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBMA) y del sitio perturbado.

panículas densas de hasta 1.3 m de largo y envueltas en una espata gruesa, florece de marzo a mayo. Los frutos son nueces de 5 a 6 cm × 2.5 a 3.5 cm, ovoides o elípticos, envueltos por el perianto y estilo que son acrescentes, duros y fibrosos, pardo amarillentos a pardo oscuros, glabros; contienen de 1 a 3 semillas de 4 × 1.8 cm y se acumulan en el suelo durante mayo y junio (Pennington y Sarukhán, 2005).

Existe evidencia de que distintos mamíferos medianos y grandes consumen los frutos de esta especie, tales como *Dicotyles crassus* (Enders, 1930), *Sciurus* sp. (Timm *et al.*, 2009), *Tapirella bairdii* (Naranjo, 2009), *Tamandua mexicana* (Brown, 2011) y *Tayassu pecari* (Altrichter *et al.*, 2000). Un estudio reciente, llevado a cabo en la isla Barro Colorado, registró a las siguientes especies de mamíferos como consumidoras de los frutos de esta especie: *Dasyprocta punctata*, *Sciurus granatensis*, *D. crassus*, *Nasua narica*, *Cuniculus paca*, *Didelphis marsupialis*, *Proechimys semispinosus*, *Cebus capucinus*, *T. bairdii* y *Marmosa robinsoni* (Jansen *et al.*, 2014).

Bactris major (Jacq.), es una palma cespitosa conocida de manera como coyolillo o chocho que puede llegar a presentarse en agrupaciones muy grandes (Figura 3). En México, se distribuye en los estados de Campeche, Chiapas, Guerrero, Michoacán, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán (Ramírez-Amezcuca, 2010). Sus tallos tienen de 4 a 10 m de altura y hasta 5 cm de diámetro y están cubiertos por espinas. Presenta hojas pinnado compuestas, de 1 a 1.5 m de largo con pecíolos muy espinosos de 40 a 60 cm de largo. Sus espinas son de color negro y alcanzan hasta 11 cm de longitud. Es una especie monoica con inflorescencias de 4 a 10 raquillas simples y 10 a 18 cm de largo. Sus frutos maduros tienen una dimensión de 3 a 4.5 cm × 1.7 a 3.5 cm y son de forma ovoide a elipsoide, pardos a



Figura 2. Palma de *Attalea butyracea* en la Reserva de la Biosfera Montes Azules; (a) copa con infructescencia; (b) foliolos de hoja compuesta; (c) acumulación natural de frutos en el suelo. Fotos: C.M. Delgado-Martínez.

rojizo-púrpura o púrpura-negros con mesocarpo jugoso (Quero, 1994; Henderson *et al.*, 1995).

No se cuenta con información sobre las especies de mamíferos que consumen los frutos de esta especie; sin embargo, se ha descrito que ardillas, agutíes (*Dasyprocta* spp.), tepezcuintles (*Cuniculus* spp.), pecaríes de collar (*Dicotyles crassus*), y el mono capuchino de frente blanca (*Cebus albifrons*) manipulan y consumen los frutos del género *Bacris* (Andreazzi *et al.*, 2009). Además, existe evidencia indirecta sobre su consumo por parte de murciélagos (Rivero-Hernández, 2016).

3.3. Selección y monitoreo de palmas focales

Con el fin de ubicar individuos de ambas especies de palmas se realizó una búsqueda durante el mes de mayo de 2016 a lo largo de senderos dentro de la REBMA y en el sitio perturbado (siete días de búsqueda por sitio). En el sitio conservado se recorrieron aproximadamente 15 km a lo largo del río Lacantún y 10 km en senderos. Para localizar los individuos en el área perturbada se recorrió una distancia mayor a 30 km.

En el caso de *A. butyracea* se seleccionaron aquellas plantas que contaban con acumulaciones de frutos maduros en el suelo. Se registraron las coordenadas geográficas de cada una de las palmas focales con la ayuda de un GPS Garmin (etrex 10). Se buscó tener una distancia mínima de 100 m entre cada una de las plantas focales de la misma especie con el fin de considerar a cada unidad como independiente. En el caso de *B. major* las plantas focales se seleccionaron por la presencia de infructescencias maduras en las que los frutos comenzaban a desprenderse. En cada una de ellas se colocaron 50 frutos maduros sobre el suelo, y cada vez que se revisaban, una o dos veces por semana, se reponían los removidos por la fauna.

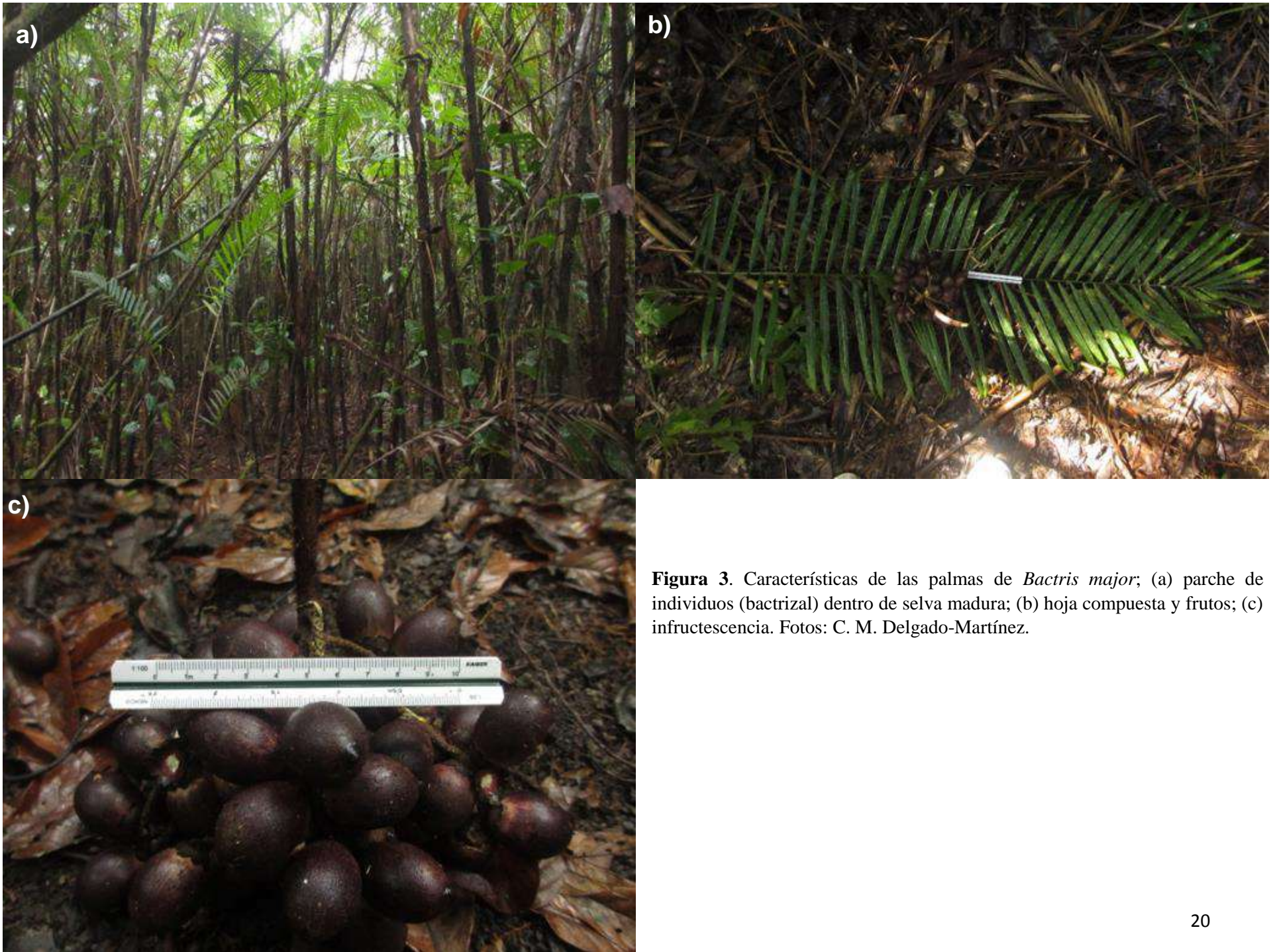


Figura 3. Características de las palmas de *Bactris major*; (a) parche de individuos (bactrizal) dentro de selva madura; (b) hoja compuesta y frutos; (c) infructescencia. Fotos: C. M. Delgado-Martínez.

Durante mayo y junio de 2016 (32 días naturales) se monitorearon cinco individuos de *A. butyracea* en el sitio conservado y cinco en el perturbado (Figura 1). En el caso de *B. major* la unidad de monitoreo fueron los agrupamientos de tallos (macollos) a los cuales por simplicidad se les considerará individuos; se monitorearon cinco individuos en el sitio conservado y cuatro en el perturbado (Figura 1). Enfrente de cada una de las palmas focales se instaló una cámara trampa modelo StealthCam, a una altura entre 0.5 y 1 m, dirigida hacia los frutos acumulados en el suelo a una distancia aproximada de 3 m. Se colocó una bandeja de plástico con la intención de proteger el equipo de la lluvia. Cada una de las cámaras se programó para tomar un video de 15 s cada vez que era activada, con un periodo de recuperación de 10 s antes de ser reactivada. Se revisaron las estaciones uno o dos veces por semana para verificar su funcionamiento y descargar la información registrada.

Con el fin de tener una estimación de la densidad de ambas especies de palmas en el sitio conservado se utilizó el método conocido como muestreo en T-cuadrada (Manly, 1992). Este método permite estimar una densidad a partir de una cantidad m de puntos aleatorios en los que se mide una primera distancia hacia el individuo más cercano (X_i), y a partir de este individuo se mide una segunda distancia hacia el vecino más cercano de la misma especie (Y_i). La segunda búsqueda se realiza únicamente en el área por encima de una “T” imaginaria que se forma con la primera área de búsqueda (Figura 4).

En total se realizaron 10 puntos en los que se buscaron individuos de ambas especies. Sin embargo, en el caso de *B. major* solamente se obtuvo información en cuatro puntos. Cada uno de los puntos iniciales estaba a una distancia de al menos 600 m del río Lacantún para evitar un posible efecto de borde. Además, cada uno de estos puntos se definió tomando en cuenta tener al menos 1 km de separación entre ellos.

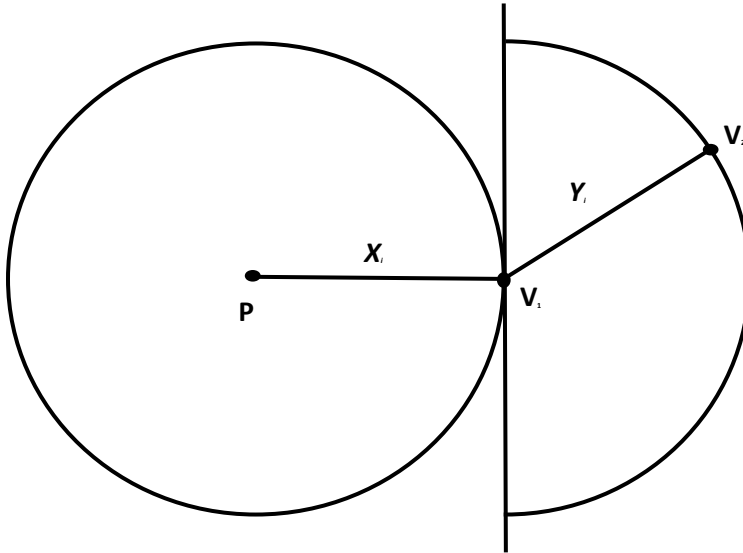


Figura 4. Método de muestreo utilizado en la estimación de las densidades de las palmas en el sitio conservado. A partir de un punto aleatorio P , se busca al individuo más cercano (V_1), posteriormente a partir de este individuo se busca al siguiente individuo más cercano (V_2).

Para el cálculo de las densidades con las medidas obtenidas se utilizaron las siguientes ecuaciones

$$\widehat{D}^* = \sqrt{\widehat{D}_x * \widehat{D}_y}$$

$$\widehat{D}_x = m / \sum_{i=1}^m A_{xi}$$

$$\widehat{D}_y = m / \sum_{i=1}^m A_{yi}$$

$$EE(D^*) = \frac{\sqrt{(EE_{\widehat{D}_x})^2 + (EE_{\widehat{D}_y})^2}}{2\widehat{D}^*}$$

$$EE_{\widehat{D}_x} = \frac{EE_{A_{xi}} \widehat{D}_x^2}{\sqrt{m}}$$

$$EE_{\widehat{D}_y} = \frac{EE_{A_{yi}} \widehat{D}_y^2}{\sqrt{m}}$$

donde: \widehat{D}^* = densidad estimada con base a X_i y Y_i , \widehat{D}_x = densidad estimada con base a X_i , \widehat{D}_y = densidad estimada con base a Y_i , m = cantidad de puntos aleatorios, A_{xi} = área de la superficie circular muestreada con radio X_i , A_{yi} = área de la superficie circular muestreada con radio Y_i , $EE(D^*)$ = error estándar de \widehat{D}^* , $EE_{\widehat{D}_x}$ = error estándar de \widehat{D}_x , $EE_{A_{xi}}$ = error estándar de los valores A_{xi} , y $EE_{A_{yi}}$ = error estándar de los valores A_{yi} .

3.4. Abundancia y características nutricionales de los frutos de las plantas focales

En el piso y debajo de la copa de cada uno de los individuos focales de *A. butyracea*, se colocó un cuadro de 1 m × 1 m, a cada cuadro se le tomó una fotografía cada vez que la cámara trampa era revisada (ca. una vez por semana). El tamaño de cuadro se definió con base en la observación de que la mayoría de los frutos se acumulaban en esta área, esto debido a que los frutos provienen de una sola infructescencia. En las fotos se contó el número de frutos disponibles, esta información se utilizó para estimar la densidad de frutos debajo de cada una de las palmas focales, se probó la presencia de variación en la cantidad de frutos entre plantas focales con la prueba de Bartlett. Con las estimaciones de los frutos acumulados en el suelo, se construyó una línea de tendencia para cada uno de los sitios, a lo largo del periodo de muestreo, ajustada con múltiples regresiones lineales, tomando a los frutos como variable dependiente y la fecha de muestreo como variable independiente.

Dado que había pocos frutos de *B. major* en el suelo, se cuantificó la cantidad de frutos presentes en las infructescencias, y en cada ocasión en la que se revisaba las estaciones de monitoreo se contaba la cantidad de frutos no removidos por la fauna.

Se colectaron 30 frutos maduros de cada especie con el fin de realizar un análisis de humedad, minerales, proteína, fibra, lípidos, carbohidratos no estructurales y valor energético, para lo cual se separaron los datos de la cáscara con pulpa y del endospermo. Los métodos detallados se describen a continuación:

- a) Humedad. Determinación mediante la diferencia entre el peso húmedo y peso seco después de que las muestras fueron almacenadas en una estufa a 100° C durante 4 h (NOM-116-SSA1-1994; SSA, 1995).
- b) Minerales. Determinación mediante incineración en mufla a 550° C durante 6 h de la materia seca que se obtuvo en la determinación del porcentaje de humedad (NMX-F-607-NORMEX-2002; NORMEX, 2002).
- c) Proteína. Determinación mediante la digestión de las muestras durante 100 min a 377° C, destilación con ácido bórico al 1% y mezcla de catalizadores, y titulación con solución de ácido sulfúrico 0.05N (NMX-F-608-NORMEX-2002; NORMEX, 2002).
- d) Fibra. Cuantificación mediante digestión ácida/alcalina en equipo Labconco con solución de ácido sulfúrico 0.255N e hidróxido de sodio 0.313N, filtrado en crisol Gooch (NMX-F-613-NORMEX-2003; NORMEX, 2003).
- e) Lípidos. Determinación mediante el método de extracción Soxhlet usando éter de petróleo como solvente durante 10 h (NMX-F-615-NORMEX-2004; NORMEX, 2004).

- f) Carbohidratos no estructurales. Determinación por la diferencia entre el 100% y el porcentaje calculado de minerales, proteína, fibra y lípidos.

3.5. Organización de base de datos de registros de la fauna asociada a las palmas focales

Los videos obtenidos se organizaron en una base de datos con la siguiente información: nombre del archivo, nombre de la estación en la que se generó el video, especie de la palma en la que se encontraba la estación, tratamiento (conservado/perturbado), Clase, Orden y especie del organismo registrado, fecha, hora, presencia/ausencia de interacción con los frutos, duración en segundos del registro, cantidad de frutos consumidos o acarreados y número de individuos presentes en el video. Se determinó que existía una interacción con los frutos cuando éstos eran consumidos o removidos por los mamíferos.

3.5.1. Frecuencia de captura e independencia de las unidades de muestreo. Con cada una de las especies de mamíferos en las que se obtuvo evidencia de su interacción con los frutos se calculó la frecuencia de captura a nivel de árbol focal con la siguiente fórmula

$$FC = \frac{\text{Número de eventos registrados}}{\text{Esfuerzo de muestreo}} \times 100 \text{ días trampa} - \text{cámara}$$

donde el esfuerzo de muestreo representa el número de días de monitoreo.

Con el fin de no sobreestimar ni subestimar la actividad de las especies, al contar cada uno de sus registros como un evento independiente o tomando un tiempo mínimo de independencia muy grande, se agruparon los videos de la misma especie de mamíferos registrados en la misma especie de palma en cada uno de los sitios con base a un tiempo mínimo de independencia específico para cada una de ellas. Este tiempo mínimo de independencia se obtuvo aplicando la metodología descrita en Camargo-Sanabria y

Mendoza (2016). Este método consiste en graficar el cambio en el número de agrupamientos de videos conforme aumenta el intervalo de tiempo (de 1 a 1440 min) usado para agruparlos. Con este procedimiento se obtiene el tiempo mínimo en el que el número de eventos (agrupamientos de videos) se mantiene sin mayores cambios, el cual se observa como una “meseta” en la gráfica (Figura A1, Apéndice), y es este tiempo el que se utiliza para definir eventos independientes.

Se utilizó el método de Mantel para evaluar si existía autocorrelación espacial en la fauna de mamíferos (composición y frecuencia) que interactuaron con los frutos de las palmas focales de las dos especies. Para realizar este análisis se calcularon dos tipos de distancias: 1) distancia física entre las plantas focales en las que se colocó cada estación de fototrampeo, y 2) la disimilitud en la fauna de mamíferos registrados en cada árbol usando el índice de Bray-Curtis que se calcula con base en las frecuencias de captura de cada especie en cada estación. Este análisis fue realizado con el paquete Vegan de R (Oksanen *et al.*, 2015) y se llevó a cabo para cada una de las especies de palmas en cada uno de los sitios de estudio y en cada área agrupando los datos de las dos especies de palma.

3.6. Estimadores de riqueza y composición de los ensambles de mamíferos frugívoros registrados en las especies de palmas focales

Con el fin de describir la riqueza de especies de mamíferos que se registraron en cada una de las especies de palma y en cada sitio se construyeron curvas de acumulación usando la función *specaccum* del paquete Vegan de R tomando en cuenta la presencia/ausencia de las especies en cada día cámara-trampa (Oksanen *et al.*, 2015). Estas curvas también sirvieron para comparar la riqueza de mamíferos observada en las dos especies de palmas y en el sitio conservado y perturbado utilizando el esfuerzo de muestreo común más pequeño.

Además, en cada caso se calcularon los estimadores Chao 2 y Jackknife de primer y segundo orden y Bootstrap para estimar la riqueza total asociada a cada especie de palma en cada sitio y calcular la completitud del muestreo. Esto se realizó para el caso donde se incluían todas las especies de mamíferos registradas durante el estudio, pero también utilizando únicamente a aquellas especies donde existió evidencia de interacción con los frutos.

Para comparar los ensambles de mamíferos frugívoros terrestres que interactuaron con los frutos de *A. butyracea* en el sitio conservado y perturbado, de *B. major* en el sitio conservado y perturbado y *A. butyracea* y *B. major* en el sitio conservado, se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Este análisis se aplicó utilizando el índice de Bray-Curtis, basado en las frecuencias de captura de las diferentes especies, y la función *metaMSD* del paquete *Vegan* de R (Oksanen *et al.*, 2015). Adicionalmente, mediante un análisis de similitud (ANOSIM) se evaluó si existían diferencias estadísticas entre la composición de los diferentes ensambles.

3.7. Fuerza de interacción entre mamíferos y frutos

Se calculó una medida de la fuerza de interacción (FI) entre cada especie de mamífero frugívoro terrestre y cada una de las palmas focales. Esta medida se basó en el producto de la proporción de días que cada especie de mamífero fue registrada en los árboles focales (días presentes/total de días cámara-trampa), proporción de días del muestreo en la que se registró interacción (días con interacción/días presente), promedio del tiempo frente a la cámara por evento, proporción de individuos interactuando (individuos que interactuaron/individuos registrados) y el cociente del total de frutos consumidos o acarreados, entre el promedio de individuos en los eventos de interacción y entre el número de eventos. Esto es una modificación del cálculo utilizado por Camargo-Sanabria y

Mendoza (2016). Los valores obtenidos se estandarizaron dividiéndoles entre el máximo valor obtenido. Se obtuvo un promedio de los valores de la FI de cada mamífero para las palmas de la misma especie y el mismo sitio.

Por otra parte, se evaluó la relación entre la cantidad de frutos acumulados en el suelo a lo largo del período de muestreo y el número de eventos de interacción, mediante análisis de correlación en cada una de las especies de palmas focales y condiciones (perturbado/conservado), se consideró a la cantidad de frutos como variable independiente y al número de eventos como variable dependiente.

3.8. Comparación de los patrones de actividad diaria de la fauna de frugívoros en el sitio conservado y el perturbado

Se calculó el traslape de actividad a lo largo del día de las especies que interactuaron con los frutos acumulados en el suelo en cada uno de los sitios (Linkie y Ridout, 2011). Los índices de traslape y sus intervalos de confianza correspondientes se calcularon usando el paquete *overlap* del programa R (Meredith y Ridout, 2016).

Se hicieron estas comparaciones con las especies que se registraron en ambos sitios y que contaban con al menos 10 registros en cada uno de ellos, y agrupando todos los registros sin importar la especie de mamífero. Se utilizó el coeficiente de traslape $\hat{\Delta}_1$ ya que éste es el más adecuado con tamaños de muestras pequeños (Linkie y Ridout, 2011).

4. RESULTADOS

4.1. Características de las plantas focales

Se calculó una densidad de 82 ± 1.13 individuos de *A. butyracea*/km², y 8574 ± 126.35 tallos de *B. major*/km² en el sitio conservado.

La densidad de frutos de *A. butyracea* disponibles en el suelo en el sitio conservado varió a través del tiempo entre un mínimo de 5 y un máximo de 647 frutos/m² (Figura 5).

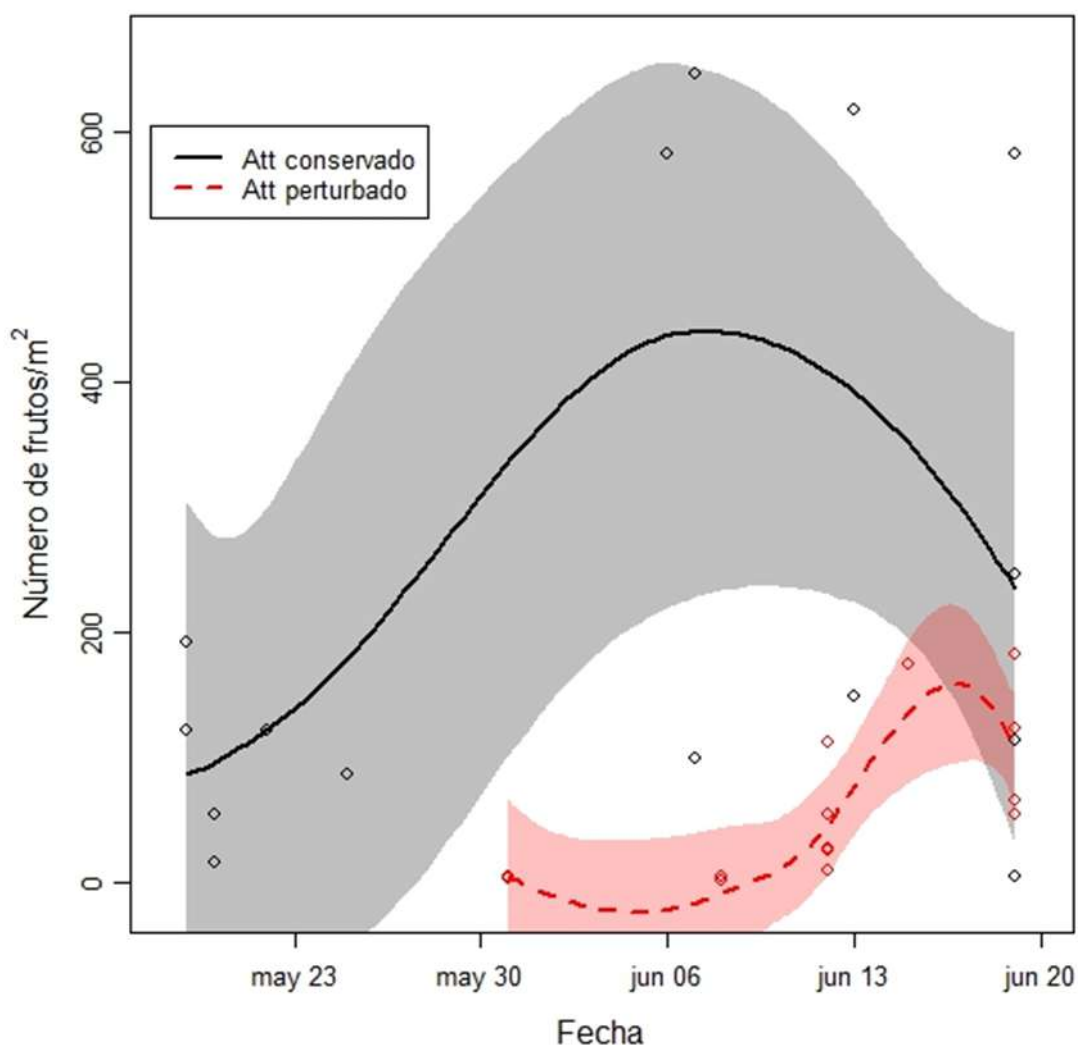


Figura 5. Número de frutos disponibles/m² de *Attalea butyracea* en el sitio conservado y el sitio perturbado, se muestran los intervalos de confianza al 95%, nótese el menor número de frutos en el sitio perturbado durante la mayor parte del tiempo de estudio. Curvas ajustadas con múltiples regresiones lineales.

Mientras que en el sitio perturbado la densidad varió entre un mínimo de 1 y un máximo de 182 frutos/m² (Figura 5). Además, se presentó variación en la disponibilidad de frutos acumulados en el suelo entre los individuos de las palmas focales de *A. butyracea* ($X^2=4.65, p=0.031, n=28$; Figura 6).

La cantidad de frutos en las infructescencias intactas de *B. major* varió entre un mínimo de 28 y un máximo de 120 frutos en el sitio conservado, con un promedio de 50

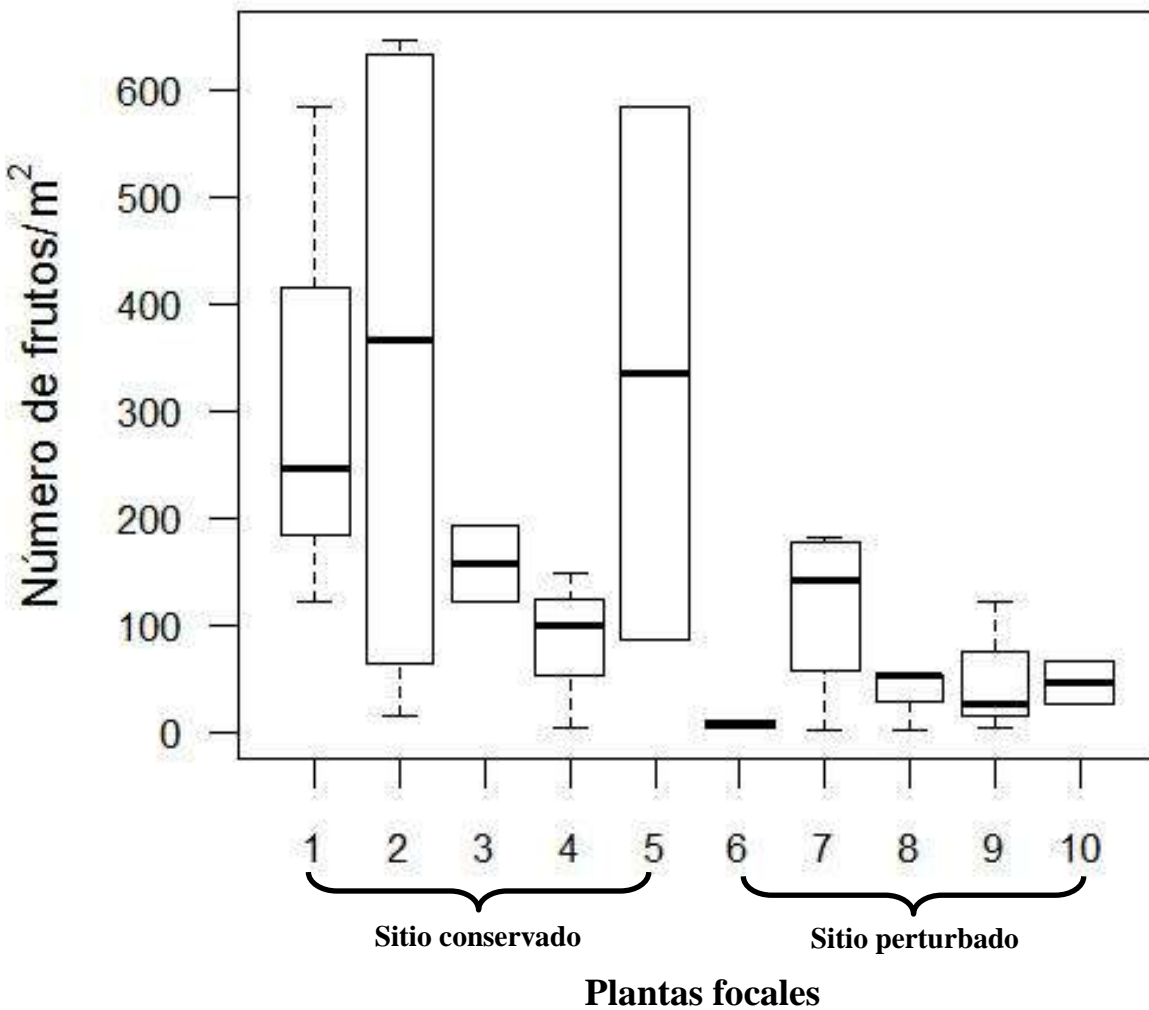


Figura 6. Variación de la disponibilidad de frutos en el suelo durante el tiempo muestreado en cada una de las plantas focales de *Attalea butyracea*.

frutos/infructescencia. Mientras que en el sitio perturbado la cantidad de frutos en las infructescencias varió entre un mínimo de 42 y un máximo de 50, con un promedio de 47 frutos/infructescencia.

El análisis bromatológico de la pulpa y semilla de los frutos de las especies focales arrojó que la principal diferencia entre ambas especies es el mayor porcentaje de fibra y lípidos en la pulpa de *A. butyracea*, mientras que la pulpa de *B. major* cuenta con un mayor porcentaje de carbohidratos no estructurales (Tabla 2).

4.2. Registros de la fauna asociada a las palmas focales

Se acumuló un total de 339 días cámara trampa de esfuerzo de muestreo: 126 y 54 en *A. butyracea* en el sitio conservado y perturbado, respectivamente. En comparación, en *B. major* se acumularon 111 y 48 días cámara trampa en el área conservada y perturbada, respectivamente. Este esfuerzo de muestreo generó un total de 973 videos con al menos un vertebrado presente en cada uno de ellos. En 800 de estos videos se observaron mamíferos interactuando con los frutos. En el caso de *A. butyracea* se obtuvieron 250 y 517 en el sitio conservado y perturbado, respectivamente. En el caso de *B. major* se registraron 32 y 1 en el sitio conservado y perturbado, respectivamente.

Tabla 2. Contenido de macronutrientes de la pulpa y semilla de los frutos de las especies focales de palmas.

Especie	Parte	Humedad (%)	Minerales (%)	Proteína (%)	Fibra (%)	Lípidos (%)	Carbohidratos no estructurales (%)
<i>Attalea butyracea</i>	Pulpa	71.52	6.20	3.47	47.43	14.40	28.49
	Semilla	27.91	1.56	3.97	28.18	14.20	52.09
<i>Bactris major</i>	Pulpa	84.19	7.80	4.01	18.73	0.96	68.50
	Semilla	47.18	1.69	5.11	32.75	13.72	46.72

En total, sin discriminar entre especies que interactuaron y las que no, se registraron 20 especies de vertebrados, seis de ellas fueron aves. En el sitio conservado se registró una especie de ave en las cámaras colocadas frente las palmas de *A. butyracea* y cinco en *B. major*. En el sitio perturbado sólo se registraron dos especies de aves en *B. major*. Por otra parte, se registraron 13 especies de mamíferos en *A. butyracea*, nueve en el área conservada y cinco en la perturbada. Asimismo, se registraron 11 especies de mamíferos en *B. major* en el sitio conservado y nueve en el sitio perturbado. Sólo se registró una especie de reptil en *A. butyracea* en el sitio perturbado (Tabla A2, Apéndice).

Con base en los videos registrados se obtuvo evidencia de que nueve especies de mamíferos consumieron o manipularon los frutos de *A. butyracea* y *B. major* (Figura A2 y A3, Apéndice). El ensamble de mamíferos frugívoros terrestres que interactuaron con los frutos presentó una mayor riqueza de especies en el caso de las palmas de *A. butyracea* en el sitio conservado (Tabla 3).

Tabla 3. Especies de mamíferos que interactuaron con los frutos de *A. butyracea* y *B. major*, se anexa su masa corporal y el estatus en la IUCN y la NOM-059.

Especies	<i>Attalea butyracea</i> ^a		<i>Bactris major</i> ^a		Masa corporal (kg) ^b	Estatus IUCN ^c	Estatus NOM-059 ^d
	Conservado	Perturbado	Conservado	Perturbado			
<i>Cuniculus paca</i>	SÍ	SÍ	NO	NO	5-13	LC	-
<i>Dasyprocta punctata</i>	SÍ	-	SÍ	NO	2-5	LC	-
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	SÍ	NO	NO	-	2.5-7	LC	-
<i>Dicotyles crassus</i>	SÍ	SÍ	-	NO	15-30	LC	-
<i>Nasua narica</i>	SÍ	SÍ	-	NO	3-6	LC	-
<i>Philander opossum</i>	SÍ	SÍ	NO	NO	0.3-0.7	LC	-
<i>Sciurus sp.</i>	SÍ	-	SÍ	SÍ	0.4-0.7	-	-
<i>Tapirella bairdii</i>	SÍ	-	NO	NO	150-300	EN	P
<i>Tayassu pecari</i>	SÍ	-	NO	-	25-42	VU	P

^a “SÍ”: sí interactuó con los frutos; “NO”: no interactuó con los frutos; “-”: no se registró.

^b La masa corporal de cada una de las especies se tomó de Aranda (2012).

^c “EN”: en peligro; “LC”: preocupación menor; “VU”: vulnerable, “-”: sin categoría.

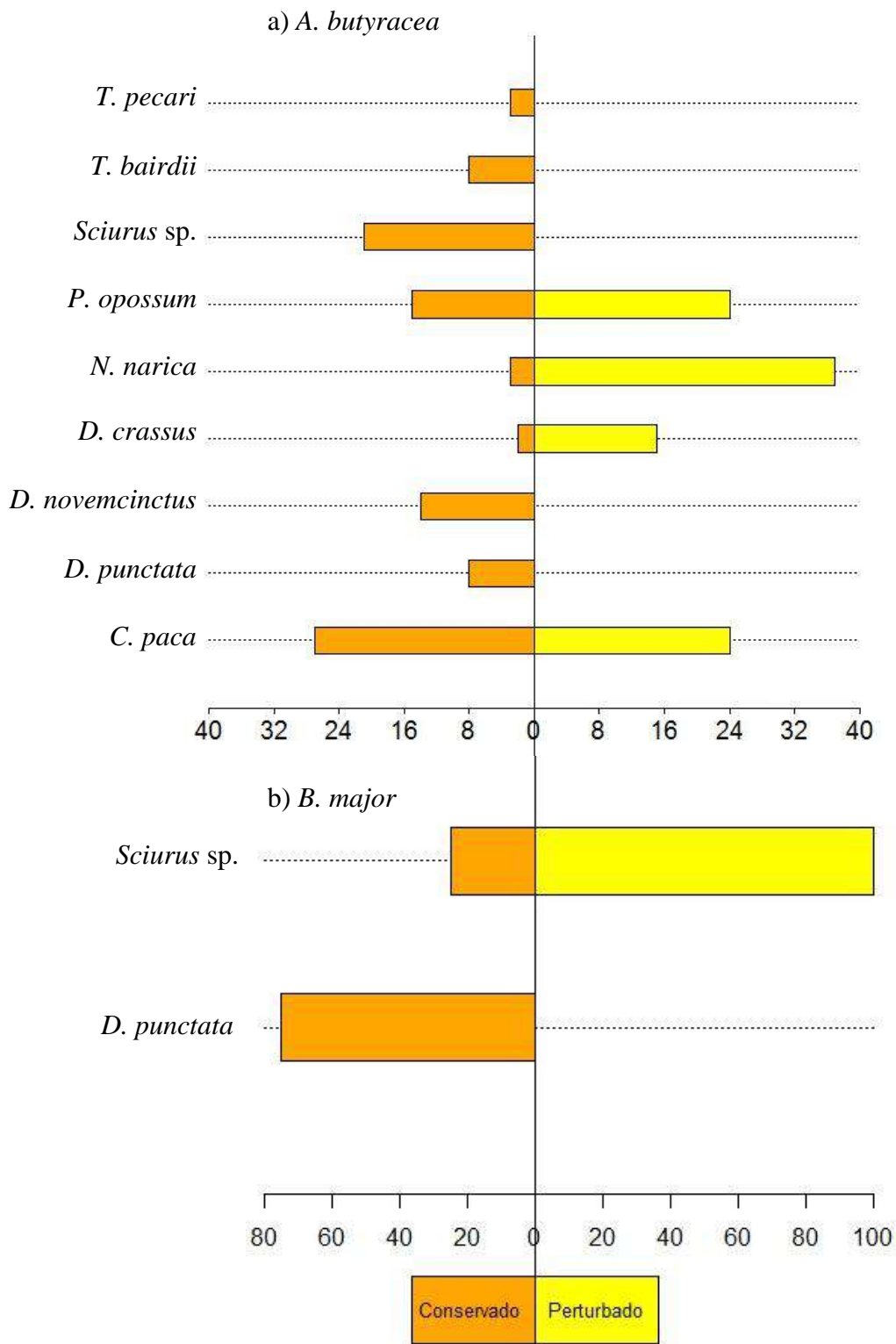
^d “P”: en peligro de extinción; “-”: sin categoría.

4.2.1. Frecuencia de captura e independencia de las unidades de muestreo. Los 800 videos con interacción entre frutos y mamíferos se agruparon en un total de 124 eventos. De estos, 66 sucedieron en *A. butyracea* en el sitio conservado y 41 en el perturbado. En comparación 16 eventos sucedieron en *B. major* en el sitio conservado y uno en el sitio perturbado (Figura 7). La especie de mamífero con la mayor frecuencia de registro, de manera global, fue *Cuniculus paca*. Esta misma especie de mamífero fue la que se registró de manera más frecuente en *A. butyracea* en el sitio conservado. En contraste, *Nasua narica* fue la especie más registrada en *A. butyracea* en el sitio perturbado y *Dasyprocta punctata* en *B. major* en el sitio conservado (Figura 7).

En ninguno de los casos se encontró evidencia de autocorrelación espacial en términos de la composición de la fauna que interactuó con los frutos de las palmas focales: 1) *A. butyracea* en el sitio conservado ($r=-0.114$ $p=0.575$, $n=5$), 2) *A. butyracea* en el sitio perturbado ($r=-0.18$, $p=0.467$, $n=5$), 3) *B. major* en el sitio conservado ($r=-0.337$, $p=0.95$, $n=5$), 4) ambas especies de palmas en el sitio conservado ($r= -0.11$, $p=0.754$, $n=10$), y 5) ambas especies de palmas en el sitio perturbado ($r=0.683$, $p=0.111$, $n=9$). En el caso de *B. major* en el sitio perturbado no fue posible realizar esta prueba estadística.

4.3. Estimadores de riqueza y composición de los ensambles de mamíferos frugívoros registrados en las especies de palmas focales

Las curvas de rarefacción usando los registros de todas las especies de mamíferos muestran que *A. butyracea* en el sitio conservado presenta la mayor riqueza de especies asociadas. Sin embargo, los intervalos de confianza del 95% de las curvas respectivas de *A. butyracea* y *B. major* en ambas condiciones se traslapan. En el caso de *A. butyracea* la curva casi alcanza la asíntota. Esta situación contrasta con la observada en el caso de *B. major* (Figura 8). Con el tamaño mínimo de muestreo no es evidente una diferencia en la riqueza de



Porcentaje de eventos de interacción en condiciones contrastantes de perturbación humana

Figura 7. Porcentaje de eventos de las especies de mamíferos frugívoros que interactuaron con los frutos de (a) *Attalea butyracea* y (b) *Bactris major* en cada uno de los sitios.

especies de mamíferos registradas en ambas especies de palmas. Los estimadores de riqueza Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 y Bootstrap indican que en *B. major*, se esperaría encontrar una mayor riqueza de especies en el sitio conservado. De igual manera en el caso de *A. butyracea*, la mayor riqueza esperada correspondería al sitio conservado (Tabla A3, Apéndice).

La curva de rarefacción considerando solo los mamíferos frugívoros que visitaron a las plantas focales de *A. butyracea* en el sitio conservado se encuentra tanto por encima de los intervalos de confianza de las curvas correspondientes a *A. butyracea* en el sitio perturbado como de *B. major* en el sitio conservado (Figura 9). Asimismo, los diferentes estimadores de riqueza indican que se esperaría encontrar la mayor riqueza de especies en el ensamble de mamíferos frugívoros terrestres asociado las plantas de *A. butyracea* en el sitio conservado, seguido por la misma especie en el sitio perturbado (Tabla A3, Apéndice).

La composición de los ensambles de mamíferos que interactuaron con los frutos de *A. butyracea* y *B. major* en el sitio conservado fue diferente (ANOSIM, $R=0.503$, $p=0.012$; Figura 10.a). Asimismo, los ensambles registrados en *A. butyracea* en el sitio conservado y el perturbado fueron estadísticamente diferentes (ANOSIM, $R=0.375$, $p=0.028$; Figura 10.b). No fue posible realizar esta comparación entre los ensambles que interactuaron con *B. major* en ambos sitios debido a que solamente se registró un evento de interacción en el sitio perturbado.

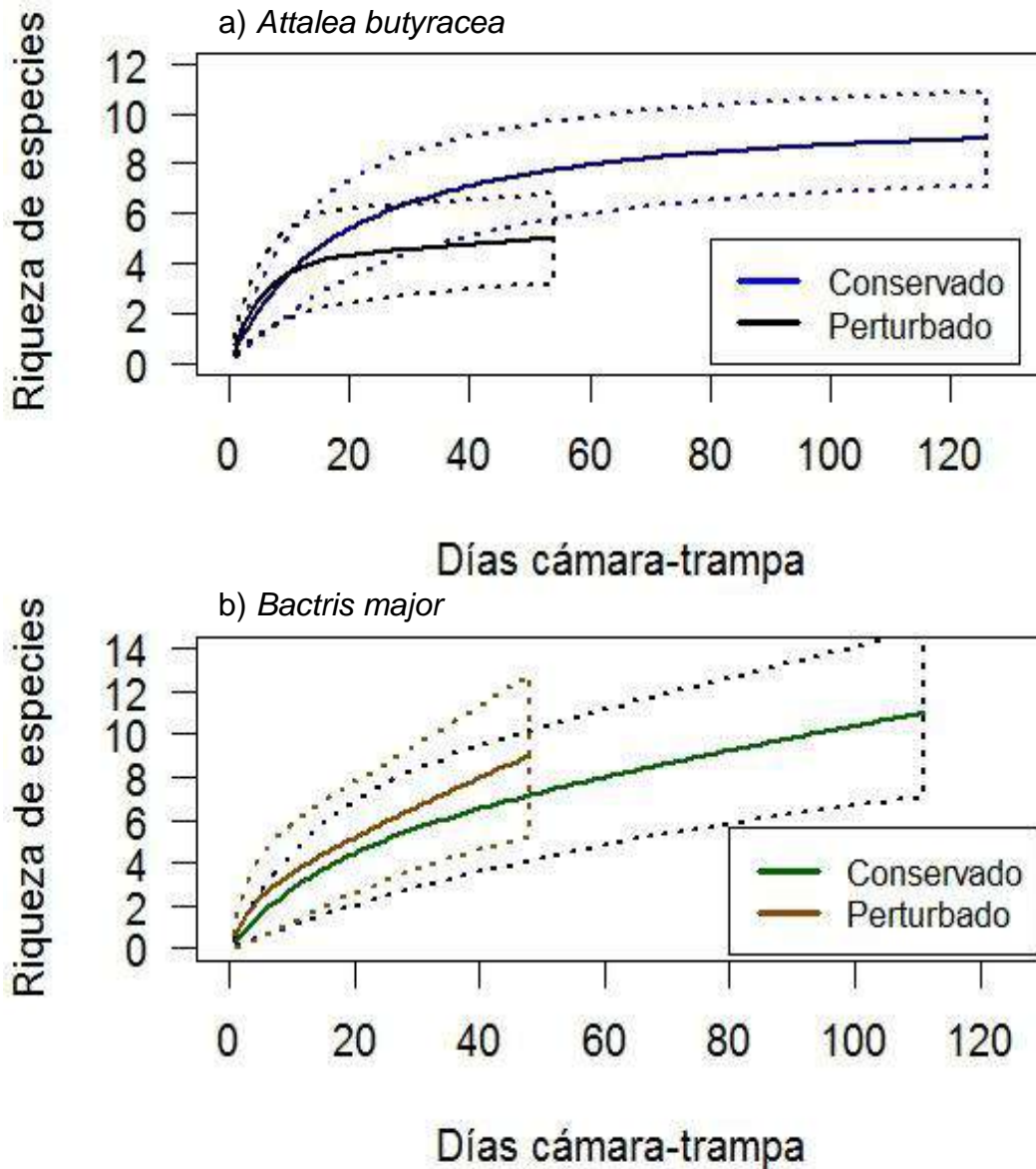


Figura 8. Curvas de rarefacción de especies (líneas continuas) utilizando los registros de todas las especies de mamíferos. Las líneas puntuadas corresponden a los intervalos de confianza al 95%.

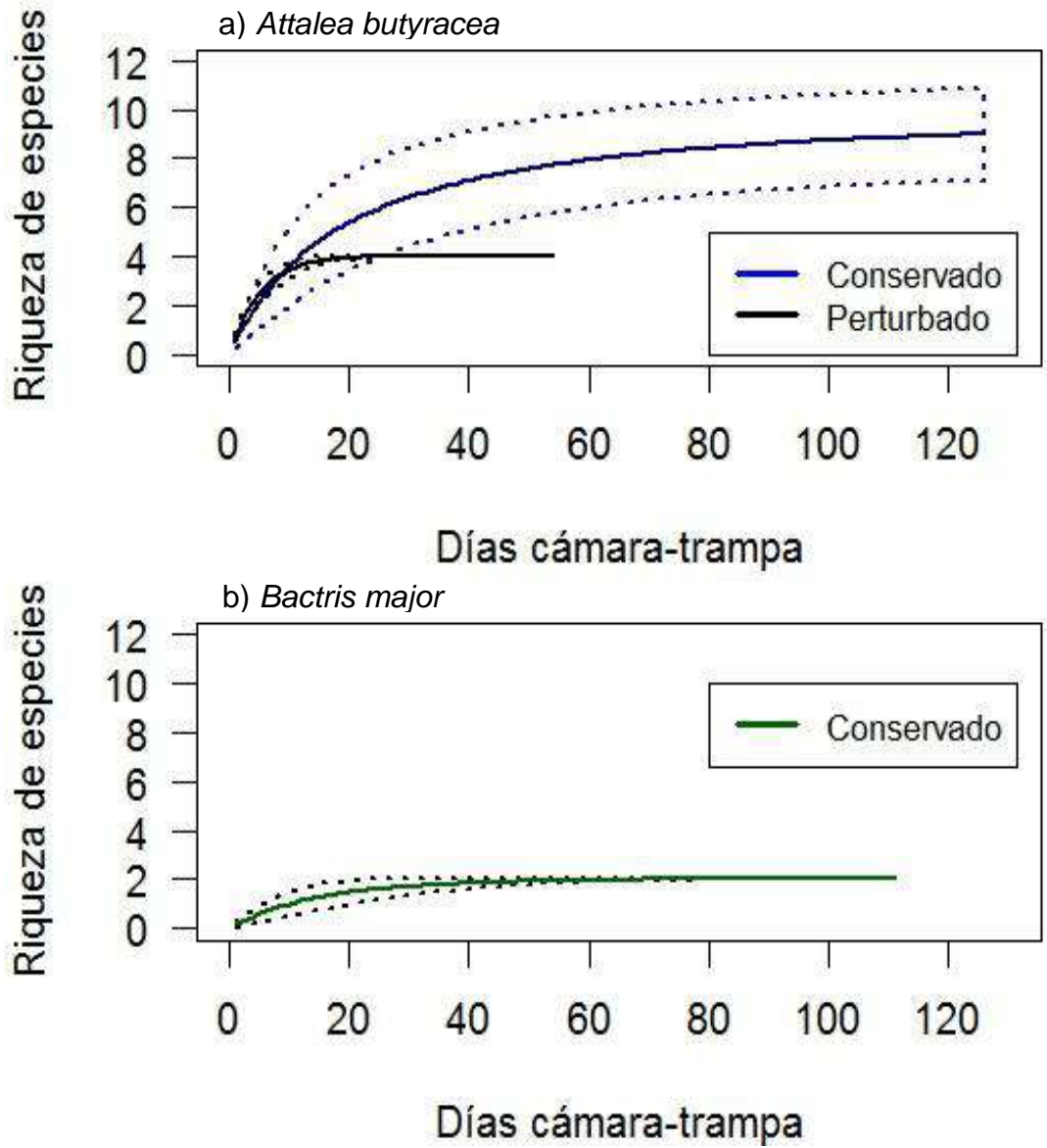


Figura 9. Curvas de rarefacción de especies utilizando solamente los registros de los mamíferos frugívoros con los intervalos de confianza al 95%.

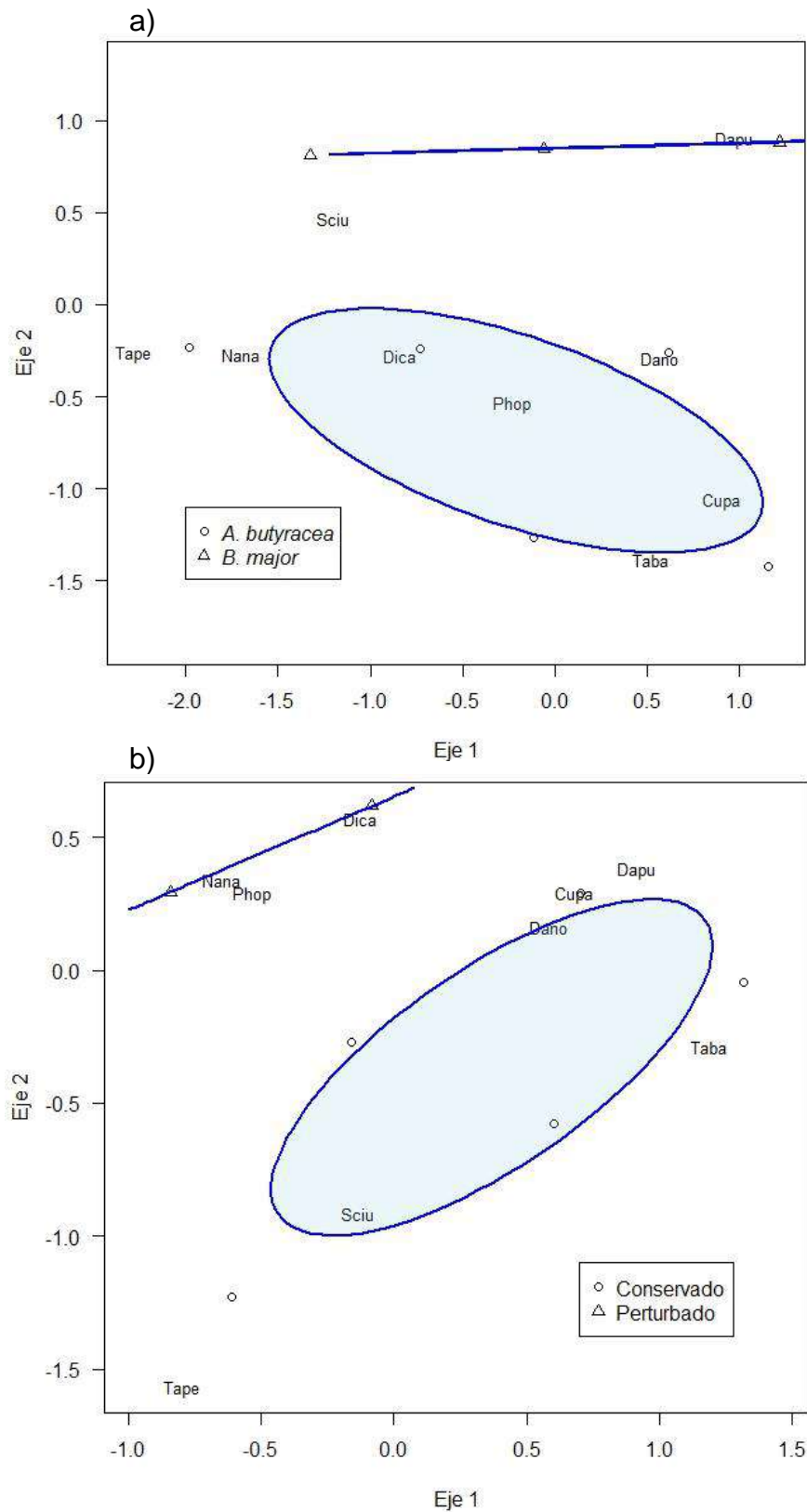


Figura 10. Escalamiento multidimensional no métrico para comparar la composición del ensamble de mamíferos frugívoros que interactuó con las plantas focales de (a) *A. butyracea* y *B. major* en el sitio conservado (estrés=0.0170), y (b) con las plantas focales de *A. butyracea* en el sitio conservado y perturbado (estrés=0.0467), basado en las frecuencias de captura de cada mamífero. Las elipses representan los intervalos de confianza a nivel de 0.95. Clave de especies: Cupa= *C. paca*, Dapu= *D. punctata*, Dano= *D. novemcictus*, Dica= *D. crassus*, Nana= *N. narica*, Phop= *P. opossum*, Sciu= *Sciurus* sp., Taba= *T. bairdii*, Tape= *T. pecari*.

4.4. Fuerza de interacción entre mamíferos y frutos

La especie de mamífero con mayor fuerza de interacción con *A. butyracea* en el sitio conservado fue *T. bairdii*, mientras que la especie con la menor fuerza fue *Sciurus* sp. En contraste, en el sitio perturbado, la especie con mayor fuerza de interacción fue *N. narica*, mientras que *C. paca* presentó la menor fuerza de interacción (Tabla A4, Apéndice; Figura 11). En el caso de *B. major* en el sitio conservado la especie con la mayor fuerza de interacción fue *D. punctata*. En el sitio perturbado no hubo suficiente información para determinar este valor (Tabla A4, Apéndice).

En el caso de *A. butyracea* en el sitio conservado, se observa que la cantidad de frutos por m² y el número eventos de interacción varían conjuntamente, aumentando o disminuyendo al mismo tiempo (Figura 12.a). Sin embargo, en el caso de *A. butyracea* en el sitio perturbado, inicialmente se observa un aumento en el número de eventos de interacción, pero no de frutos disponibles en el suelo, y cuando los frutos acumulados aumentan la cantidad de eventos de interacción disminuye (Figura 12.b). Aunque se observan tendencias, en ningún caso se encontró una correlación significativa entre la cantidad de frutos acumulados en el suelo y el número de registros de interacción: sitio conservado ($r=-0.38$, $p=0.35$), sitio perturbado ($r=-0.37$, $p=0.50$).

La tasa de remoción de los frutos de *B. major* en el sitio conservado varió entre 0 y 100%, mientras que en el sitio perturbado la remoción fue prácticamente nula, con solo dos frutos removidos en un evento de interacción con *Sciurus* sp. La tasa de remoción de *A. butyracea* no pudo ser calculada por la constante caída de nuevos frutos maduros.

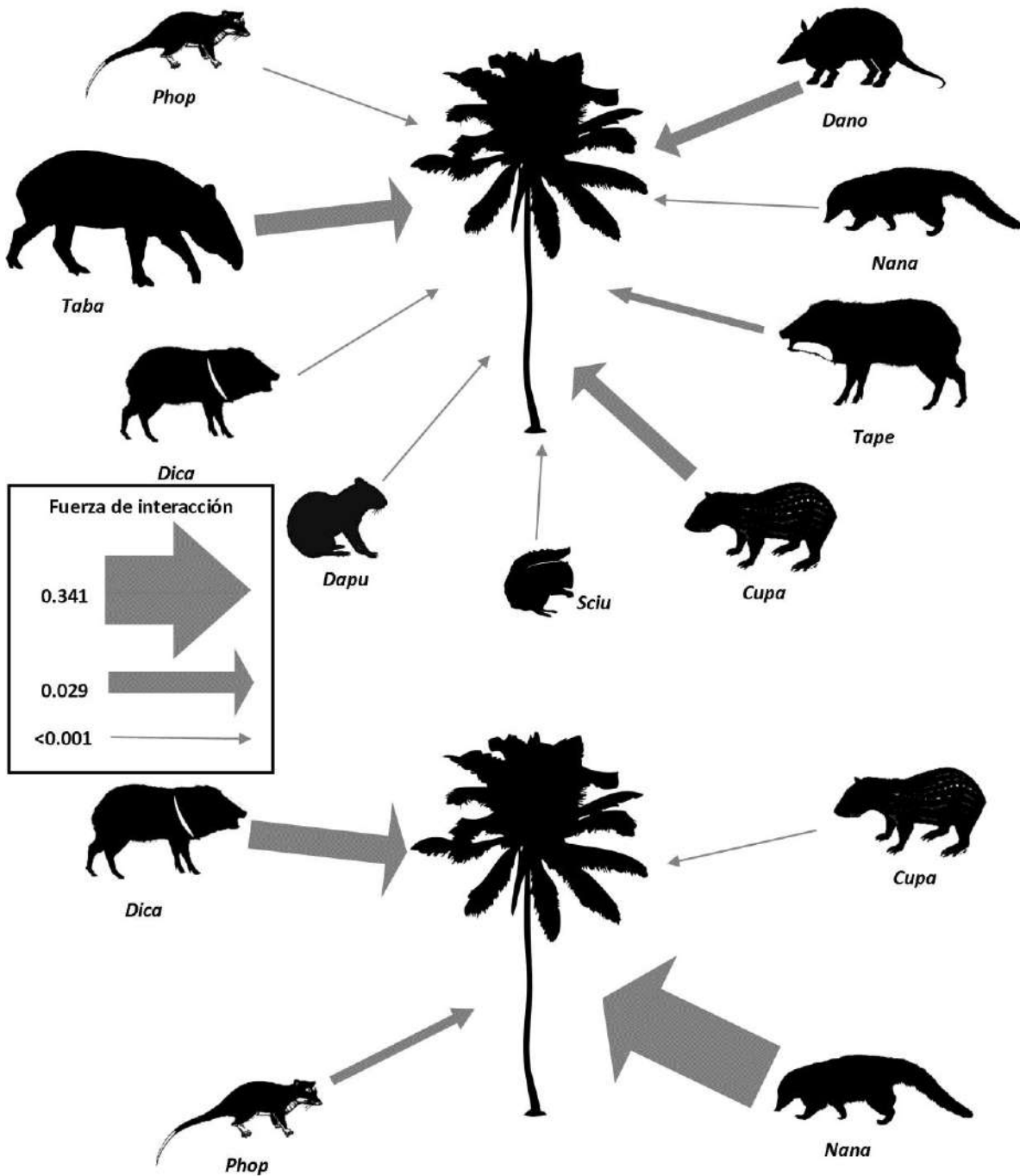


Figura 11. Ensamble de mamíferos frugívoros terrestres registrado en *Attalea butyracea* en el sitio conservado (arriba) y en el sitio perturbado (abajo), las flechas indican la fuerza de interacción con los frutos acumulados en el suelo. Código de especies: *Cupa*= *C. paca*, *Dapu*= *D. punctata*, *Dano*= *D. novemcictus*, *Dica*= *D. crassus*, *Nana*= *N. narica*, *Phop*= *P. opossum*, *Sciu*= *Sciurus sp.*, *Taba*= *T. bairdii*, *Tape*= *T. pecari*.

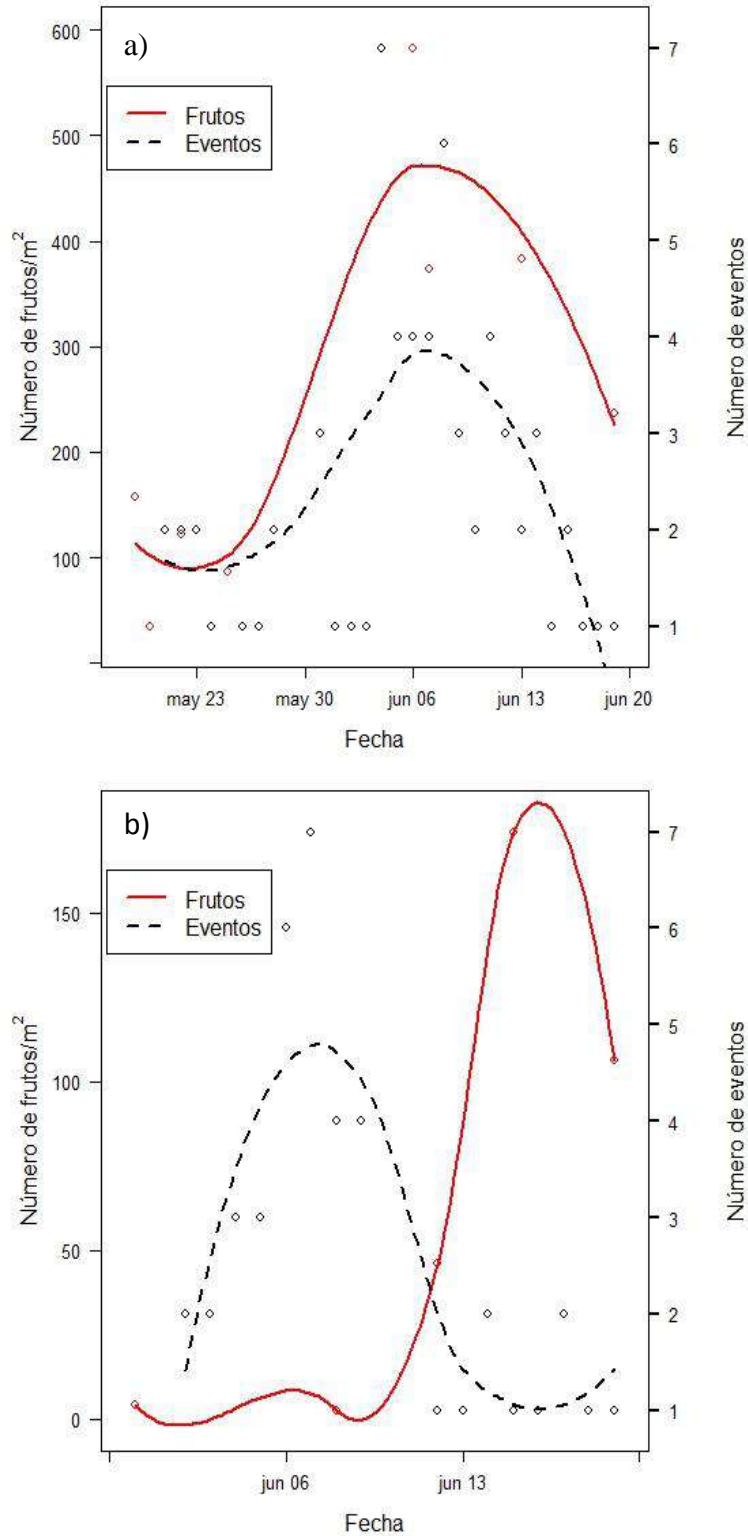


Figura 12. Cantidad de frutos disponibles en el suelo por m² y número de eventos de interacción registrados en los árboles focales de *Attalea butyracea*, se incluyen líneas de tendencia. (a) Sitio conservado, nótese la coincidencia en el número máximo de frutos y eventos registrados. (b) Sitio perturbado, nótese que la cantidad de frutos en el suelo fue menor cuando hubo mayor cantidad de eventos.

4.5. Comparación de los patrones de actividad diaria de la fauna de frugívoros en el sitio conservado y el perturbado

Solamente en el caso de las especies *C. paca* y *P. opossum*, que interactuaron con los frutos de *A. butyracea*, fue posible calcular el traslape de actividad entre el sitio conservado y perturbado (Figuras 13a y b, respectivamente). En el caso de *C. paca* se obtuvo un coeficiente de traslape de 0.726, con intervalos de confianza del 95%= 0.529-0.871. En *P. opossum* el coeficiente fue menor, de 0.567 (0.300-0.807).

Cuando se comparó el traslape de la actividad de toda la fauna que interactuó con los frutos de *A. butyracea* en el sitio conservado y perturbado se encontró que fue muy bajo, tan solo 0.297 (0.215-0.328; Figura 13c). Este análisis no se pudo llevar a cabo con los registros de *B. major* debido al tamaño de muestra en el sitio perturbado.

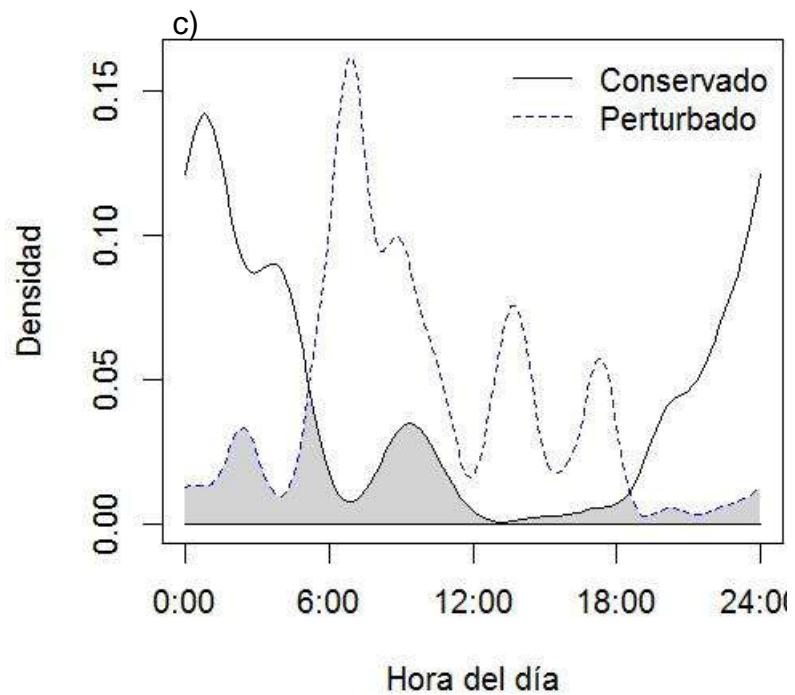
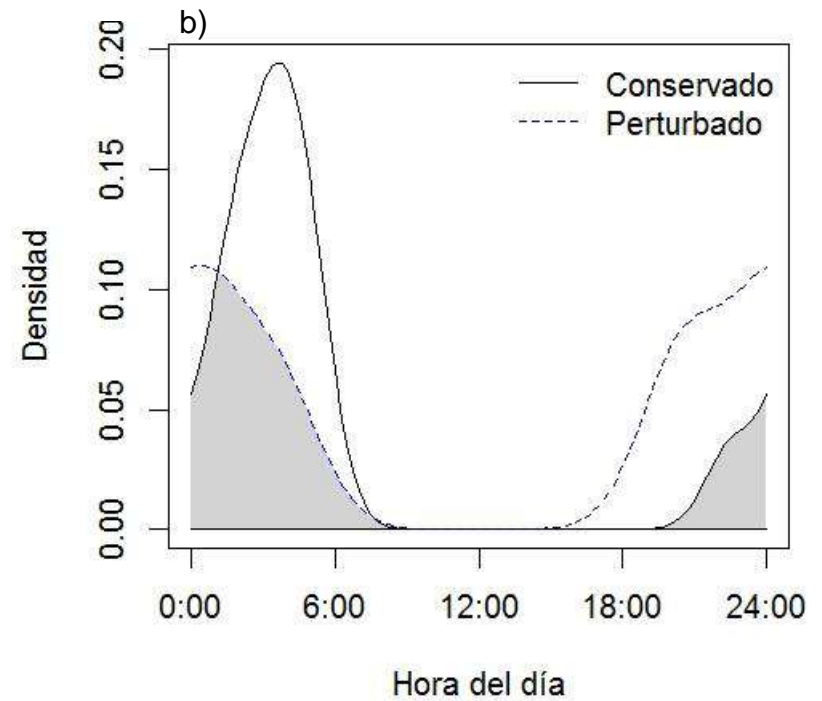
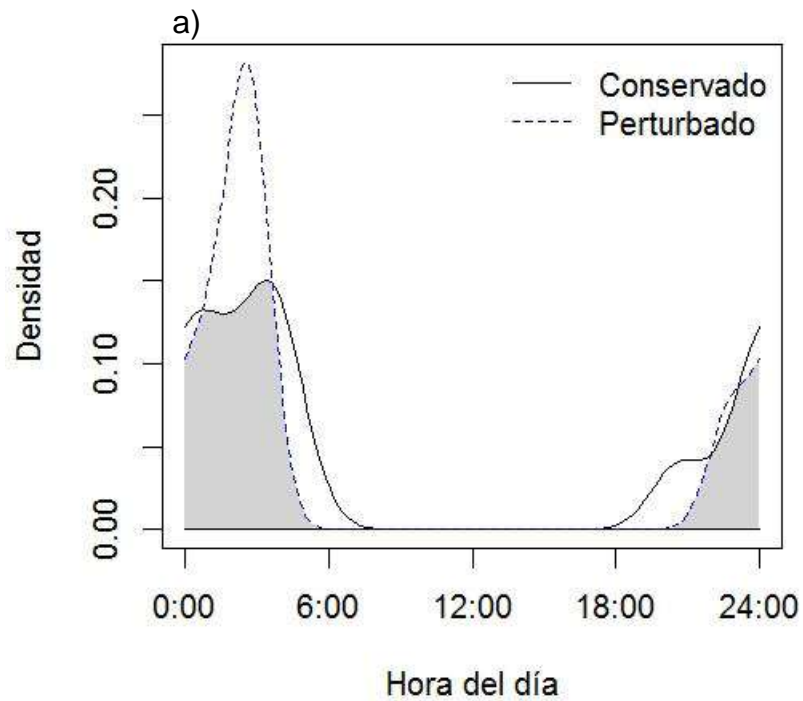


Figura 13. Traslape de la actividad de (a) *Cuniculus paca*, (b) *Philander opossum* y (c) todas las especies de mamíferos frugívoros registrados en los árboles focales de *Attalea butyracea* en el sitio conservado y perturbado.

5. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos respaldan las predicciones planteadas inicialmente. El ensamble de mamíferos frugívoros presentó una mayor riqueza de especies asociada a ambas especies de palmas en el sitio conservado. Las especies con tallas corporales grandes en cada uno de los sitios, presentaron la mayor fuerza de interacción con los frutos acumulados en el suelo. Tomando en cuenta todos los registros de la fauna que interactuó con los frutos de *Attalea butyracea*, los patrones de actividad entre en sitio perturbado y conservado fueron altamente contrastantes.

5.1. Riqueza y composición de los ensambles de mamíferos frugívoros

En el sitio conservado se observó una mayor riqueza de especies asociada a las palmas focales; las especies de mamíferos frugívoros que se registraron interactuando con los frutos de ambas especies de palmas en este sitio y que no se registraron en el sitio perturbado son: *D. punctata*, *D. novemcinctus*, *T. pecari* y *T. bairdii*, lo cual apoya que en los sitios con perturbación antropogénica las especies de tallas mayores son más susceptibles a ser extirpadas (Giacomini y Galetti, 2013; Dirzo *et al.*, 2014). Tanto el tapir como el pecarí de labios blancos son dos especies que se encuentran en riesgo de extinción de acuerdo a la UICN (García *et al.*, 2016; Keuroghlian *et al.*, 2013).

Camargo-Sanabria y Mendoza (2016) encontraron, en una comparación de la fauna de mamíferos visitante a dos especies de árboles, que la frecuencia de visita fue mayor en los árboles que proporcionan frutos con una mayor proporción de carbohidratos y que eran menos abundantes. En este estudio la especie con la mayor proporción de carbohidratos, *B. major*, fue la menos consumida por la comunidad de mamíferos frugívoros. La diferencia en la riqueza de los ensambles entre las dos especies de palmas en el sitio

conservado puede deberse a la mayor cantidad de lípidos disponibles en la pulpa de *A. butyracea*, los cuales representan energía de reserva (Young, 1976), que puede ser utilizada en los periodos con menor disponibilidad de frutos. Las diferencias también podrían deberse a que los frutos de *B. major* no se acumulan en grandes cantidades por metro cuadrado, como en el caso de *A. butyracea*; los frutos de *B. major* pueden estar disponibles de forma dispersa en toda el área que cubre un bactrizal, disminuyendo la probabilidad de capturar un evento en las estaciones de monitoreo (Jansen *et al.*, 2014).

No se evaluó la presencia de metabolitos secundarios en los frutos de ambas especies de palmas, pero, se sabe que en otras especies del género *Bactris* se acumulan compuestos fenólicos en los frutos que pueden generar un sabor amargo (Siqueira *et al.*, 2013; Rosa *et al.*, 2016). Es posible, por lo tanto, la presencia de metabolitos secundarios en *B. major* afectara su consumo por parte de la fauna silvestre (Cipollini y Levey, 1997), lo que podría explicar en parte la diferencia de ensambles asociados a las dos especies de palmas. En este sentido, la identificación de metabolitos secundarios en los frutos de *B. major* podría explicar baja tasa de consumo por parte de mamíferos silvestres.

5.2. Interacción entre mamíferos y frutos

El tapir fue la especie que presentó la mayor fuerza de interacción con *A. butyracea* en el sitio conservado, destacando la gran cantidad de frutos que consumió por evento de interacción. Al consumir una gran cantidad de recursos y modificar la vegetación, los herbívoros de grandes tallas pueden estructurar las comunidades de los mamíferos más pequeños mediante efectos directos e indirectos, tales como la competencia por el alimento y la transformación del hábitat (Guimarães *et al.*, 2008; O’Farril *et al.*, 2013; Ripple *et al.*, 2015). Se ha registrado que el tapir es un dispersor de esta especie de palma (Naranjo,

2009; Jansen *et al.*, 2014) lo que concuerda con el hecho de que se obtuvieron videos donde se observa que el tapir ingería las semillas de esta especie de palma. Esta interacción podría estar influyendo la distribución espacial de las plantas adultas de *A. butyracea*, generando parches explicados por el patrón de deposición de semillas en letrinas (Sica *et al.*, 2014) y su dispersión a distancias cortas a partir de las excretas por parte de roedores pequeños (Fragoso, 1997).

Además del tapir, las cuatro especies que tuvieron la mayor fuerza de interacción con *A. butyracea*, en el sitio conservado, tienen tallas corporales relativamente grandes, mientras que las especies con la menor fuerza de interacción son de talla media (Medellín, 1994). La ausencia de los mamíferos de grandes tallas en el sitio perturbado puede traducirse en un aumento en la cantidad de frutos disponibles para las otras especies de menores tallas, las cuales, en algunos casos aumentaron su fuerza de interacción al consumir una mayor cantidad de frutos (*N. narica*, *D. crassus* y *P. opossum*) que en el sitio conservado. Este efecto de la perturbación antropogénica en las interacciones puede ser catalogado como a nivel ecológico (Galetti y Dirzo, 2013).

La ausencia del pecarí de labios blancos en el sitio perturbado puede tener repercusiones en la cantidad de semillas depredadas en la base de las plantas parentales, ya que el papel ecológico de esta especie con las semillas de palmas es principalmente la depredación (Beck, 2006; Pérez-Cortez y Reyna-Hurtado, 2008). En los videos obtenidos se observa que el pecarí de labios blancos usa sus fuertes mandíbulas (Kiltie, 1981) para masticar las semillas de *A. butyracea*, posiblemente comprometiendo la viabilidad de estas.

Sin la interacción del tapir y el pecarí de labios blancos, los dos herbívoros más grandes en la zona, se esperarían dos tipos de efectos. Los primeros a nivel intraespecífico,

de *A. butyracea*, involucrarían un aumento progresivo de la agregación espacial de las plantas adultas (Wright y Duber, 2001; Stoner *et al.*, 2007), debido a que los mamíferos presentes en el bosque defaunado tenderían a escupir las semillas cerca de las plantas parentales ya que por su menor tamaño corporal no podrían ingerirlas (Dominy y Duncan, 2005). Esto podría resultar en una disminución en el reclutamiento de nuevos individuos (Sica *et al.*, 2014) debido a la alta mortalidad de plántulas debajo de la planta parental (Janzen, 1970) y a la fragmentación de la población (Cain *et al.*, 2000). El otro tipo de efectos, a nivel de comunidad, incluirían una reducción en la diversidad vegetal, cambios en la composición de las especies vegetales y en la estructura espacial del ecosistema debido a la formación de parches monoespecíficos (Harrison *et al.*, 2013; Martínez-Ramos *et al.*, 2016).

Las estimaciones de los frutos acumulados en el suelo de *A. butyracea* muestran que en el sitio perturbado hubo una menor acumulación de frutos; sin embargo, este puede ser un efecto de las constantes visitas de las tropas de coatis, los cuales consumían ávidamente los frutos de esta palma. La comparación entre la cantidad de frutos y el número de eventos sugieren lo mismo, ya que durante el periodo con bajas concentraciones de frutos se observó una gran cantidad de eventos de interacción, y cuando los eventos disminuyeron la cantidad de frutos aumentó. Se ha observado que en sitios perturbados hay una menor disponibilidad de especies que proporcionan frutos que en los sitios conservados (Eaton *et al.*, 2016; Pessoa *et al.*, 2017), lo cual conduce a que los frugívoros modifiquen su dieta consumiendo frutos que no consumían o aumentando el porcentaje de frutos consumidos de algunas especies (Chaves y Bicca-Marquez, 2016). El aumento de visitas y fuerza de

interacción entre el coatí y *A. butyracea* en el sitio perturbado, puede deberse a una menor disponibilidad de frutos de otras especies arbóreas.

En algunos sitios perturbados en Brasil se ha documentado que el coatí consume los frutos de la palma *Euterpe edulis* (palmito) y que puede desempeñar el papel de dispersor de semillas (Campos *et al.*, 2012). Pueden dispersar semillas relativamente grandes (>15 mm) y permitir el flujo de diásporas entre fragmentos de vegetación (Alves-Costa y Eterovick, 2007). Sin embargo, no existe información que permita afirmar que *N. narica* ingiera las semillas de *A. butyracea*; los videos obtenidos junto con observaciones directas de la disponibilidad de semillas muestran que esta especie solamente consume la pulpa de los frutos debajo de la planta madre.

Asimismo, en la evidencia videográfica obtenida, se observa en múltiples ocasiones que el tlacuache de cuatro ojos gris selecciona un fruto de *A. butyracea* y se aleja del campo de visión de la cámara. En otro estudio similar llevado a cabo en otro fragmento de la misma región con *Manilkara zapota* se ha observado el mismo comportamiento (C. Delgado-Martínez y E. Mendoza, datos no pub.). De esta manera, existe la posibilidad que los tlacuaches puedan estar brindando cierto servicio de dispersión.

La información sobre el consumo y remoción de frutos y semillas de palmas del género *Bactris* es escasa (Silva y Tabarelli, 2001). Al igual que *B. acanthocarpa*, en Brasil, los frutos de *B. major* solamente fueron consumidos y removidos por dos especies de roedor, *D. punctata* y *Sciurus* sp., los cuales pueden llevar a cabo la dispersión a cortas distancias. Si solamente estas dos especies llevan a cabo la dispersión de las diásporas de *B. major* su patrón de distribución agregado en bactrizales resulta en una consecuencial lógica (Silva y Tabarelli, 2001).

En general, el comportamiento de roedores como *D. punctata*, el cual consiste en mover las semillas de la planta madre y enterrarlas, puede tener un efecto positivo para la planta al aumentar la supervivencia y germinación de las mismas (Smythe, 1989). Sin embargo, existen casos en los que esta interacción no es favorable para la planta ya que, bajo ciertas condiciones, como una alta abundancia de frutos, *D. punctata* no muestra el comportamiento de acopio esparcido (Kuprewicz, 2015; Mendieta-Aguilar *et al.*, 2015). Por esta razón, el registro de la presencia de *D. punctata* en el sitio perturbado no asegura que se esté dando la dispersión de las semillas de las especies focales. También se ha registrado que dentro de un fragmento los roedores pequeños pueden proporcionar un servicio de dispersión a distancias cortas de hasta 20 m, el cual puede contribuir a la regeneración de la vegetación (Lambert *et al.*, 2014). Sin embargo, la información no es clara ya que la mayoría de los eventos de manipulación por parte de roedores pequeños terrestres y arbóreos no resultan en un evento efectivo de dispersión debido al microhábitat donde las semillas son depositadas (Kilgore *et al.*, 2010). Además, se ha demostrado que incluso caminos angostos impiden la dispersión de semillas de palmas por roedores pequeños y medianos (Lambert *et al.*, 2014). En este sentido, es necesario realizar estudios más detallados que clarifiquen el papel que está jugando los roedores de tallas pequeñas en ecosistemas fragmentados.

5.3. Patrones de actividad

Un aspecto que no se había explorado en estudios previos sobre el efecto de la perturbación antropogénica en comunidades de frugívoros, es el patrón de actividad a lo largo del día. Los resultados muestran que cuando tomamos todos los registros de interacción con los frutos de *A. butyracea*, la actividad en el sitio conservado se concentra durante la noche, mientras que la actividad en el sitio perturbado parece ser principalmente diurna, lo cual se

debe a que la especie con mayor número de registros y eventos independientes en el sitio perturbado corresponde a *N. narica* (Aranda, 2012; Rodríguez-Mejía, 2015). De las especies que se registraron en ambos sitios, no se observó un cambio en el patrón de actividad, posiblemente porque se trata de un fragmento en el que usualmente no se practica la cacería, tal como me lo comunicaron los ejidatarios de la zona.

5.4. Implicaciones para la conservación

En el sitio perturbado se registró la presencia de al menos un individuo de tapir macho, el cual no fue registrado interactuando con los frutos de ninguna de las especies de palmas. Por otra parte, mediante observaciones directas de las excretas en campo se encontró evidencia que el tapir consume maíz (*Zea mays*) en el sitio perturbado. Este hallazgo puede tener dos implicaciones. La primera es que el tapir puede entrar en conflicto con la comunidad local porque puede ser visto como una amenaza para los cultivos y la segunda es que se puede estar perdiendo la interacción que el tapir establece con plantas nativas al estar desviando su atención hacia otro tipo de recursos (O’Farril *et al.*, 2013).

En un estudio realizado recientemente en la región de la Selva Lacandona por Muench y Martínez-Ramos (2016), se encontró que los fragmentos de selva incluidos en sistemas de conservación comunitaria, pueden conservar todas las especies de mamíferos terrestres. Sin embargo, el hecho de que el tapir y el agutí hayan sido registrados en el sitio perturbado, pero no consumiendo los frutos que sí consumieron en el sitio conservado podría indicar que no están desempeñando su papel ecológico (Säterberg *et al.*, 2013). Esta situación implicaría que se están perdiendo las interacciones y funciones (McConkey y O’Farril, 2015; Valiente-Banuet *et al.*, 2015 ; Jordano, 2016), lo cual puede tener efectos en cascada con consecuencias en la estructura y función de los ecosistemas (Ripple *et al.*,

2016). En este sentido, el que una especie esté presente en un sitio, no necesariamente se puede tomar como un indicativo de que el estado de conservación del sitio es bueno.

Aunque aparentemente el recurso que proporciona *A. butyracea* dentro del sitio conservado no es tan atractivo para los mamíferos, comparado a las frecuencias de captura obtenidas en el trabajo de Camargo-Sanabria y Mendoza (2016), los frutos de esta especie adquieren un papel más relevante en la dieta de los mamíferos contenidos en el sitio perturbado. Esto se refleja en que en general las especies registradas aumentaron su fuerza de interacción, lo cual se debe a una mayor visita a las plantas focales, por lo que la conservación de los individuos de esta especie de palma puede contribuir a la supervivencia de la fauna contenida en los fragmentos de selva. En este sentido, el manejo forestal en los fragmentos podría incluir especies con frutos atractivos para la fauna, como *A. butyracea*, que contribuyan a mantener la estructura y diversidad de la vegetación al mismo tiempo que producen recursos para la fauna (Pizzani *et al.*, 2008; Brown, 2011).

Es evidente que el esfuerzo de muestreo en este estudio no sería suficiente para realizar un inventario completo o una estimación de las densidades poblacionales de las distintas especies registradas. Sin embargo, el sistema de cámaras enfocado a plantas que producen frutos atractivos para la fauna residente ha estado mostrando ser eficaz en el registro de distintas especies de frugívoros en un periodo de tiempo relativamente corto (Jayasekara *et al.*, 2007; Camargo-Sanabria y Mendoza, 2016; Eaton *et al.*, 2016). Por lo que puede ser implementado en evaluaciones rápidas de la presencia de ciertas especies frugívoras en peligro de extinción como el tapir y el pecarí de labios blancos.

La pérdida de las interacciones podría mitigarse mediante el aumento en la conectividad de los parches de selva colindantes para favorecer un aumento en la densidad de especies de tallas grandes (Ripple *et al.*, 2015) y en la diversidad de alimentos

disponibles para la fauna silvestre (Eaton *et al.*, 2016). Además, esta conectividad permitiría el movimiento de especies de tallas pequeñas y medianas que pueden dispersar semillas de distintas especies de palmas, como el agutí (Lambert *et al.*, 2014). Asimismo, es necesario reducir la cacería, la cual es conocida por disminuir la viabilidad y reducir el tamaño poblacional (Jerozolimski y Peres, 2003; Ripple *et al.*, 2016).

5.5. Conclusiones

Con base en los resultados obtenidos y la discusión de los mismos, se formulan las siguientes conclusiones:

1. La perturbación antropogénica modificó algunas de las características de las interacciones entre mamíferos frugívoros terrestres y los frutos de *Attalea butyracea* y *Bactris major*. Al afectar la composición de los ensambles de mamíferos que interactúan con los frutos, modificar la fuerza de interacción y el patrón de uso del recurso a lo largo del día, los efectos de la perturbación antropogénica no pueden ser reducidos a la pérdida de especies.
2. El disturbio antropogénico modifica la composición de los ensambles de mamíferos frugívoros terrestres que interactúan con frutos acumulados en el suelo, la riqueza de especies es mermada y se excluye a especies de tallas grandes, como el tapir y el pecarí de labios blancos.
3. En cada uno de los ensambles de mamíferos frugívoros en el sitio conservado las especies con tallas corporales más grandes, como el tapir, el pecarí de labios blancos y el tepezcuintle en el ensamble asociado a *A. butyracea* y el agutí en el ensamble asociado a *B. major*, presentaron la mayor fuerza de interacción, esto debido principalmente a la cantidad de frutos consumidos por evento y la frecuencia de visita. La ausencia de estas interacciones en el sitio perturbado podría repercutir en los

servicios ecosistémicos proporcionados por estas especies, con posibles consecuencias en la diversidad y estructura del ecosistema.

4. El patrón de actividad del tepezcuintle y el tlacuache de cuatro ojos, especies compartidas en los ensamblajes asociados a *A. butyracea* en ambos sitios, no se ve afectado por el disturbio antropogénico, solamente se observan cambios cuando se compara toda la fauna. En este sentido, mientras no persista la presión de caza, el efecto del disturbio antropogénico en el patrón de uso de los frutos es contexto-dependiente de las especies remanentes.
5. El mayor contenido de lípidos en la pulpa y las grandes acumulaciones de frutos en una pequeña área pueden explicar la contrastante diferencia de los ensamblajes asociados a *Attalea butyracea* (nueve especies) y *Bactris major* (dos especies) en el sitio conservado. Sin embargo, es necesario un estudio que incluya el análisis de metabolitos secundarios en los frutos, esto podría aclarar la diferencia de ensamblajes asociados a las dos especies de palmas en el sitio conservado.

Este estudio es uno de los pocos que ha generado información sobre algunos de los efectos que tiene el disturbio humano en las características de las interacciones entre mamíferos frugívoros terrestres y los frutos acumulados en el suelo de un ecosistema neotropical. Los resultados adquieren gran importancia en el panorama actual de la defaunación de los bosques tropicales. Se destaca que no es suficiente confirmar la presencia de algunas especies en los sitios perturbados puesto que esto no asegura la continuidad de sus interacciones y funciones ecológicas. Es necesario desarrollar estrategias de conservación más efectivas, las cuales permitan conservar tanto a las especies como a sus interacciones, de otra manera la estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas naturales se verán afectadas progresivamente aún cuando persistan especies características del bosque maduro.

LITERATURA CITADA

- Altrichter M, JC Saenz, E Carrillo y TK Fuller. 2000. Dieta estacional del *Tayassu peccari* (Artiodactyla: Tayassuidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* **48**:689-702
- Alves-Costa CP y PC Eterovick. 2007. Seed dispersal services by coatis (*Nasua nasua*, Procyonidae) and their redundancy with other frugivores in southeastern Brazil. *Acta Oecologica* **32**: 77-92.
- Andreazzi CS, AS Pires y FAS Fernandez. 2009. Mamíferos e palmeiras neotropicais: interações em paisagens fragmentadas. *Oecologia Brasiliensis* **13**(4): 554-574.
- Aranda JM. 2012. Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. 255 pp.
- Babweteera F y N Brown. 2009. Can remnant frugivore species effectively disperse tree seeds in secondary tropical rain forests? *Biodiversity and Conservation* **18**:1611-1627.
- Beck H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the neotropics. *Journal of Mammalogy* **87**(3): 519-530.
- Beck H, JW Snodgrass y P Thebpanya. 2013. Long-term exclosure of large terrestrial vertebrates: Implications of defaunation for seedling demographics in the Amazon rainforest. *Biological Conservation* **163**:115-121.
- Begon M, CR Townsend y JL Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Malden. 738 pp.
- Brocardo CR, VB Zipparro, RAF de Lima, R Guevara y M Galetti. 2013. No changes in seedling recruitment when terrestrial mammals are excluded in a partially defaunated Atlantic rainforest. *Biological Conservation* **163**:197-114.
- Brown DD. 2011. Fruit-eating by an obligate insectivore: palm fruit consumption in wild northern tamanduas (*Tamandua mexicana*) in Panamá. *Edenta* **12**: 63:65.
- Bunney K, WJ Bond y M Henley. 2017. Seed dispersal kernel of the largest surviving megaherbivore-the African savanna elephant. *Biotropica* doi:10.1111/btp.12423.
- Cain ML, BG Miligan y AE Strand. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* **87**(9):1217-1227.
- Camargo-Sanabria AA y Mendoza E. 2016. Interactions between terrestrial mammals and the fruits of two neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologica* **73**:45-52.
- Camargo-Sanabria AA, E Mendoza, R Guevara, M Martínez-Ramos y R Dirzo. 2015. Experimental defaunation of terrestrial mammalian herbivores alters tropical rainforest understorey diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B* **282**: 20142580.
- Campos RC, J Steiner y A Zillikens. 2012. Bird and mammal frugivores of *Euterpe edulis* at Santa Catarina island monitored by camera traps. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **47**(2): 105-110.
- Caughlin, T. T., J. M. Ferguson, J. W. Lichstein, P. A. Zuidema, S. Bunyavejchewin y D. J. Levey. 2015. Loss of animal seed dispersal increases extinction risk in a tropical tree species due to pervasive negative density dependence across life stages. *Proceedings of the Royal Society of London B* **282**: 20142095.

- Ceballos G, PR Ehrlich, AD Barnosky, A García, RM Pringle y TM Palmer. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Science Advances* **1**(5): e1400253.
- Chaves OM y JC Bicca-Marques. 2016. Feeding strategies of brown howler monkeys in response to variations in food availability. *PLoS ONE* **11**(2): e0145819.doi:10.1371/journal.pone.0145819
- Chinchilla FA. 2009. Seed predation by mammals in forest fragments in Monteverde, Costa Rica. *International Journal of Tropical Biology* **5**(3): 865-877.
- Cipollini ML y DJ Levey. 1997. Why are some fruits toxic? Glycoalkaloids in *Solanum* and fruit choice by vertebrates. *Ecology* **78**(3): 782-798.
- Corlett RT. 2013. The shifted baseline: prehistoric defaunation in the tropics and its consequences for biodiversity conservation. *Biological Conservation* **163**: 13–21.
- Cramer JM, RCG Mesquita y GB Williamson. 2007. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biological Conservation* **137**:415-423.
- DeMattia EA, LM Curran y J Rathcke. 2004. Effect of small rodents and large mammals on neotropical seeds. *Ecology* **85**(8): 2161-2170.
- Dennis AJ. 2007. Frugivores and frugivory. Págs. 1-4, en AJ Dennis, EW Shupp, RA Green, y DA Westcott (Eds). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. Columns Design Ltd. Reading, Reino Unido.
- Dirzo R y A Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity – a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* **4**(4): 444–447.
- Dirzo R y A Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Págs. 273-287, en PW Price, TM Lewinsohn, GH Fernandes y WW Benson (Eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley and Sons Pub. Nueva York.
- Dirzo R, E Mendoza y P Ortíz. 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica* **39**(3):355-362.
- Dirzo R, HS Young, M Galetti, G Ceballos, NJB Isaac y B Collen. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**: 401-406.
- Dominy NJ y BW Duncan. 2005. Seed-spitting primates and the conservation and dispersion of large-seeded trees. *Int. J. Primatol.* **26**: 631–649.
- Eaton DP, A Keuroghlian, MCA Santos, ALJ Desbiez y DW Sada. 2016. Citizen scientists help unravel the nature of cattle impacts on native mammals and birds visiting fruiting trees in Brazil's southern Pantanal. *Biological Conservation*, Available online 20 September 2016, ISSN 0006-3207, <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.010>.
- Enders RK. 1930. Notes on some mammals from Barro Colorado Island, Canal Zone. *Journal of Mammalogy* **11**:280-29
- Espinosa S y J Salvador. 2017. Hunters' landscape accessibility and daily activity of ungulates in Yasuní Biosphere Reserve, Ecuador. *Therya* **8**(1): 45-52.

- Fadini RF, M Fleury, CI Donatti y M Galetti. 2009. Effects of frugivore impoverishment and seed predators on the recruitment of a keystone palm. *Acta Oecologica* **35**: 188-196.
- Fauth JE, J Bernardo, M Camara, WJ Resetarits Jr, J Van Buskirk y SA McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist* **147**(2): 282-286.
- Fleming TH y WJ Kress. 2011. A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica* **37**: 521-530.
- Fragoso JMV. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the amazon rain forest. *Journal of Ecology* **85**(4): 519-529.
- Galetti M y R Dirzo. 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation* **163**:1-6.
- Galetti M, R Guevara, MC Côrtes, R Fadini, S Von Matter, AB Leite, F Labecca, T Ribeiro, CS Carvalho, RG Collevatti, MM Pires, PR Guimarães, PH Brancalion, MC Ribeiro y P Jordano. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* **340**: 1086-1090.
- Galetti M, R Guevara, CL Neves, RR Rodarte, RS Bovendorp, M Moreira, JB Hopkins y JD Yeakel. 2015a. Defaunation affects the populations and diets of rodents in Neotropical rainforests. *Biological Conservation* **190**: 2-7.
- Galetti M, RS Bocendorp y R Guevara. 2015b. Defaunation of large mammals leads to an increase in seed predation in the Atlantic forests. *Global Ecology and Conservation* **3**:824-830.
- García M, C Jordan, G O'Farril, C Poot, N Meyer, N Estrada, R Leonardo, E Naranjo, Á Simons, A Herrera, C Urgilés, C Schank, L Boshoff y M Ruiz-Galeano. 2016. *Tapirus bairdii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T21471A45173340. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T21471A45173340.en>. Fecha de consulta: 29 de octubre de 2016.
- Garzón-López CX, L Ballesteros-Mejía, A Ordoñez, EA Bohlman, H Olf y PA Jansen. 2015. Indirect interactions among tropical tree species through shared rodent seed predators: a novel mechanism of tree species coexistence. *Ecology Letters* **18**: 752-760.
- Giacomini HC y M Galetti. 2013. An index for defaunation. *Biological Conservation* **163**:33-41.
- Gómez-Pompa A, R Dirzo, BH Fernández y EG Becerra. 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. SEMARNAP, INE, CONABIO, México. 159 pp.
- Guimarães PR, M Galetti y P Jordano. 2008. Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PLoS ONE* **3**(3): e1745. doi:10.1371/journal.pone.0001745
- Gutiérrez-Granados G y R Dirzo. 2010. Indirect effects of timber extraction on plant recruitment and diversity via reductions in abundance of frugivorous spider monkeys. *Journal of Tropical Ecology* **26**:45-52.
- Harrison RD, S Tan, JB Plotkin, F Slik, M Detto, T Brenes, A Itoh y SJ Davies. 2013. Consequences of defaunation for a tropical tree community. *Ecology Letters* **16**:687-694.
- Henderson A, G Galeano y R Bernal. 1995. Field guide to the palms of the americas. Princenton University Press, Reino Unido. 363 pp.

- Hernández-Ruedas MA, V Arroyo-Rodríguez, JA Meave, M Martínez-Ramos, G Ibarra-Manríquez, E Martínez, G Jamangapé, FPL Melo y BA Santos. 2014. Conserving tropical tree diversity and forest structure: the value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLoS ONE* **9**(6): e98931. doi: 10.1371/journal.pone.0098931.
- Hoffmann M, C Hilton-Taylor, A Angulo, M Böhm, TM Brooks, SH Butchart, KE Carpenter, J Chanson, B Collen, NA Cox, WR Darwall, NK Dulvy, LR Harrison, V Katariya, CM Pollock, S Quader, NI Richman, AS Rodrigues, MF Tognelli, JC Vié, JM Aguiar, DJ Allen, GR Allen, G Amori, NB Ananjeva, F Andreone, P Andrew, AL Aquino Ortiz, JE Baillie, R Baldi, BD Bell, SD Biju, JP Bird, P Black-Decima, JJ Blanc, F Bolaños, W Bolivar-G, IJ Burfield, JA Burton, DRCapper, F Castro, G Catullo, RD Cavanagh, A Channing, NL Chao, AM Chenery, F Chiozza, V Clausnitzer, NJ Collar, LC Collett, BB Collette, CF Cortez Fernandez, MT Craig, MJ Crosby, N Cumberlidge, A Cuttelod, AE Derocher, AC Diesmos, JS Donaldson, JW Duckworth, G Dutson, SK Dutta, RH Emslie, A Farjon, S Fowler, J Freyhof, DL Garshelis, J Gerlach, DJ Gower, TD Grant, GA Hammerson, RB Harris, LR Heaney, SB Hedges, JM Hero, B Hughes, SA Hussain, MJ Icochea, RF Inger, N Ishii, DT Iskandar, RK Jenkins, Y Kaneko, M Kottelat, KM Kovacs, SL Kuzmin, E La Marca, JF Lamoreux, MW Lau, EO Lavilla, K Leus, RL Lewison, G Lichtenstein, S Livingstone, V Lukoschek, DP Mallon, PJ McGowan, A McIvor, PD Moehlman, S Molur, A Muñoz Alonso, JA Musick, K Nowell, RA Nussbaum, W Olech, NL Orlov, TJ Papenfuss, G Parra-Olea, WF Perrin, BA Polidoro, M Pourkazemi, PA Racey, JS Ragle, M Ram, G Rathbun, RP Reynolds, AG Rhodin, SJ Richards, LO Rodríguez, SR Ron, C Rondinini, AB Rylands, Y de Mitcheson Sadovy, JC Sanciangco, KL Sanders, G Santos-Barrera, J Schipper, C Self-Sullivan, Y Shi, A Shoemaker, FT Short, C Sillero-Zubiri, DL Silvano, KG Smith, AT Smith, J Snoeks, AJ Stattersfield, AJ Symes, AB Taber, BK Talukdar, HJ Temple, R Timmins, JA Tobias, K Tsytulina, D Tweddle, C Ubeda, SV Valenti, PP van Dijk, LM Veiga, A Veloso, DC Wege, M Wilkinson, EA Williamson, F Xie, BE Young, HR Akçakaya, L Bennun, TM Blackburn, L Boitani, HT Dublin, GA da Fonseca, C Gascon, TE Lacher Jr, GM Mace, SA Mainka, JA McNeely, RA Mittermeier, GM Reid, JP Rodriguez, AA Rosenberg, MJ Samways, J Smart, BA Stein y SN Stuart. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* **330**: 1503–1509
- Howe HF y J Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**: 201–228.
- Hulme PE. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **1**(1): 32-46.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 2000. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules. Dirección de Publicaciones de la Dirección Ejecutiva de Participación Social, Enlace y Comunicación. 256 pp.
- Jansen PA, L Hemerik y F Bongers. 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a Neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs* **74**: 569–589
- Jansen PA, MD Visser, SJ Wright, G Rutten y HC Muller-Landau. 2014. Negative density dependence of seed dispersal and seedling recruitment in a Neotropical palm. *Ecology Letters* **17**:1111-1120.
- Jansen PA, BT Hirsch, WJ Emsens, V Zamora-Gutierrez, M Wikelski y R Kays. 2012. Thieving rodents as substitute dispersers of megafaunal seeds. *PNAS* **109**(31): 12610-12615.

- Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat* **104**: 501-528.
- Janzen DH y PS Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* **215**:19–27.
- Jayasekara P, UR Weerasinghe, S Wijesundara y S Takatsuki. 2007. Identifying diurnal and nocturnal frugivores in the terrestrial and arboreal layers of a tropical rain forest in Sri Lanka. *Ecotropica* **13**: 7–15.
- Jerozolinski A y CA Peres. 2003. Bringing home the biggest bacon: a cross.site analysis of the structure of hunter-kill profiles in Neotropical forests. *Biological Conservation* **111**: 415-425.
- Jordano P. 2016. Chasing ecological interactions. *PLoS Biology* **14**(9): e1002559.doi:10.1371/journal.pbio.1002559
- Kanowski J, CP Catterall, AJ Dennis y DA Westcott (Eds). 2003. Animal-plant interactions in rainforest conservation and restoration. Cooperative Research Centre for Tropical Rainforest Ecology and Management. Rainforest CRC, Cairns. 56 pp.
- Keuroghlian A, A Desbiez, R Reyna-Hurtado, M Altrichter, H Beck, A Taber y JMV Fragoso. 2013. *Tayassu pecari*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T41778A44051115. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-1.RLTS.T41778A44051115.en>. Fecha de consulta: 29 de octubre de 2016.
- Kilgore A, TD Lambert y GH Adler. 2010. Lianas influence fruit and seed use by rodents in a tropical forest. *Tropical Ecology* **51**(2): 265-271.
- Kiltie RA. 1981. The function of interlocking canines in rain forest peccaries (Tayassuide). *Journal of Mammalogy* **62**(3):459-469.
- Kuprewickz EK. 2015. Scatter hoarding of seeds confers survival advantages and disadvantages to large-seeded tropical plants at different life stages. *PLoS ONE* **10**(5): e0124932.doi:10.1371/journal.pone.0124932
- Kurten EL. 2013. Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation* **163**: 22-32.
- Kurten EL, SJ Wright y WP Carson. 2015. Hunting alters seedling functional trait composition in a Neotropical Forest. *Ecology* **96**(7): 1923-1932.
- Lambert TD, KL Sumpter, JW Dittel, S Dupre, K Casanova, A Winker y GH Adler. 2014. Roads as barriers to seed dispersal by small mammals in a neotropical forest. *Tropical Ecology* **55**(2): 263-269.
- Laska MS y JT Wootton. 1998. Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology* **79**(2): 461-476.
- Levi T y CA Peres. 2013. Dispersal vacuum in the seedling recruitment of a primate-dispersed Amazonian tree. *Biological Conservation* **163**:99-106.
- Linkie M y MS Ridout. 2011. Assessing tiger–prey interactions in Sumatran rainforests. *Journal of Zoology* **284**: 224-229.
- Manly BF. 1992. The design and analysis of research studies. Cambridge University Press. 353 pp.

- Markl, JS, M Schleuning, PM Forget, P Jordano, JE Lambert, A Traveset, SJ Wright y K Böhning-Gaese. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology* **26**(6):1072-1081.
- Marínez-Ramos M, IA Ortiz-Rodríguez, D Piñero, R Dirzo y J Sarukhán. 2016. Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *PNAS* **113**(19): 5323-5328.
- McConkey K y G O’Farril. 2015. Loss of seed dispersal before the loss of seed dispersers. *Biological Conservation* **201**: 38-49.
- Medellín RA. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* **8**:780–799. doi:dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08030780.x
- Melo FPL, E Martínez-Salas, J Benítez-Malvido y G Ceballos. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **26**: 35-43.
- Mendieta-Aguilar G, LF Pacheco y AI Roldán. 2015. Dispersión de semillas de *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) por frugívoros terrestres en Laguna Azul, Beni, Bolivia. *Acta Amazonica* **45**(1): 45-56.
- Mendoza E y R Dirzo. 2007. Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. *Oikos* **116**(11):1841-1852.
- Meredith M y M Ridout. 2016. overlap: estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. R package version 0.2.6. <https://CRAN.R-project.org/package=overlap>
- Morin PJ. 2011. *Community Ecology*. Wiley-Blackwell, Reino Unido. 418 pp.
- Muench C y M Martínez-Ramos. 2016. Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico. *Tropical Conservation Science* **9**(1): 178-202.
- Myers N, RA Mittermeier, CG Mittermeier, GA Da Fonseca y J Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**(6772): 853-858.
- Naranjo EJ. 2009. Ecology and conservation of Baird’s tapir in Mexico. *Tropical Conservation Science* **2**(2):140-158.
- NORMEX (Sociedad Mexicana de Normalización y Certificación, S. C.). 2002. NMX-F-607-NORMEX-2002, Alimentos. Determinación de cenizas en alimentos. Métodos de prueba. Diario Oficial de la Federación. 3 de mayo de 2002, México.
- NORMEX (Sociedad Mexicana de Normalización y Certificación, S. C.). 2002. NMX-F-608-NORMEX-2002, Alimentos. Determinación de proteínas en alimentos. Métodos de prueba. Diario Oficial de la Federación. 3 de mayo de 2002, México.
- NORMEX (Sociedad Mexicana de Normalización y Certificación, S. C.).2003. NMX-F-613-NORMEX-2003, Alimentos. Determinación de fibra cruda en alimentos. Métodos de prueba. Diario Oficial de la Federación. 19 de agosto de 2003, México.
- NORMEX (Sociedad Mexicana de Normalización y Certificación, S. C.).2004. NMX-F-615-NORMEX-2004, Alimentos. Determinación de extracto etéreo (método Soxhlet) en alimentos. Método de prueba. Diario Oficial de la Federación. 21 de mayo de 2004, México.

- O'Farrill G, M Galetti y A Campos-Arceiz. 2013. Frugivory and seed dispersal by tapirs: an insight on their ecological role. *Integrative Zoology* **8**: 4-17.
- Oksanen J, FG Blanchet, R Kindt, P Legendre, PR Minchin, RB O'Hara, GL Simpson, P Solymos, MHH. Stevens y H Wagner. 2015. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.2-1.
- Paine CET y H Beck. 2007. Seed predation by neotropical rain forest mammals increase diversity in seedling recruitment. *Ecology* **88**(12): 3076-3087.
- Paine RT. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *The Journal of Animal Ecology* **49**(3): 666-685.
- Paine RT. 1982. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* **355**: 73-75.
- Pennington TD y J Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 527 pp.
- Perez-Cortez S y R Reyna-Hurtado. 2008. La dieta de los pecaries (Pecari tajacu y *Tayassu pecari*) en la región de Calakmul, Campeche, México. *REVISTA MEXICANA DE MASTOZOLOGÍA (Nueva Época)* **12**(1):17-42.
- Periago ME, V Chillo y RA Ojeda. 2015. Loss of mammalian species from the South American Gran Chaco: empty savanna syndrome?. *Mammal Review* **45**: 41-53.
- Pessoa MS, L Rocha-Santos, DC Talora, D Faria, E Mariano-Neto, A Hambuckers y E Cazetta. 2017. Fruit biomass availability along a forest cover gradient. *Biotropica* **49**(1): 45-55.
- Pires MM, M Galetti, CI Donatti, MA Pizo, R Dirzo y PR Guimarães. 2014. Reconstructing past ecological networks: the reconfiguration of seed-dispersal interactions after megafaunal extinction. *Oecologia* **175**: 1247-1257.
- Pizzani P, M Blanco, T Malaver, S Godoy, I Matute, J Palma y NE Obispo. 2008. Composición fitoquímica y nutricional de harina de pijiguao (*Bactris gassipaes* Kunth en H.B.K.). *Zootecnia Tropical* **26**(3):235-238.
- Podolski I, E Belotti, L Bufka, H Reulen y M Heurich. 2013. Seasonal and daily activity patterns of free-living Eurasian lynx *Lynx lynx* in relation to availability of kills. *Wildlife Biology* **19**(1): 69-77.
- Poulsen JR, CJ Clark y TM Palmer. 2013. Ecological erosion of an Afrotropical forest and potential consequences for tree recruitment and forest biomass. *Biological Conservation* **163**: 122-130.
- Quero HJ. 1994. Palmae. *Flora de Veracruz* **81**: 1-118.
- Ramírez-Amezcuca Y. 2010. *Bactris major* along the Pacific Coast of Mexico. *Palms* **54**(4): 197-200.
- Ramírez-Mejía D y E Mendoza. 2010. El papel funcional de la interacción planta-mamífero en el mantenimiento de la diversidad tropical. *Biológicas* **12**(1):8-13.
- Redford KH. 1992. The empty forest. *BioScience* **42**(6):412-422.
- Ripple WJ, K Abernethy, MG Betts, G Chapron, R Dirzo, M Galetti, T Levi, PA Lindsey, DW Macdonald, B Machovina, TM Newsome, CA Peres, AD Wallach, C Wolf y H Young. 2016. Bushmeat hunting and extinction risk to the world's mammals. *Royal Society Open Science* **3**: 160498. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160498>

- Ripple WJ, J William, TM Newsome, C Wolf, R Dirzo, KT Everatt, M Galetti, MW Hayward, GIH Kerley, T Levi, PA Lindsey, DW Macdonald, Y Malhi, LE Painter, CJ Sandom, J Terborgh y BV Valkenburgh. 2015. Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances* **1**(4): e1400103.
- Rivero-Hernández CM. 2016. Los murciélagos tienderos como dispersores de semillas grandes en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 116 pp.
- Rodríguez-Mejía MI. 2015. Patrones de actividad de mamíferos no voladores en relación con las fases lunares en un bosque mesófilo. Tesis de Licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 41 pp.
- Rosa FR, AF Arruda, EMA Siqueira y SF Arruda. 2016. Phytochemical compounds and antioxidant capacity of Tucum-Do-Cerrado (*Bactris setosa* Mart), Brazil's native fruit. *Nutrients* **8**(3): doi:[10.3390/nu8030110](https://doi.org/10.3390/nu8030110)
- Säterberg T, S Sellman y B Ebenman. 2013. High frequency of functional extinctions in ecological networks. *Nature* **499**: 468-470.
- Sica YV, SP Bravo y MI Glombini. 2014. Spatial pattern of pindó palm (*Syagrus romanzoffiana*) recruitment in Argentinian Atlantic Forest: the importance of tapir and effects of defaunation. *Biotropica* **46**(6): 696-703.
- Silman MR, JW Terborgh y RA Kiltie. 2003. Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed predator. *Ecology* **84**(2): 431-438.
- Silva MG y M Tabarelli. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica* **22**: 259-268.
- Siqueira EM de A, FR Rosa, AM Fustinoni, LP de Sant'Ana y SF Arruda. 2013. Brazilian savanna fruits contain higher bioactive compounds content and higher antioxidant activity relative to the conventional red delicious apple. *PLoS ONE*, **8**(8), e72826. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0072826>
- Smythe N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica* **21**(1): 50-56.
- SSA (Secretaría de Salud). 1995. NORMA Oficial Mexicana NOM-116-SSA1-1994, Bienes y servicios. Determinación de humedad en alimentos por tratamiento térmico. Método por arena o gasa. Diario Oficial de la Federación. 8 de octubre de 1995, México.
- Stoner KE, P Riba-Hernández, K Vulinec y JE Lambert. 2007. The role of mammals in creating and modifying seedshadows in tropical forest and some possible consequences of their elimination. *Biotropica* **39**(3): 316-327.
- Sunyer P, A Muñoz, R Bonal y JM Espelta. 2017. The ecology of seed dispersal by small rodents: a role for predator and conspecific scents. *Functional Ecology* **27**(6): 1313-1321.
- Terborgh J. 1986. Keystone plant resources in the neotropical forest. Págs. 320-344, en ME Soulé (Ed.). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Estados Unidos de América.
- Terborgh J. 2013. Using Janzen-Connell to predict the consequences of defaunation and other disturbances of tropical forest. *Biological Conservation* **163**:7-12.

- Timm RM, D Lieberman, M Lieberman y D McClearn. 2009. Mammals of Cabo Blanco: History, diversity, and conservation after 45 years of regrowth of a Costa Rican dry forest. *Forest Ecology and Management* **258**: 997-1013.
- Towns VS. 2013. Monitoreo poblacional de algunas especies de mamíferos de talla mayor en la selva alta perennifolia del estado de Chiapas, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 97 pp.
- Ureña-Ramón A. 2015. Dispersión y depredación de semillas de *Spondias mombin* L. (Anacardiaceae) por animales terrestres en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 52 pp.
- Valiente-Banuet A, MA Aizen, JM Alcpantara, J Arroyo, A Cocucci, M Galetti, MB García, D García, JM Gómez, P Jordano, R Medel, L Navarro, JR Obeso, R Oviedo, N Ramírez, PJ Rey, A Traveset, M Verdú y R Zamora. 2015. Beyond species loss: the extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology* **29**: 299-307.
- Vidal MM, MM Pires y PR Guimarães. 2013. Large vertebrates as the missing components of seed-dispersal networks. *Biological Conservation* **163**: 42-48.
- Vander Wall SB, PM Forget, JE Lambert y PE Hulme. 2005. Seed fate pathways: filling the gap between parent and offspring. Págs. 1-8, en PM Forget, JE Lambert, PE Hulme y Vander Wall SB (Eds.). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI Publishing, Reino Unido.
- Willmer PG y GN Stone. 2004. Behavioral, ecological, and physiological determinants of the activity patterns of bees. *Advances in the Study of Behavior* **34**: 347-466.
- Wright SJ y Duber HC. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyracea*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* **33**(4): 583-595.
- Young HS, DJ McCauley, M Galetti y R Dirzo. 2016. Patterns, causes, and consequences of Anthropocene defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **47**: 333-358.
- Young RA. 1976. Fat, energy and mammalian survival. *American Zoologist* **16**: 699-710.
- Zona S y A Henderson. 1989. A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana* **11**: 6-21.

Apéndice

Tabla A1. Efectos ecológicos de la pérdida de los vertebrados frugívoros.

Fuente	Tipo de estudio	Escala espacial	Efecto
Janzen y Martin, 1982	Teórico	Regional	Ecológico: cambio de distribución y patrones espaciales de la vegetación
Dirzo y Miranda, 1991	Experimento natural	Parcelas	Ecológicos: disminución de la diversidad en el sotobosque
Dirzo <i>et al.</i>, 2007	Experimento con exclusiones	Parcelas	Ecológicos: depredación diferencial de semillas y aumento de plántulas de semillas grandes en el sotobosque
Mendoza y Dirzo, 2007	Experimento con exclusiones	Parcelas	Ecológicos: depredación diferencial de semillas y disminución de la diversidad en el sotobosque
Stoner <i>et al.</i>, 2007	Teórico	Global	Ecológicos: cambio en los patrones de depredación y dispersión de semillas
Babweteera y Brown, 2009	Experimento natural	Parcelas/paisaje	Conductuales y ecológicos: reducción en el número de visitas a las plantas madre, visitas preferenciales a plantas con frutos pequeños y reducción en las actividades de dispersión
Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2010	Experimento natural	Parcelas	Ecológicos: disminución de la diversidad en el sotobosque
Jansen <i>et al.</i>, 2012	Experimento natural	Paisaje	Conductuales: cambio en los patrones de forrajeo
Markl <i>et al.</i>, 2012	Teórico	Global	Ecológicos: reducción en el número de semillas removidas

Tabla A1. (Continúa)

Fuente	Tipo de estudio	Escala espacial	Efecto
Beck <i>et al.</i>, 2013	Experimento con exclusiones	Parcelas	Ecológicos: aumento de la densidad de plántulas y de la cobertura del sotobosque
Brocardo <i>et al.</i>, 2013	Experimento con exclusiones	Parcelas	No se encontraron efectos
Corlett, 2013	Teórico	Regional	Ecológicos y evolutivos: disminución en la cantidad y calidad de la dispersión de semillas, co-extinciones
Galetti <i>et al.</i>, 2013	Experimento natural	Regional	Evolutivos: disminución del tamaño de semillas
Harrison <i>et al.</i>, 2013	Experimento natural	Parcelas/paisaje	Ecológicos: disminución de la diversidad de árboles, cambio en la distribución espacial, aumento de la densidad de árboles jóvenes y agregación de árboles con semillas grandes
Levi y Peres, 2013	Experimento con exclusiones	Parcelas	Ecológicos: disminución de la deposición de semillas
Poulsen <i>et al.</i>, 2013	Experimento natural	Ecosistema	Ecológicos: disminución de la distancia de dispersión
Terborgh, 2013	Teórico	Paisaje	Ecológicos: reducción del reclutamiento y sustitución de la depredación por invertebrados
Vidal <i>et al.</i>, 2013	Teórico	Ecosistema	Ecológicos: interrupción de la dispersión de semillas grandes
Jansen <i>et al.</i>, 2014	Experimento natural	Parcelas	Ecológicos: disminución de la tasa de remoción y de la distancia de dispersión de semillas
Pires <i>et al.</i>, 2014	Teórico	Paisaje	Ecológico: efectos negativos en la dinámica poblacional de la vegetación

Tabla A1. (Continúa)

Fuente	Tipo de estudio	Escala espacial	Efecto
Sica <i>et al.</i>, 2014	Experimento natural	Parcelas/regional	Ecológico: cambio en los patrones espaciales de la vegetación
Camargo-Sanabria <i>et al.</i>, 2015	Experimento con exclusiones	Parcelas	Ecológicos: disminución de la diversidad en el sotobosque
Caughlin <i>et al.</i>, 2015	Teórico	Parcelas	Ecológicos: incremento en la agregación espacial de plantas dispersadas por animales
Galetti <i>et al.</i>, 2015a	Experimento natural	Parcelas	Conductual y ecológico: disminución de la diversidad y cambio en la dieta de roedores
Galetti <i>et al.</i>, 2015b	Experimento natural	Parcelas/regional	Ecológico: aumento en la depredación de semillas
Kurten <i>et al.</i>, 2015	Experimento con exclusiones	Parcelas	Ecológico: cambio en la composición y estructura de la vegetación, disminución de la diversidad vegetal
Periago <i>et al.</i>, 2015	Teórico	Regional	Ecológicos: disminución de riqueza y diversidad, aumento en la homogeneidad ambiental
Valiente-Banuet <i>et al.</i>, 2015	Teórico	Ecosistema	Ecológicos: pérdida de interacciones y de servicios ecosistémicos

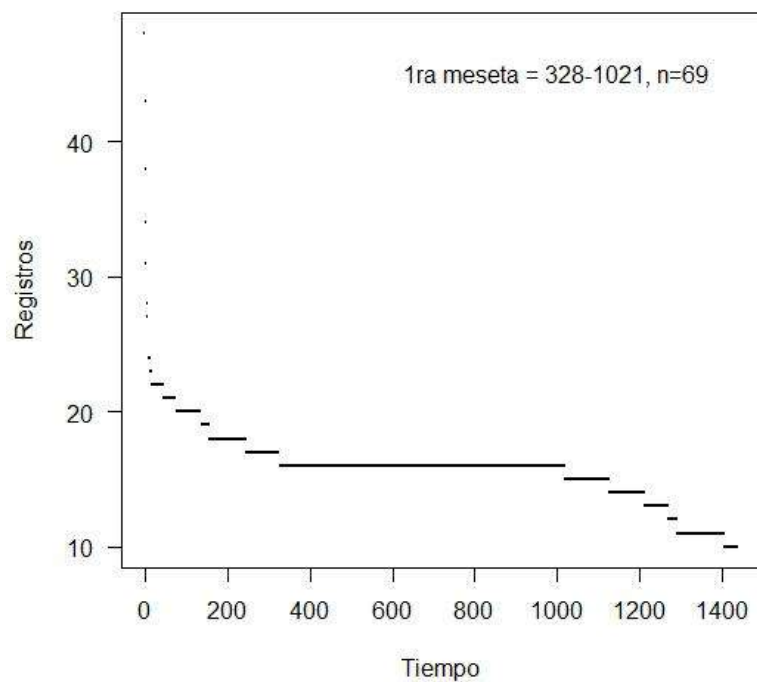


Figura A1. Ejemplo, correspondiente a *Cuniculus paca* interactuando con los frutos de *Attalea butyracea* en el sitio conservado, de las gráficas con las que se obtiene el tiempo mínimo de independencia. En este caso la “meseta” más extensa, en la que hay cambios menores en el número de registros, comienza en el minuto 328, de tal manera que el tiempo requerido para considerar dos registros como independientes es de 328 minutos.

Tabla A2. Especies registradas, se indica con “SÍ” aquellas que interactuaron con los frutos, con “NO” a las que no interactuaron y con “-” cuando no se registraron.

Especies	<i>Attalea butyracea</i>		<i>Bactris major</i>	
	Conservado	Perturbado	Conservado	Perturbado
AVES				
<i>Aramides cajanea</i>	-	-	NO	-
<i>Columba</i> sp.	NO	NO	NO	NO
<i>Crax rubra</i>	-	-	NO	-
<i>Ortalis vetula</i>	-	-	-	NO
<i>Tigrisoma mexicanum</i>	-	-	NO	-
<i>Tinamus major</i>	-	-	NO	-
MAMMALIA				
<i>Cuniculus paca</i>	SÍ	SÍ	NO	NO
<i>Dasyprocta punctata</i>	SÍ	-	SÍ	NO
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	SÍ	NO	NO	-
<i>Dicotyles crassus</i>	SÍ	SÍ	-	NO
<i>Didelphis marsupialis</i>	-	-	NO	-
<i>Didelphis virginiana</i>	-	-	NO	NO
<i>Nasua narica</i>	SÍ	SÍ	-	NO
<i>Panthera onca</i>	-	-	NO	-
<i>Philander opossum</i>	SÍ	SÍ	NO	NO
<i>Sciurus</i> sp.	SÍ	-	SÍ	SÍ
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	-	-	NO	NO
<i>Tapirella bairdii</i>	SÍ	-	NO	NO
<i>Tayassu pecari</i>	SÍ	-	NO	-
REPTILIA				
<i>Basiliscus vittatus</i>	-	NO	-	-

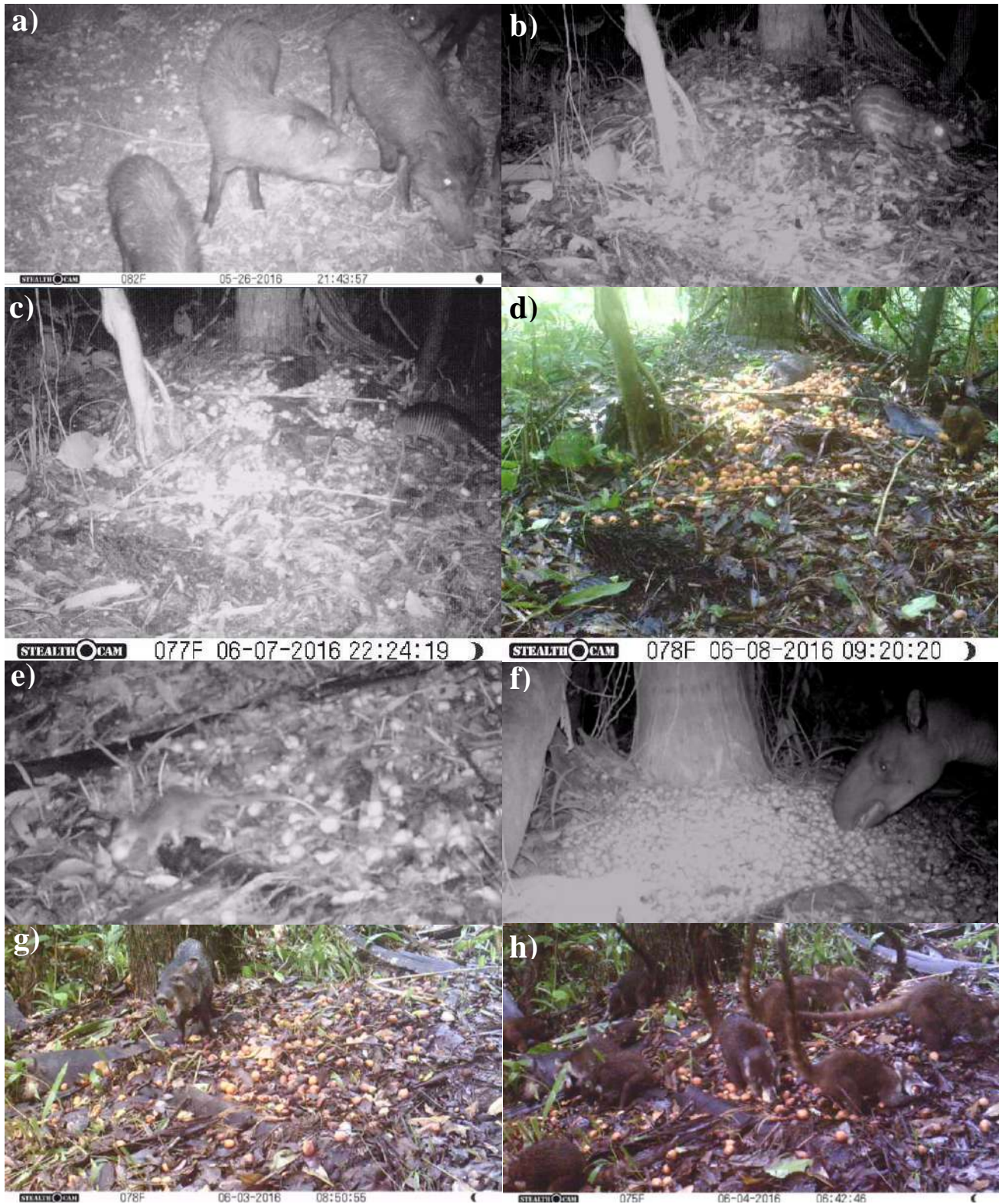


Figura A2. Mamíferos frugívoros interactuando con los frutos de *Attalea butyraceae*: a) pecaríes de labios blancos, b) tepezcuintle, c) armadillo de nueve bandas, d) agutí, e) tlacuache de cuatro ojos gris, f) tapir, g) pecarí de collar y h) coatís.



Figura A3. Mamíferos frugívoros que interactuaron con los frutos de *Bactris major*. Ardilla (izquierda) y agutí (derecha).

Tabla A3. Estimadores de riqueza utilizando los diferentes registros de mamíferos.

	Especies		Chao 2		Chao EE		Jack1		Jack1 EE		Jack2		Boot		Boot EE		n
	T	F	T	F	T	F	T	F	T	F	T	F	T	F	T	F	
<i>A. butyracea</i> conservado	9	9	9.5	9.5	1.31	1.31	9.99	9.99	0.99	0.99	10	10	9.57	9.57	0.64	0.64	126
<i>A. butyracea</i> perturbado	5	4	5	4	0.44	0	5.98	4	0.98	NA	6.94	4	5.37	4	0.48	0.04	54
<i>B. major</i> conservado	11	2	28.84	2	23.41	0	16.95	2	2.81	NA	21.86	2	13.35	2.02	1.4	0.13	111
<i>B. major</i> perturbado	9	1	26.63	1	23.14	0	14.88	1.98	2.4	0.98	19.69	2.94	11.31	1.36	1.18	0.48	48

T: Todas las especies registradas

F: Solamente frugívoros

Tabla A4. Fuerza de interacción de cada una de las especies de mamífero con cada especie de palma en el sitio conservado y de *A. butyracea* en el sitio perturbado. Para cada caso se señala en negritas a la especie con la mayor fuerza de interacción. NA= no aplica.

	<i>C. paca</i>	<i>D. punctata</i>	<i>D. novemcinctus</i>	<i>D. crassus</i>	<i>N. narica</i>	<i>P. opossum</i>	<i>Sciurus</i> sp	<i>T. bairdii</i>	<i>T. pecari</i>
<i>A. butyracea</i> conservado	0.0102	0.0011	0.0063	0.0001	0.0003	0.0002	0.00004	0.0291	0.0029
<i>A. butyracea</i> perturbado	0.0019	NA	NA	0.0661	0.3413	0.0040	NA	NA	NA
<i>B. major</i> conservado	NA	0.0006	NA	NA	NA	NA	0.0002	NA	NA